



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
DOCTORADO EN ANTROPOLOGÍA
FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS/ INSTITUTO DE INVESTIGACIONES
ANTROPOLÓGICAS

COGNICIÓN Y NEOTENIA: EL CASO DE LOS GRANDES SIMIOS ENCULTURADOS

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN ANTROPOLOGÍA

PRESENTA:
MARÍA DEL PILAR CHIAPPA CARRARA

TUTOR PRINCIPAL:
ALEJANDRO TERRAZAS MATA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES ANTROPOLÓGICAS, UNAM

COMITÉ TUTORAL:
LUIS ALBERTO VARGAS GUADARRAMA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES ANTROPOLÓGICAS, UNAM

RICARDO MONDRAGÓN CEBALLOS
POSGRADO EN ANTROPOLOGÍA

JURADO:
JOSÉ LUIS VERA CORTÉS
POSGRADO EN ANTROPOLOGÍA

FRANCISCO VERGARA SILVA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

CIUDAD DE MÉXICO, D.F.

ENERO 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Alla Mottina

Agradecimientos

Agradezco al grupo de investigadores que leyeron, comentaron y aprobaron este texto, por un lado al Dr. Alejandro Terrazas Mata, al Dr. Luis Alberto Vargas Guadarrama y al Dr. Ricardo Mondragón-Ceballos, quienes estuvieron al tanto de sus avances desde el principio, y, por el otro, al Dr. José Luis Vera Cortés y al Dr. Francisco Vergara Silva, quienes lo enriquecieron posteriormente.

Agradezco a los integrantes de los seminarios a los que asistí durante el desarrollo de esta investigación, el de *Antropología y evolución* que está coordinado por el Dr. José Luis Vera Cortés y se lleva a cabo en la Coordinación Nacional del Instituto Nacional de Antropología e Historia, el de *Ciencias cognitivas* que está coordinado por el Dr. Jonatan García Campos y se lleva a cabo en el Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Lombardo Toledano, el de *Sueño* que está coordinado por la Psicól. Ana Paula Rivera y se lleva a cabo en el Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz, el de *Parentalidad* que está coordinado por la Dra. Margarita Lagarde y por el Dr. Luis Alberto Vargas Guadarrama y se lleva a cabo en el Instituto de Investigaciones Antropológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y, finalmente, el de *Primatología, Evolución y Cognición* que está coordinado por la Mtra. Merit Nefernefer Becerril Tello, la Dra. Rosa Icela Ojeda Martínez y el Dr. Alejandro Terrazas Mata por algunas de las discusiones que se generaron en sus respectivas sesiones.

Agradezco a las personas que facilitaron mi aceptación al doctorado: al Dr. Alejandro Terrazas por aceptarme como estudiante, a los Drs. Abigail Meza, Blanca Soila Martínez y Luis Alberto Vargas Guadarrama por los comentarios constructivos al proyecto de investigación, así como a la Dra. Cristina Oehmichen Bazán por revisar mi caso.

Agradezco al Dr. José Luis Díaz por haberme permitido entrar a su *Curso de Neurociencia cognitiva edición 2011*, adscrito al Posgrado de Filosofía de la Ciencia y por dejarme compartir la celebración de su vida.

Agradezco a los Drs. Ricardo Mondragón-Ceballos, Jefe del Departamento de Etología del Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz, y Francisco Pellicer Graham, Director de la Dirección de Investigaciones en Neurociencias del Instituto

Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz, por su apoyo constante durante la elaboración de mis investigaciones.

Agradezco a las personas que conforman *La Academia* de la Escuela Nacional de Antropología e Historia por permitirme seguir dando clases en la carrera de Antropología física porque es una actividad muy gratificante y enriquecedora.

Agradezco al personal administrativo de la Dirección de Investigaciones en Neurociencias, particularmente a Chela, Diana, Juanita y Male, y del Posgrado en Antropología de la Universidad Nacional Autónoma de México, particularmente a Luz, a Vero y a Hilda, por su paciencia para explicarme, una y otra vez, el procedimiento indicado para ciertos trámites y por anteponer siempre una sonrisa ante la frustración que me causa cualquier tipo de burocracia.

Agradezco a la Mtra. Lilian Mayagoitia Novales por su apoyo constante en todos los aspectos de mi vida.

Agradezco a Alejandro y a Pablo su compañía.

Resumen

Cuando empecé esta investigación me pareció que en la literatura había dos formas para entender las diferencias encontradas en la cognición de los homínidos vivos. La mayoría de los autores parecían convencidos de que algunas novedades genéticas ligadas a la cognición podrían explicarlas; sin embargo, la cognición de los orangutanes y de los gorilas les imponía algunas dificultades. Por otro lado, unos cuantos autores estaban considerando la posibilidad de encontrar una respuesta más convincente en los procesos de heterocronía que ocurrieron durante su evolución independiente. Para discernir entre estas dos opciones, analicé si el retardo diferencial de las ontogenias homínidas podría asociarse con sus desempeños cognitivos. Esperaba que el desarrollo más retardado se correspondiera con los mejores resultados en las pruebas cognitivas. Utilicé dos proxy para cada uno de estos dos aspectos. Para las diferencias ontogenéticas, usé 1) el grado de neotenia relativo entre las cinco especies de estudio y 2) el promedio de la edad en que las hembras de una especie empiezan a reproducirse. Para el desempeño cognitivo, obtuve 1) el porcentaje de individuos que tienen éxito en las pruebas de autorreconocimiento en el espejo y 2) el promedio del número de lexemas usado por los homínidos enculturados. Realicé cuatro análisis comparativos no direccionales de contrastes independientes. Tres de las cuatro correlaciones esperadas alcanzaron significación estadística. Discutí la utilidad de este abordaje para entender las diferencias y similitudes cognitivas que encontramos entre las especies vivas de homínidos.

Palabras clave

neotenia, cognición animal, grandes simios enculturados, *Homo sapiens*, evolución, heterocronía.

Abstract

When I started this research it seemed to me that in the literature there were two ways of thinking about the cognitive differences found in extant hominids. Nearly all authors were convinced that some genetic novelties bonded to human cognition were responsible for the differences between the behaviors of the extant hominid species; they were, however, minimizing the difficulties posed by orangutans' and gorilla's cognition. On the other hand, some authors were considering the possibility to find a more compelling answer in the heterochronic processes occurred throughout their independent evolutionary pathways. To discern between these options, I analyzed if the differential retardation of the extant hominids ontogenies were associated with their cognitive performances. I was expecting the more delayed development to be to correspond to the best results in cognitive tests. I used two proxies for each of these two aspects. For the ontogenetic differences I used the relative degree of neoteny among the five studied species as well as the average age in which the females of a hominid species starts reproducing. For the average cognitive performance of a species, I considered 1) the percentage of individuals that succeeded in the mirror self-recognition tests, and 2) the average of lexemes used by enculturated hominins. I carried out four non-directional comparative analyses of independent contrasts. Three of the four expected correlations reached a statistical significance. I discussed the utility of this approach for understanding the cognitive differences and similarities observed between the extant hominid species.

Key words:

Neoteny, animal cognition, enculturated great apes, *Homo sapiens*, evolution, heterocrony.

Índice

1	Presentación.....	11
2	Introducción y antecedentes	15
2.1	Cognición	15
2.1.1	Introducción.....	15
2.1.2	Evolución de la cognición	19
2.2	Neotenia.....	53
2.2.1	La recapitulación de Gould	54
2.2.2	La heterocronía y la pedomorfosis según Gould.....	58
2.2.3	Las hipótesis adaptativas sobre la neotenia humana anteriores a la de Gould 62	
2.2.4	Los alcances del planteamiento de Gould	64
3	Planteamiento de la investigación.....	66
3.1	Justificación.....	66
3.2	Pregunta de investigación.....	67
3.3	Hipótesis.....	68
3.3.1	Hipótesis general.....	68
3.3.2	Hipótesis particulares	68
3.4	Objetivos	70
3.4.1	Objetivo general	70
3.4.2	Objetivos particulares	70

3.5	Metodología y técnicas	71
3.5.1	Metodología general	71
3.5.2	Las variables	77
4	Resultados y discusión	81
4.1	Obtención de las variables.....	81
4.1.1	Relaciones filogenéticas	81
4.1.2	El grado de neotenia.....	87
4.1.3	El tiempo del desarrollo reproductivo.....	92
4.1.4	Autorreconocimiento en el espejo de los homínidos vivos	93
4.1.5	Las capacidades lingüísticas	93
4.1.6	Correlación entre los contrastes independientes del grado de neotenia relativo entre las especies homínidas y del promedio por especie del porcentaje de éxito de los homínidos en las pruebas de ArE.....	109
5	Conclusiones	111
6	Recomendaciones	114
7	Tablas.....	116
8	Ilustraciones.....	123
9	Referencias bibliográficas, hemerográficas y electrónicas	145
10	Anexo 1. Cronología de autores referidos nacidos antes del inicio del siglo XX.....	164

1 Presentación

Las personas que tienen mascotas, como perros, gatos y loros, suelen declarar con gran convicción que sus animales son inteligentes, tienen emociones, perciben sus estados ánimo, aprenden con gran facilidad, tratan de engañarlos o, incluso, que tienen comportamientos simbólicos, como el que implicaría adorar al dios *Refrigerador*. La gente también considera que hay animales en vida libre que son más inteligentes o astutos que otros y atribuyen a animales como cuervos, zorras, delfines, elefantes y primates, proezas impensables en vacas o burros, que aparentan ser menos sagaces. Estas creencias son muy difundidas y han generado fenómenos sociales muy dispares, que van desde la creación la fábula como un género literario, la formación de clubes y sitios web especializados (incluyendo, desde luego, el paseo dominguero por las islas de Ciudad Universitaria), hasta manifestaciones sociales en pro de los derechos animales y ataques violentos contra las personas y los centros de investigación que usan animales de experimentación.

Varias disciplinas científicas se han abocado al estudio de la cognición animal. Este campo del conocimiento se ha diversificado en parcelas delimitadas por diferentes cometidos. Aquí destaco dos de estas. La primera cultiva el estudio de su evolución, o sea, consiste en tratar de responder qué animales comparten tal o cual capacidad y qué presiones selectivas la han moldeado. La segunda, en cambio, enfoca su desarrollo, es decir, se estructura a partir de cuestionamientos sobre en qué etapas de la vida se presenta y en relación con qué circunstancias nutricionales, genéticas, sociales, etcétera. Históricamente estas dos parcelas del conocimiento han estado cercadas y han tenido poco contacto entre sí. Conjuntamente, los resultados que han obtenido no han permitido delinear consistentemente los procesos evolutivos de la cognición ni las distinciones entre una especie y otras. En términos evolutivos, por ejemplo, los estudiosos todavía no alcanzamos un acuerdo acerca de si hay una capacidad cognitiva que permita distinguir a los humanos del resto de los animales, a pesar de que las diferencias son innegables y de que históricamente ha habido varios intentos (me refiero particularmente a la propuestas de que la deliberación, la planeación, la imitación y la conciencia, entre otras capacidades, en su momento han sido enarboladas como el atributo exclusivamente humano). En cambio, en términos adaptativos, la mayoría confiamos en que dos presiones de selección

podieron ser de suma importancia en la modelación de la cognición humana. Por un lado, la necesidad de diferenciar circunstancialmente la emisión de las conductas cooperativas y competitivas y, por otro, la necesidad de encontrar con eficiencia los alimentos de gran calidad que, desgraciadamente, no tienen una distribución uniforme en el entorno. En los términos más próximos, la información que se ha acumulado es cuantiosa, sin embargo, su articulación en los relatos evolucionistas no siempre ha sido exitosa.

Hace casi dos siglos los embriólogos alemanes se percataron de que los primates jóvenes de distintas especies tienen una forma de la cabeza muy similar, mientras que la mayoría de los primates adultos la tienen bastante diferenciada. Entre las excepciones, ubicaron al ser humano, debido a que nuestra cabeza adulta tiene un gran parecido con la cabeza de los primates jóvenes. Esta pedomorfosis ha sido discutida por muchos y notables autores.

En este trabajo de investigación utilizo una hipótesis que fue generada por el gran evolucionista Stephen Jay Gould (1977) hace casi cuatro décadas y que bien podría ser considerada como una teoría, debido a la diversidad y profundidad de sus alcances. En términos generales, su formulación establece una relación entre los cambios evolutivos que ocurrieron en la ontogenia de nuestra especie y el despliegue cognitivo que los humanos ostentamos hoy en día. Gould derivó su idea a partir de los resultados que obtuvo de una comparación que hizo entre los cambios en la morfología del cráneo que ocurren durante las ontogenias humanas y chimpancés. En efecto, él encontró un retraso del final de la etapa de crecimiento humano (o sea, un alargamiento) en comparación con el del chimpancé. Sin embargo, dejó la hipótesis abierta para futuras investigaciones.

La utilización que hago de esta hipótesis se constituye como una sola predicción sobre la cognición de los homínidos, la familia taxonómica que nos agrupa con los grandes simios. En pocas palabras, ésta dicta que, más allá de la filogenia que comparten, las diferencias entre las ontogenias de las especies vivas de los homínidos están vinculadas con sus desempeños cognitivos. Visiblemente, ésta invita a esperar que un análisis comparativo no direccional de contrastes independientes permita correlacionar las diferencias ontogénicas y el desempeño cognitivo.

Para darle más fuerza a los resultados uso dos abordajes para cada uno de estos aspectos. Mido las diferencias ontogénicas con el grado de neotenia relativo entre las especies de estudio y con el promedio por especie de la edad en que las homínidas llegan

a su primera reproducción, mientras que utilizo el promedio por especie del porcentaje de éxito de los homínidos en las pruebas de autorreconocimiento en el espejo y el promedio por especie del número de lexemas usado por los homínidos enculturados en el lenguaje humano para evaluar el desempeño cognitivo. Tal vez sobre aclarar que discuto la utilidad que tiene este abordaje para entender las diferencias y las similitudes cognitivas que observamos entre estos seres y nosotros, los seres humanos.

A continuación refiero brevemente los contenidos de los apartados de este texto, el cual sigue un lineamiento que me facilitó el Dr. Vargas (comunicación personal).

El primer capítulo, intitulado *Introducción y antecedentes*, se divide en dos grandes apartados.

El primero está dedicado a la presentación del estudio de la evolución de la cognición a través de la comparación entre especies. Ahí, primero defino cognición, ciencias cognitivas y cognición animal. Enseguida presento el método que se usa actualmente para estructurar un relato evolutivo de alguna capacidad cognitiva. Después presento a los grandes simios y ejemplifico con diversas capacidades cognitivas el uso que tradicionalmente se ha dado a los estudios de cognición en estas especies para inferir su evolución. En otras palabras, expongo el estado del arte en referencia con la evolución de la cognición. Esto me permite señalar uno de los problemas que, desde mi punto de vista, está presente en los relatos evolutivos. Se trata de una inconsistencia entre el desempeño cognitivo y la filogenia. En algunos casos, los ejemplos que utilizo comprenden descripciones detalladas de los estudios de los primates en los cuales he participado con distintas credenciales, esto es, como tesista, tutora o investigadora, tanto asociada como titular.

En el otro gran apartado de *Introducción y antecedentes* expongo la hipótesis-teoría de Gould que inspiró esta investigación y la contraste con otras ideas acerca de la evolución de la pedomorfosis de la cabeza humana.

En el segundo capítulo, intitulado *Planteamiento de la investigación* justifico este trabajo, describo el razonamiento lógico que seguí a partir de la hipótesis-teoría de Gould para formular las hipótesis que someto a prueba con esta investigación. También delimito los objetivos y las tareas. Al final describo la metodología, reseñando el procedimiento global de la investigación y enfocando con detalle el método comparativo no direccional de

contrastes independientes que utilicé, según las sugerencias que me hiciera el Dr. Vergara en el examen de candidatura.

En *Resultados y discusión* reseño la creación de cada variable, haciendo hincapié en sus debilidades. Después describo su inserción en el procedimiento de contrastes independientes. Finalmente, presento las correlaciones y discuto en referencia a los cambios que éstas permiten en el relato evolutivo de la cognición.

En *Conclusiones* enumero los avances en el campo de la evolución de la cognición que, desde mi punto de vista, esta investigación posibilita.

En *Recomendaciones* pronuncio unas cuantas directrices para futuras investigaciones.

En *Referencias bibliográficas, hemerográficas y electrónicas* desgloso las citas que hay en el texto.

Finalmente, en el Anejo 1 ordeno a los autores que refiero y que nacieron antes del inicio del siglo XX.

2 Introducción y antecedentes

2.1 Cognición

2.1.1 Introducción

2.1.1.1 ¿Qué significa cognición?

Cognición significa conocimiento. El estudio de la cognición consiste en tratar de responder a preguntas tales como qué se conoce, cómo se conoce y qué significa conocer.

Es posible que la función originaria de los sistemas cognitivos orgánicos esté vinculada con el movimiento propositivo, y que la actual sea facilitar la interpretación, el ajuste, el error, el cambio... En este sentido, diversos autores (p. ej. Baars y Gage 2013) han recalcado que la mediación cognitiva (*versus* las propiedades de una figura) aparece en los diversos tipos de ilusiones (como las ópticas y las alucinaciones).

En palabras de uno de los autores más importantes en este campo:

Consideremos las “leyes” de la mezcla de colores. Cuando la luz amarilla se mezcla con la roja, el resultado es una luz anaranjada. ¿Acaso esto es una ley sobre cómo se perciben las diferentes longitudes de onda? La respuesta es *no*, pues existe una variedad ilimitada de maneras de producir luz amarilla (mediante la filtración de luz blanca para permitir sólo longitudes de onda de 580nm o mediante la mezcla de luz de otras longitudes de onda como las de 530nm y 650nm). De igual modo, hay una gran variedad de formas de producir luz roja; pero, *independientemente de la manera como se produzca la luz*, la mezcla de ambas produce una luz que se ve anaranjada, sólo en caso de que una de las luces se vea amarilla y la otra se vea roja. La manera como se aprecia el aspecto de la percepción depende no de las propiedades objetivas de la pantalla, sino de la forma en que aparecen las partes de la misma. Otra forma de expresar esto es que el modo como se ve algo depende de la manera en que se ven sus diferentes aspectos o la manera en que éstos son *representados* por el receptor. [...]

Physylyn 1999/2003(tr.):12

2.1.1.2 Ciencias cognitivas

Si bien prácticamente todo relato histórico del pensamiento humano puede encontrar una preocupación por el abordaje de la cognición, o sea, una preocupación por origen del conocimiento, el significado de ciencias cognitivas, es relativamente nuevo¹. El término podría parecer redundante ya que de manera literal expresaría algo similar a conocimiento sistemático del conocimiento². Sin embargo, aquí lo entiendo como un conjunto de sistemas epistémicos reconocidos y usados por la sociedad actual³ para estudiar los procesos atados a la experiencia, o sea, las facultades mentales⁴. La falta de especificidad de esta pequeña definición tiene el propósito de reflejar la existencia de dos corrientes principales dentro de las ciencias cognitivas contemporáneas, las cuales, en la literatura especializada, a menudo son referidas como cognitivista y situacionista⁵.

2.1.1.3 Corrientes de pensamiento en las ciencias cognitivas

Si bien las raíces filosóficas de las dos corrientes probablemente alcancen la misma profundidad histórica, los programas de investigación cognitivista se fortalecieron desde mediados del siglo XX, mientras que los abordajes empíricos situacionistas apenas se han ido intensificando en las últimas dos décadas. Probablemente, esta diferenciación temporal sea el motivo de que la primera haya sido apodada “clásica” o “tradicional” y de que aún no pueda considerarse que la segunda esté consolidada:

¹ En 1956 en el Instituto Tecnológico de Massachusetts (el MIT, acrónimo de Massachusetts Institute of Technology) se llevó a cabo un simposio en el que Allen Newell y Herbert Simon presentaron los inicios de la simulación de los procesos cognitivos por computadora, Noam Chomsky esbozó su teoría lingüística y George Miller explicó su trabajo sobre las representaciones mentales, por lo que esta reunión puede considerarse como el nacimiento de la ciencia cognitiva.

² En tanto que el sustantivo “ciencia” (del latín *scientia*) sería un “conjunto de conocimientos obtenidos mediante la observación y el razonamiento, sistemáticamente estructurados y de los que se deducen principios y leyes generales” (RAE 2003:ciencia), mientras que el adjetivo “cognitiva” (del latín *cognitio*, *-ōnis*) la haría, precisamente, “[...] relativa al conocimiento (RAE 2003:cognitivo).

³ Entre tales sistemas están la antropología, la psicología, la lingüística, la filosofía y la robótica. Cabe aclarar que hasta ahora con “antropología” se refería a una de sus ramas, la antropología social y no a las otras.

⁴ Según la organización del Curso de Neurociencia cognitiva del Posgrado en Filosofía de la ciencia de la UNAM impartido por el Dr. José Luis Díaz (quien me permitió amablemente asistir como oyente durante el semestre 2011-1), las facultades mentales incluyen sensación, percepción, emoción, pensamiento, imaginación, memoria, intención/voluntad, comportamiento/control motor, conducta social, conocimiento/solución de problemas/inteligencia, atención y conciencia. Sin embargo, no todos los científicos abocado a este campo consideran a las mismas. Expreso posteriormente mis consideraciones al respecto.

⁵ Una forma en español que usa el Dr. José Luis Díaz para referirse a la idea con larga tradición en la ciencia cognitiva que sostiene que los aspectos que metodológicamente asociamos con el entorno (como la caracterización del *estímulo*) y los que asociamos con la cognición (como la percepción) ontológicamente son dos aspectos del mismo fenómeno. En inglés el programa de investigación referido recibe el nombre de *embodied cognition* (y supongo que sus simpatizantes serían *embodiedists* o algo parecido), sin embargo, concuerdo con el Dr. Díaz en que su traducción literal (o sea, cognición encarnada para el programa y encarnacionistas para sus simpatizantes) no resulta útil porque su significado además de implicar la necesidad de los cuerpos, podría implicar también que estos fueran una propiedad intercambiable de las mentes, lo cual parece dudoso.

Aunque los trabajos de cognición situada varían significativamente entre las disciplinas en términos de las formas específicas en las cuales tratan de aplicar la teoría general, se pueden encontrar unos cuantos supuestos teóricos comunes [...]: 1) la primacía de las acciones intencionales que ocurren en tiempo real; 2) la creencia de que la situación determina el tipo de cognición; y 3) la visión de que la cognición es constructiva.

Cowart 2004

Una distinción erudita entre ambas está fuera de mis propósitos y capacidades en este momento, aun así, me arriesgo a ejemplificarla o, mejor, caricaturizarla, exponiendo primero el supuesto fundamental de cada una e imaginando luego cómo podrían diferenciarse sus interpretaciones de los mismos datos.

El supuesto de un cognitivista, a quien apodo Revocato, es la existencia de representaciones interiores generadas por procesos cerebrales específicos resultantes de un proceso evolutivo de especialización capaz de conducir el comportamiento adaptativamente. Revocato opina que el bagaje filogenético de un individuo puede contener referentes de la realidad (de ahí que en su vocabulario aparezcan términos como *representación* y *reconocimiento*), aunque estos contenidos le resulten parciales debido a las restricciones sensoriales. El cognitivista parte de la idea de que los organismos reciben información del entorno y la procesan. En cambio, el supuesto de un situacionista, a quien llamo Renato, implica la formación de experiencias “ambientantes” o dinámicas, en relación con los procesos corporales, distales y centrales, que ocurren contextualmente.⁶ Renato parece intuir que los ajustes que ocurren en el interior del sistema en relación con su entorno también son sus referentes (por eso, en su vocabulario los términos pierden el prefijo *re*, quedándose en presentaciones y conocimientos para dar la idea de que, cada vez, son de primera mano). El situacionista piensa que el organismo se informa a partir del entorno.

Una serie de experimentos relativamente recientes ha demostrado que los neonatos se orientan más hacia las caras que hacia otros objetos alrededor suyo (p. ej. Morton y Johnston 1991).⁷ Esto ocurre incluso a los pocos minutos de haber nacido, aunque la gran mayoría de los experimentos se hayan llevado a cabo en infantes de tres a cuatro meses

⁶ Generé los supuestos ficticios a partir del texto de Wilson y Foglia (2011).

⁷ Elegí las investigaciones relacionadas con el reconocimiento de caras porque se trata de una capacidad socialmente significativa cuyo conocimiento, como Farroni *et al.* (2005) lo señalaron, tiene implicaciones en diversos campos, como la psicología del desarrollo y las neurociencias cognitivas, además de que ha sido muy estudiada tanto en humanos como en otras especies de vertebrados, adultos e infantes, individuos sanos y con lesiones cerebrales.

de edad. Entre los investigadores del campo persisten controversias acerca de la configuración del sistema visual involucrado (i.e. si es específico o no lo es, si es dependiente de la experiencia o no) (véase las revisiones de Mckone *et al.* 2009 y de Mckone *et al.* 2012). La respuesta se ha buscado con el abordaje empírico, a través de una serie larga de experimentos en los que se manipulan diversas variables, como la orientación de la cara (i.e. si está boca abajo o boca arriba) (p. ej., de Haan *et al.* 2002), la proveniencia de la luz que ilumina la cara (si proviene de arriba o de abajo) (Farroni *et al.* 2005).

Considero que Revocato, el cognitivista, interpretaría los resultados de estas investigaciones como indicios de que el sistema contiene en sí mismo información/conocimiento de las propiedades de los objetos (por eso, “re-conoce”) y que el origen de este contenido es evolutivo, ya sea ancestral o bien novedoso en su especie. De hecho, la mayoría de las interpretaciones que conozco son así (véase por ejemplo, McKone *et al.* 2012). Su apoyo más fuerte estaría en el alegato de la experiencia. Esto es, Revocato asegura que el infante no ha tenido experiencia porque nunca antes ha estado en contacto con caras.

Renato, el situacionista, probablemente abogaría por una generación del contenido *de novo* (aunque, dadas las características del sistema, ésta sea repetible en otros sistemas, ya sea en partes o en su totalidad) y, probablemente, alegaría que la experiencia no está referida únicamente al exterior, sino también al interior. De este modo, sostendría que la propiocepción intrauterina del infante podría estar jugando un papel fundamental en la configuración de tal sistema de conocimiento. Obviamente, él no tendría a la mano ahora mismo tantos experimentos como los de su colega Revocato para sostener su alegato, pero podría inventar uno, o bien podría revisar las interpretaciones para utilizar los datos existentes en su favor. Cabe señalar que no conozco ninguna publicación neurofisiológica que se incline por la última interpretación para los resultados de los experimentos de percepción de caras.

En lo personal, mantengo mayor simpatía por Renato que por Revocato. Tengo diversas razones para ello. Sin profundizar, ofrezco dos argumentos. El primero es que los procesos moleculares que asociamos con la evolución biológica, tal como los conocemos

hoy en día, no han dado indicios de contener conocimiento del entorno propiamente, sino de operar autopoiéticamente⁸, con lo cual se esperaría la desaparición del prefijo antes mencionado. En este mismo sentido, habría que agregar que la heredabilidad que asociamos con una capacidad cognitiva se presenta en diversos entornos con diferentes grados, de modo que su ambientación se me figura constitutiva. El segundo argumento es que los procesos culturales se distinguen por su gran variabilidad, de modo que el despliegue del comportamiento cognitivo (el que permite que el actuante infiera, interprete, ajuste, se equivoque, cambie, innove, etcétera) me parece que se ajusta al entorno constantemente.

2.1.2 Evolución de la cognición

2.1.2.1 Los inicios de los estudios de la evolución

Gran parte del trabajo en evolución de la cognición se ha hecho desde la comparación de las capacidades cognitivas entre las especies. Se han publicado artículos en revista (p. ej. Wasserman 1993) y libros que describen los inicios de los estudios de cognición animal, pero hasta donde sé, no hay tantas publicaciones dedicadas a la historia del estudio de la cognición animal como las hay en relación a la historia del estudio de la cognición humana. Por eso, me animo a recontar superficialmente algunos personajes que fueron pioneros en este campo.

2.1.2.1.1 Spencer

Me parece que la primera publicación que hace explícita la propuesta de que los procesos mentales evolucionaron es el ensayo de Spencer⁹ (1860/1891) intitulado *Bain Sobre las emociones y la voluntad*.¹⁰ Se trata de una crítica dura a un libro de Alexander Bain¹¹ sobre psicología. Ahí, Spencer primero elogió el trabajo de Bain en tanto que comprendía la relación entre los estados mentales y los órganos corporales:

Estimated as a means to higher results, Mr. Bain's work is of great value. Of its kind it is the most scientific in conception, the most catholic in spirit, and the most complete in execution. Besides delineating the various classes of mental phenomena as seen under that stronger light thrown on

⁸ Ser producto de su propia organización (Varela *et al.* 1974).

⁹ Herbert Spencer, el filósofo, sociólogo y biólogo evolucionista que acuñara la famosa frase "la sobrevivencia del más apto" (véase el apartado 10 en la página 174).

¹⁰ El título original es: *Bain On the emotions and the will* (Spencer 1860/1891).

¹¹ Alexander Bain, el filósofo, psicólogo y educador escocés (véase el apartado 10 en la página 174).

them by modern science, it includes in the picture much which previous writers had omitted--partly from prejudice, partly from ignorance. We refer more especially to the participation of bodily organs in mental changes; and the addition to the primary mental changes, of those many secondary ones which the actions of the bodily organs generate. Mr. Bain has, we believe, been the first to appreciate the importance of this element in our states of consciousness; and it is one of his merits that he shows how constant and large an element it is. Further, the relations of voluntary and involuntary movements are elucidated in a way that was not possible to writers unacquainted with the modern doctrine of reflex action. And beyond this, some of the analytical passages that here and there occur, contain important ideas.

Spencer 1860/1891:43

Después, Spencer imputó a Bain serias faltas analíticas y conceptuales. Entre las analíticas, por ejemplo, señaló un menoscabo en el estudio de las causas últimas y próximas, como las refirió Tinbergen más de un siglo después:

Alike in classing separate organisms, and in classing the parts of the same organism, the complete natural-history-method involves ultimate analysis, aided by development; and Mr. Bain, in not basing his classification of the emotions on characters reached through these aids, has fallen short of the conception with which he set out.

Spencer 1860/1891:46

Entre las conceptuales, Spencer recalcó, por ejemplo, la de mezclar la acción refleja con el fenómeno de la volición y la falta de rigurosidad en su definición de las emociones (emotions):

The last of these definitions, which we may most conveniently take first, seems to us very faulty. We cannot but feel astonished that Mr. Bain, familiar as he is with the phenomena of reflex action, should have so expressed himself as to include a great part of them along with the phenomena of volition. He seems to be ignoring the discriminations of modern science, and returning to the vague conceptions of the past, but he is comprehending under volition what even the popular speech would hardly bring under it. [...] A parallel criticism applies to his definition of Emotion. Here, too, he has departed from the ordinary acceptation of the word; and, as we think, in the wrong direction. Whatever may be the interpretation that is justified by its derivation, the word emotion has come generally to mean that kind of feeling which is not direct result of any action on the organism; but is either an indirect result of such action, or arises quite apart from such action. It is used to indicate those sentient states which are independently generated in consciousness; as distinguished from those generated in our corporal framework, and known sensations.

Spencer 1860/1891:50

Además de que no es mi intención en este trabajo, ahora me resulta imposible analizar el modo en que Spencer concibió al desarrollo como una continuación de la evolución, simplemente porque para hacerlo requeriría usar un método que no conozco. Sin embargo, supongo que vale pena citar los párrafos siguientes para someterlo a consideración del lector:

"But," it will perhaps be asked, "how are the emotions to be analyzed, and their modes of evolution to be ascertained? Different animals, and different organs of the same animal, may readily be compared in their internal structures and microscopic structures, as also in their developments; but functions, and especially such functions as the emotions, do not admit of like comparisons."

It must be admitted that the application of these methods is here by no means so easy. Though we can note differences and similarities between the internal formations of two animals; it is difficult to contrast the mental states of two animals. Though the true morphological relations of organs may be made out by observation of embryos; yet, where such organs are inactive before birth, we cannot completely trace the history of their actions. Obviously, too, pursuance of inquiries of the kind indicated, raises questions which science is not yet prepared to answer; as, for instance--Whether all nervous functions, in common with all other functions, arise by gradual differentiations, as their organs do? Whether the emotions are, therefore, to be regarded as divergent modes of action that have become unlike by successive modifications? Whether, as two organs which originally budded out of the same membrane have not only become different as they developed, but have also severally become compound internally, though externally simple; so two emotions, simple and near akin in their roots, may not only have grown unlike, but may also have grown involved in their natures, though seeming homogeneous to consciousness? And here, indeed, in the inability of existing science to answer these questions which underlie a true psychological classification, we see how purely provisional any present classification is likely to be.

Nevertheless, even now, classification may be aided by development and ultimate analysis to a considerable extent; and the defect in Mr. Bain's work is, that he has not systematically availed himself of them as far as possible. Thus we may, in the first place, study the evolution of the emotions up through the various grades of the animal kingdom: observing which of them are earliest and exist with the lowest organization and intelligence; in what order the others accompany higher endowments; and how they are severally related to the conditions of life. In the second place, we may note the emotional differences between the lower and the higher human races--may regard as earlier and simpler those feelings which are common to both, and as later and more compound those which are characteristic of the most civilized. In the third place, we may observe the order in which the emotions unfold during the progress from infancy to maturity. And lastly, comparing these three kinds of emotional development, displayed in the ascending grades of the animal kingdom, in the advance of the civilized races, and in individual history, we may see in what respects they harmonize, and what are the implied general truths.

Spencer 1860/1891:46

2.1.2.1.2 Darwin

En todo caso, la propuesta más importante al respecto de la evolución de la cognición y de la importancia de su estudio en los animales, sin dudas, está en el libro de Darwin intitulado *La expresión de la emociones en el hombre y en los animales* de 1872¹²:

Finally, with respect to my own observations, I may state that they were commenced in the year 1838; and, from that time to the present day, I have occasionally attended to the subject. At the above date, I was already inclined to believe in the principle of evolution, or of the derivation of species from other and lower forms. Consequently, when I read Sir C. Bell's great work, his view, that man had been created with certain muscles specially adapted for the expression of his feelings, struck me as unsatisfactory. It seemed probable that the habit of expressing our feelings

¹² El título original de esta obra es *The expression of the emotions in man and animals* (Darwin 1972).

by certain movements, though now rendered innate, had been in some manner gradually acquired. But to discover how such habits had been acquired was perplexing in no small degree. The whole subject had to be viewed under a new aspect, and each expression demanded a rational explanation. This belief led me to attempt the present work, however imperfectly it may have been executed.

Darwin 1872:19

Darwin sostuvo ahí la idea de Spencer de que la expresión de una emoción (explícitamente considerada como un estado mental) en los seres humanos está acompañada de movimientos particulares y, por tanto, la emoción es reconocible a través del comportamiento. Pero además, Darwin destacó que esta relación es hereditaria y que está sujeta a procesos evolutivos.

Más allá de las críticas que no toman en cuenta el momento y las circunstancias del trabajo darwiniano que podría tener la obra (sobre el hecho de que Darwin se basó en datos anecdóticos y, por tanto, quedó expuesto al antropomorfismo sin las barreras metodológicas que usamos hoy en día para protegernos de tal error; sobre el problema de que hecho de que apela a un sistema de herencia lamarckiano¹³; sobre el hecho de que, al igual que lo hiciera Spencer (1860/1891), acomodó a las razas humanas en jerarquías; y sobre que alberga una misoginia profunda), con certeza se trata del primer abordaje de la cognición animal y del desarrollo de la cognición humana con la finalidad de desentrañar los procesos evolutivos que la originaron.

2.1.2.1.3 Romanes

Posteriormente, Romanes¹⁴, uno de los primeros seguidores de la teoría darwiniana, publicó *Animal intelligence* (1882/1884/2012). Ahí, Romanes siguió dos objetivos, el de dar un panorama fidedigno del desarrollo psicológico en los diferentes grupos animales y el de considerar los hechos de la inteligencia animal en relación con la teoría de la ascendencia. Metodológicamente, Romanes trató de disminuir el tono ilusorio que caracterizó la obra de Darwin, siguiendo unos criterios de inclusión para las anécdotas sobre la mente animal. Según él, resultaba muy importante incluir anécdotas que hubieran sido relatadas por personas confiables en términos de su trayectoria académica y de su

¹³ En referencia al modo evolutivo conocido como "herencia de caracteres adquiridos" que inventara el gran transformista Jean-Baptiste-Pierre-Antoine de Monet de Lamarck (véase el apartado 10 en la página 174).

¹⁴ George John Romanes (véase el apartado 10 en la página 174).

prestigio social. Sin embargo, en opinión de Morgan¹⁵, no lo logró. En cualquier caso, su segundo objetivo le permitió plantear que los aspectos mentales podrían ser usados para generar árboles filogenéticos paralelos, pero no iguales, a los que se podían generar a partir de los rasgos morfológicos:

For it is almost needless to say that if animal kingdom were classified with reference to psychology instead of with reference to anatomy, we should have a very different kind of zoological tree that which is now drawn in our diagrams.

Romanes 1882/1884/2012:8

Romanes trazó una distinción entre reflejo, instinto y raciocinio. Curiosamente, en sus definiciones, un reflejo sería no-mental, un acto instintivo implicaría operaciones mentales (intenciones) y el raciocinio comprendería el poder de percibir analogías o proporciones y de inferir. Además, apuntó claramente que separaría al instinto del raciocinio, usando la idea de irrepetibilidad de la acción:

For reason, besides involving a mental constituent, and besides being concerned in adaptive action, is always subsequent to individual experience, never acts but upon a definite and often laboriously acquired knowledge of the relation between means and ends, and is very far from being always similarly performed under the same appropriate circumstances by all the individuals of the same species.

Romanes 1882/1884/2012:23

2.1.2.1.4 Morgan

Ya señalé que el intento metodológico de Romanes (el de utilizar criterios para inclusión de las anécdotas) no convenció a sus contemporáneos. Esto tuvo una repercusión duradera para el estudio de la cognición animal. En pos de la objetividad Loyd Morgan (1898) escribió su famoso canon de interpretación que invita a tomar las atribuciones mentales a los animales con prudencia:

In no case may we interpret an action as the outcome of the exercise of a higher psychical faculty, if it can be interpreted as the outcome of one which stands lower in the psychological scale.

Morgan 1898:53

2.1.2.1.5 Conductistas

¹⁵ C. Lloyd Morgan (véase el apartado 10 en la página 174).

El canon de Morgan tuvo un gran efecto en el devenir de los estudios de la mente animal¹⁶. Algunos autores (MacLean *et al.* 2012) alegan un efecto de sustitución, en el que el enfoque evolucionista habría sido desplazado por el conductista. En lo personal, me inclino a pensar en una diversificación generativa en la que ambos tipos de abordaje se mantuvieron paralelamente. En cualquier caso, el desarrollo del conductismo dejó dos huellas profundas en este campo. Por una parte, dio lugar a un perfeccionamiento técnico-metodológico que hasta hoy en día nos permite dar mayor certeza a las interpretaciones. Un ejemplo de esto es la inclusión de controles en los diseños experimentales. Además, por otra parte, la comparación de los aspectos cognitivos de diferentes especies, es decir, el enfoque evolutivo, perdió popularidad (sobre todo en Estados Unidos de América, desde entonces una potencia mundial en la dirección de los programas de investigación). En efecto, ahí, la noción de aprendizaje universal, en la que el comportamiento se considera una función de los estímulos ambientales, hizo irrelevante la comparación inter-específica y permitió realizar la mayor parte de los estudios en algunas especies fáciles de criar en los bioterios (principalmente, ratas, ratones y palomas). Entre los principales exponentes del conductismo cabe mencionar a Edward Lee Thorndike¹⁷, a John Broadus Watson¹⁸ y a Burrhus Frederic Skinner. Pero debo aclarar que el lente evolutivo no fue abandonado completamente en otras partes del mundo.

2.1.2.1.6 Etólogos¹⁹

Mientras que en Estados Unidos el conductismo crecía, en Europa se desarrollaba el análisis evolutivo del comportamiento. Los trabajos de los Etólogos clásicos, que pueden ser representados por los ganadores del premio Nobel de medicina o fisiología en 1973, Karl R. Von Frisch²⁰, Kondard Zacharias Lorenz y Nikolaas Tinbergen, de alguna manera, compensaron la balanza y la mantuvieron así incluso con los cambios disciplinares que sufrieron.

¹⁶ Me parece que, en términos generales, la preocupación metodológica de Morgan ha sido malentendida. De hecho, el desarrollo metodológico que hemos alcanzado hoy en día probablemente tenga sus inicios en su inducción doble, es decir, de su idea de que la explicación de una observación de la conducta animal debería coincidir con la de nuestra introspección, en la cual el famoso canon sólo era un criterio accesorio para resolver una incongruencia eventual (Allen 2011).

¹⁷ Edward Lee Thorndike (véase el apartado 10 en la página 174).

¹⁸ John Broadus Watson(véase el apartado 10 en la página 174).

¹⁹ Esta parte del texto proviene de un trabajo que hoy en día está en proceso de publicación (Chiappa en prensa).

²⁰ Karl R von Frisch.

Según el orden cronológico de sus nacimientos, el primero es Karl von Frisch. Él hizo muchos aportes al conocimiento, pero, por motivos de espacio, sólo ejemplifico con el fragmento de su investigación que permitió dar sentido a un comportamiento de las abejas que hasta entonces había intrigado a muchos estudiosos, incluyendo a Aristóteles²¹. En efecto, antes de von Frisch, en el mundo científico ya se sabía que cuando una abeja encuentra una fuente de alimento, ésta regresa a su panal y se mueve zigzagueando antes de depositar el néctar que trae consigo. Asimismo, se sabía que al poco tiempo sus compañeras van llegando de manera independiente a la misma fuente. A pesar de que eso parecía indicar que las abejas se comunican, en realidad no se sabía cómo lo hacen. Básicamente, el experimento de von Frisch consistió en poner una fuente de alimento para abejas en dos lugares equidistantes de un panal y marcar a las abejas que llegaban a cada una con un poco de pintura de diferente color. Con eso, pudo percatarse de que el ángulo del zigzagueo coincide con el ángulo que separa al panal de la fuente de alimento ambos en referencia a la posición del Sol y que la distancia que recorre zigzagueando es análoga al tiempo de vuelo necesario para ir desde el panal hasta la fuente (Ilustración 1 en la página 123).

El segundo exponente de la Etología clásica que menciono es Konrad Lorenz. Entre otras aportaciones relevantes, consolidó el término de *imprinting*. Se trata de un fenómeno que constató la primera vez cuando tenía apenas cinco años y que, escuetamente, refiere a un tipo de control de la conducta desde el entorno social, que ocurre en un periodo específico de la vida de un animal, que puede resultar bastante duradero y que puede tener un papel fundamental en su vida social. En diversos documentales publicados en la red se puede ver al mismo Lorenz mostrando el efecto que tuvo su contacto temprano sobre el comportamiento posterior de los patitos. El hallazgo es que los polluelos parecen nacer preparados para emular las acciones de su cuidador quienquiera que éste sea. Se trata de un comportamiento que puede tener efectos adaptativos importantes, ya que sesga el aprendizaje hacia el ámbito de lo social. Podría ocupar varias líneas con esto, puesto que personalmente me ha interesado la idea de analizarlo como una vía para la herencia extra-genética. Sin embargo, no es el motivo que me ocupa aquí, por lo que continúo.

²¹ Aristóteles (véase el apartado 10 en la página 174).

El trabajo de Lorenz fue más allá de la pura descripción y experimentación. De hecho, publicó varios libros en los que presentó sus reflexiones sobre las implicaciones de los hallazgos etológicos para la concepción que tenemos del ser humano. Por ejemplo, en su libro intitulado *Sobre la agresión: el pretendido mal* (Lorenz 1966/2005) trabajó la posibilidad de que las agresiones de los animales y de los seres humanos cumplan la misma función adaptativa. Además, propuso que el conocimiento de esto puede resultar útil para contender con este comportamiento en nuestras sociedades.

El tercer gran pionero de la etología es Nikolaas Tinbergen. Entre sus trabajos, destaco aquí uno que refiere a lo que los etólogos llamaron el estímulo desencadenador, en el cual Tinbergen se preguntó qué determina que un pez espinoso se comporte diferencialmente ante otro macho y ante una hembra. Específicamente, cuando se trata de otro macho, el pez despliega un ataque; en cambio, cuando se trata de una hembra, éste despliega un cortejo. Durante la época reproductiva los machos tienen el vientre rojo, mientras que las hembras lo tienen abultado. En lo que parece ser una *serendipity*, Tinbergen asoció el paso de un camión rojo con el comportamiento agresivo de los peces e inició una serie de experimentos que mostraron que el color rojo desencadena el ataque; mientras que el bulto, desencadena el cortejo. En resumen, el hallazgo de Tinbergen muestra que los peces espinosos son particularmente sensibles a ciertas características del entorno y que éstas desencadenan comportamientos específicos.

Al igual que los otros dos etólogos que he referido, Tinbergen realizó muchas otras investigaciones de sumo interés. Aunque él fuera más reticente que sus colegas para dar explicaciones cognitivas, por ejemplo del comportamiento de juego en los animales (véase Bekoff *et al.* 2002), escribió el artículo *Sobre los objetivos y los métodos de la etología* para la revista alemana de psicología animal en el que señaló que las explicaciones causales del comportamiento se pueden hacer desde cuatro niveles complementarios (Tinbergen 1963). Esto es, situó al quehacer etológico en cuatro modalidades: la de la causa (que llamó fisiología de la conducta), la del valor adaptativo (en referencia a las presiones de selección que afectaron la evolución de la conducta), la de la evolución (en relación al momento de su aparición en la filogenia) y la de la ontogenia (que entendió como un factor resultante de la interacción entre el individuo y su ambiente). Las tres primeras, de tradición aristotélica (Dennett 1996/1995), ya habían sido esbozadas en relación al estudio del comportamiento a principios del siglo XX por

Huxley²², pero la inclusión de la última es de su autoría. Para esclarecer, resumo que el trabajo etológico consistiría en contestar preguntas acerca de las conductas, en términos evolutivos (como cuándo apareció en la filogenia), adaptativos (como cuáles son sus implicaciones en la sobrevivencia), del desarrollo (como a qué edad se expresa) y fisiológicos (cómo ocurre en el organismo). No está demás aclarar que Tinbergen advirtió que las respuestas que se den en cada modalidad con referencia a una sola conducta deben concordar entre sí.

Estas cuatro modalidades han regido el estudio del comportamiento con un enfoque evolutivo durante muchas décadas. De hecho, en los textos especializados, apenas empiezan a aparecer las primeras críticas a tal propuesta.

En términos generales, los etólogos mantuvieron su enfoque sobre las conductas propias de cada especie. Metodológicamente, esto los encaminó, por ejemplo, a considerar prioritaria la elaboración del etograma y a la comparación entre especies para inferir la evolución de un comportamiento.

Las especulaciones sobre la naturaleza humana basadas en los hallazgos de la etología animal, como la analogía funcional entre los procesos de “ritualización” de las conductas de agresión y sumisión que hiciera Lorenz (1965/1985, 1966/2005), despertaron una crítica muy severa, tanto en términos políticos como científicos. No es mi intención profundizar en esto, pero me parece importante recordar algunos de sus puntos. Políticamente, los detractores señalaron, por ejemplo, el peligro de que tales especulaciones fueran tratadas como armas ideológicas, esto es, justificaciones de un orden social particular y de las ejecuciones eugenésicas ancladas en el prestigio de ciencia. En cambio, los críticos que usaron los términos científicos esgrimieron una serie de alegatos que, desde mi punto de vista, en la actualidad bien podrían considerarse con referencia a diversos campos del quehacer científico. Entre estos, por ejemplo, sobresale el argumento de la modificabilidad (que incluye, entre otras, la idea de que el término innato es inválido porque el comportamiento también depende de la interacción con el entorno y de la experiencia). Obviamente los etólogos reaccionaron con una serie de contraargumentos (Lorenz 1965/1985:338-341). En este sentido, siguiendo con el ejemplo

²² Julian Sorell Huxley (véase el apartado 10 en la página 174).

anterior, recurrieron a la idea de que la función adaptativa de los procesos de aprendizaje resulta incomprendible si no se considera un sistema instructor evolucionado. En otras palabras, los etólogos sugirieron que evoluciona la capacidad de adaptación individual, siendo que en algunos vertebrados “superiores” parece haber ido aumentando filogenéticamente (Lorenz 1965/1985:341).

Las críticas recibidas no impidieron que, en 1973, Lorenz, Tinbergen y von Frisch recibieran el premio Nobel en Fisiología y Medicina. En el comunicado de prensa con el que el Karolinska Institutet anunció su decisión, se reconoció que la etología se constituía como el estudio científico del comportamiento que permitía dejar atrás las suposiciones vitalistas de que los instintos tenían un origen místico (Nobel Prize 1973). En palabras de Tinbergen:

Los aportes [...] están en el reconocimiento de que la conducta forma parte del equipamiento adaptativo de los animales; como tal, su causa a corto plazo puede ser estudiada fundamentalmente de la misma manera en que se estudian otros procesos de la vida; su valor para la sobrevivencia también puede ser estudiado sistemáticamente; el estudio de su ontogenia es similar al del de la estructura; y el estudio de su evolución sigue las mismas líneas que el de la evolución de las formas.

Tinbergen 1963:430

No cabe duda de que este enfoque permitió el desarrollo de un campo para la investigación empírica alrededor del comportamiento bajo los supuestos de que los sistemas conductuales han evolucionado y de que las predisposiciones resultantes influyen cuándo, sobre qué y cómo ocurre el aprendizaje. A pesar de la advertencia que hizo Tinbergen sobre la necesidad de empatar los cuatro enfoques (o sea, de que las inferencias de causalidad última y las de causalidad próxima debían concordar) en la práctica los campos de investigación se vieron divididos.

Con el enfoque de Tinbergen (1963), los quehaceres de la psicología sobre la causalidad próxima del comportamiento y los de la tradición etológica²³ hoy en día pueden ser considerados como distintas facetas en un solo enfoque evolutivo.

2.1.2.1.7 Hinde

²³ He tratado de explicar la relación filial entre las disciplinas que aquí considero pertenecientes a la tradición etológica (i.e. Etología clásica, Sociobiología, Ecología de la conducta y Psicología evolucionista) en el texto ya referido (Chiappa en prensa).

En 1966, Robert Aubrey Hinde, el maestro Hinde, como solía referirlo el Dr. José Luis Díaz, publicó *Animal behaviour: a synthesis of ethology and comparative psychology*. El libro, que originalmente estuvo planeado para realizarse en colaboración con Tinbergen (Hinde 1966/1970:ix), inicia con una primera sección que está intitulada *Aims and methods*²⁴ y continúa con un ordenamiento basado en las preguntas de este último sobre la fisiología, el desarrollo, la función adaptativa y la evolución del comportamiento. Se trata de un intento²⁵ por articular los estudios del comportamiento animal que parten desde la psicología, la zoología, la fisiología, la anatomía, la genética, la ecología y muchas otras disciplinas o un intento por iluminar el terreno en el que todas se sobreponen, que parte de la idea de que los métodos y los objetivos de la etología conforman el marco unificador de tales disciplinas y de que el beneficio compartido que éstas podrían obtener provendría de la unión del abordaje etológico con el análisis detallado de la psicología.

Tal vez convenga recordar aquí la forma en que él mismo expresó su convicción:

Only when we see that behaviour involves a complex nexus of events in time, and that its study involves both the selection of an interval of time and also selection from among the events occurring within that interval, can we even formulate the problems it poses. Conversely, the problems we choose will determine how we describe behavior, what we select for analysis or measurement, and what we ignore or reject.

Hinde 1966/1970:4

Aparte de las muchas recomendaciones que Hinde elaboró para sus lectores, como “El análisis de la conducta puede recibir ayuda de los datos fisiológicos, y el estudioso de la conducta debería intentar crear hipótesis compatibles con la información fisiológica disponible” (Hinde 1966/1970:9), en el apartado dedicado a la evolución, Hinde dejó en claro que el método comparativo entre las especies vivas es adecuado para tratar de responder a cuestionamientos sobre la naturaleza y el curso de los cambios evolutivos en la conducta de cada especie. Cabe señalar que el método comparativo al que se refería era bastante sencillo: establecer una filogenia entre grupos de animales, aplicar la prueba cognitiva en tales grupos y elaborar una hipótesis de su evolución (Hinde 1966/1970:662). En este sentido, utilizó muchos ejemplos, entre los cuales destaco el de la evolución de las “habilidades” para el aprendizaje, que él usó para demostrar las dificultades que tienen

²⁴ Subrayo que se trata del el subtítulo del artículo fundacional de Tinbergen (1963).

²⁵ Muchos autores consideran que este intento fue fructífero (véase, por ejemplo, Doorey 1994).

las comparaciones entre grupos de niveles taxonómicos altos (por ejemplo, entre vertebrados e invetrebrados, o bien entre mamíferos y otras clases de vertebrados). En este sentido, queda claro que éstas aún no se han resultado, en tanto que todavía persiste el problema de que las diferencias en los resultados de las pruebas se deban a las diferencias sensoriales, perceptuales o motoras, más que a una diferencia en las capacidades para el aprendizaje, que él señaló desde entonces (Hinde 1966/1970:658). Sin embargo, también queda claro que se han hechos avances en este sentido, sobre todo en el nivel taxonómico de análisis y en la técnicas comparativas.

2.1.2.1.8 Ecología de la conducta y sociobiología

En la década que transcurrió entre mediados de los años sesentas y de los setentas del siglo pasado, el estudio del comportamiento se vio beneficiado por una serie de agregados teóricos, por lo menos en lo que respecta a los cuestionamientos adaptativos. Sólo menciono la selección de parentesco de Hamilton (1964) y el altruismo recíproco de Trivers (1971), que siguen siendo sustanciales para el entendimiento de las conductas altruistas desde tal perspectiva (véase Trivers 1974), o el conflicto parental de Trivers (1974), que permite explicar las diferencias de la inversión parental de un mismo progenitor en el tiempo, usando los mismos supuestos adaptacionistas. De hecho, estos avances teóricos han permitido el cultivo muy fructífero de este conocimiento, como lo demostró entonces el compendio intitulado *Sociobiología: la nueva síntesis* de Edward O. Wilson (1975/tr.1980) y lo siguen demostrando hoy en día la publicación de diversas revistas especializadas, como *Animal Behaviour*.

2.1.2.2 Cognición animal

Los estudios empíricos de cognición en animales derivan de los estudios en humanos, más particularmente, de los estudios en infantes. Generalmente se enfocan en los mismos procesos, esto es, qué se conoce, cómo se conoce, qué significa tener un conocimiento a partir de la sensación, la percepción, la emoción, el pensamiento, la imaginación, la memoria, la intención/voluntad, el comportamiento/control motor y conducta social, la solución de problemas/inteligencia, la atención y la conciencia. El artículo editorial del primer número de la revista más importante en el campo de la cognición animal señala que:

There is a need for theoretical models and theory-derived hypotheses on the evolutionary roots of "intelligence". While, clearly, more information on the means by which different species receive

raw sensory input is needed to determine the sensory abilities and limits and the extent of the cognitive abilities of diverse species, we also need to move beyond descriptive studies, testing hypotheses derived from evolutionary theory. Species comparisons – the comparative method – will prove fruitful here.

[...] a research field that over past decades has been splitting up into various subdisciplines, or has become a peripheral area of related well-established fields (AI, animal learning, behavioural ecology, developmental psychology, cognitive ethology, cognitive neurosciences, ethology, evolutionary psychology, neurobiology, neuroethology).

Animal Cognition is the umbrella for all approaches investigating how animal (including human) minds function and how they evolved: How do animals form concepts, categorize and recognize individuals, food, spatial and time patterns? What rules of logic and decision are used and how do these work? What satisficing heuristics do animals use? How do animals reason about their social world? How do animals learn by observation, imitation and instruction? How do animal time perception and use, causality detection, numerical competence and frequency expectancies work? What innate reaction patterns do animals have? How do animals solve problems? How do they use symbols, how do they communicate? What tools do animals use? How do these topics relate to the natural ecology of the species concerned?

Czeschlik 1998:1

A continuación presento algunos ejemplos de los estudios de la cognición de los chimpancés porque aparte de las ratas, ratones y palomas de laboratorio, son los animales que han sido más estudiados en términos de su cognición, tanto en libertad, como en cautiverio.

Köhler²⁶ (1921/1989) y Yerkes²⁷ (1934) se consideran pioneros de los experimentos cognitivos en chimpancés cautivos durante la segunda década del siglo XX. Como ejemplo, considero que vale la pena mencionar los famosos experimentos de Köhler, en los que disponía “problemas” para registrar cómo los confrontaban diversos animales, entre ellos algunos chimpancés, perros y gallinas. Uno de estos consistía en colgar del techo de una habitación una penca de plátanos y dejar en el suelo varias cajas de cartón y madera. Uno de sus chimpancés, llamado Sultán, resolvió el problema no por azar, sino por *insight*²⁸: el gran simio intentó sin éxito alcanzar el plátano dando brincos, dándose por vencido con esa técnica, se sentó en una esquina del cuarto, observó “pensativo” sus alrededores, “se le iluminó la cara”, se levantó sin demora, apiló las cajas y alcanzó el plátano (véase Ilustración 2 en la página 124).

²⁶ Wolfgang Köhler (véase el apartado 10 en la página 174).

²⁷ Robert Mearns Yerkes (véase el apartado 10 en la página 174).

²⁸ Palabra del alemán que no tiene traducción a otras lenguas, pero que se usa para referir algo así como “me cayó el veinte”.

Por el lado de la investigación con chimpancés en libertad, la pionera es Valerie Jane Morris Goodall. Sus observaciones son legendarias y han inspirado una gran cantidad de primatólogos y, sobre todo, primatólogas. Ésas empezaron en 1960 bajo la tutela de Louis S. B. Leakey. La estación de observación en el Parque Nacional *Gombe Stream* a orillas del lago Tanganyika se inició con esta empresa y sigue funcionando. Sus descripciones sobre la vida cotidiana de los chimpancés han sido fundamentales para el debate de diversos temas sobre la cognición de los chimpancés.

En los relatos de Jane Goodall (por ejemplo, en la autobiografía que presentó en Goodall y Berman 2000) aparecen imágenes de estos seres que han dejado huella en la propia primatología, donde se constituyeron como verdaderas líneas de investigación y en otras áreas del conocimiento, donde, en su caso, se discuten los hallazgos desde otros puntos de vista.

En sus primeros relatos, Goodall muestra la faceta bondadosa de estos primates: madres cariñosas, hermanos mayores cooperando en la crianza y padres protectores; en fin, una sociedad que recuerda al “buen salvaje”. Esta visión de los chimpancés empezó a derrumbarse cuando describió un episodio de guerra entre dos comunidades aledañas de chimpancés (Goodall 1977). El relato de dicho acontecimiento, espeluznante sin duda, describe “patrullas fronterizas” de machos que durante cuatro años se enrolaron en batallas a muerte con el grupo enemigo hasta exterminarlo. Además, también se han descrito episodios de infanticidio que se distinguen de aquellos de otros animales -como los leones- porque el victimario puede estar emparentado con la cría. La descripción de Goodall del “duelo chimpancé” corresponde a las observaciones que iniciaron en un día soleado del otoño de 1972 cerca de un riachuelo. Ahí encontró el cuerpo sin vida de Flo (un chimpancé hembra). El cadáver estuvo acompañado por Flint, el hijo menor de Flo, durante tres días y tres noches hasta que uno de sus hermanos mayores, Figan, llegó y lo incitó a que lo siguiera. Está claro que este punto se ha tratado con anécdotas y que su interpretación puede ser objeto, como de hecho lo ha sido, de múltiples críticas.²⁹

Una de las anécdotas más citadas en los textos de primatología acerca del uso de herramientas es una nota sobre el comportamiento de los chimpancés que fue publicada

²⁹ Los chimpancés no son los únicos animales que han sido vistos en una situación similar. En efecto, los reportes de los elefantes son todavía más sorprendentes (véase, por ejemplo, de Wall 1996).

en 1951 por H. Beatty, en la cual se describe a un chimpancé común macho que disponía una nuez sobre una roca plana y la golpeaba con otra roca para comerse el centro (Sarringhaus 2005). Las anécdotas de este tipo fueron acumulándose y junto con la influencia de otros estudios dieron lugar a la observación continua y a la comparación del uso de las herramientas en las diversas comunidades de chimpancés. Hoy en día se identifican muchos de estos comportamientos, tales como varitas para sacar insectos de sus nidos o para obtener la miel de los panales, ramitas a manera de mondadientes, bolas de hojas masticadas a modo de esponja para obtener agua de troncos huecos, etcétera. Con esto, los estudiosos de la cognición de los chimpancés se dieron cuenta de que no todas las conductas estaban presentes en todas las poblaciones y de que los infantes deben aprenderlas. Entonces, a partir de la definición del comportamiento cultural como aquél que se adquiere social y no genéticamente, que es compartido por muchos miembros de un grupo, que persiste en generaciones sucesivas y que no resulta de la adaptación a diferentes condiciones locales, se sistematizó el análisis del uso de herramientas. Lo asombroso es que los comportamientos culturales que se han descrito en los diversos grupos de chimpancés que han sido estudiados continuamente por un mínimo de 10 años sobrepasan el centenar (véase Whiten *et al.* 2001). Los casos más estudiados son el cascado de las nueces y la pesca de termitas; por ello, los referiré brevemente. En la zona occidental de África los chimpancés cascan nueces: en Senegal, usan como martillo piedras pequeñas; mientras que en Guinea, Sierra Leona, Liberia y Costa de Marfil, usan como martillo piedras más grandes. En otras zonas de África habitadas por chimpancés hay nueces, e incluso algunas poblaciones las consumen, pero no las cascan con la técnica del yunque y martillo. Muchas poblaciones de chimpancés pescan termitas. Sin embargo, en las zona de África occidental (Senegal, Guinea, Sierra Leona, Liberia y Costa de Marfil) y central (Camerún, Guinea Ecuatorial y Gabón) las pescan usando bastones; mientras que en la zona oriental de África (República Democrática del Congo, Uganda y Tanzania) las pescan usando tallos herbáceos. Aún sin profundizar en el tema, es necesario mencionar la sorprendente relación que se puede establecer entre el flujo migratorio entre las poblaciones y el uso de determinadas herramientas, lo cual se aprecia considerando las barreras geográficas entre las comunidades de chimpancés, por ejemplo el río Níger para el cascado de nueces.

Los chimpanzólogos también observaron diferencias en el comportamiento de los individuos de diferentes edades y sexos que conforman una sociedad, aunque a veces

sus descripciones recuerdan la vida de una familia nuclear como la que mucha gente pretende que exista en nuestra sociedad, con madres amamantando, crías jugando, jóvenes rompiendo reglas y padres protegiendo...

Aunque los chimpancés comen principalmente fruta, también son depredadores. Los chimpancés de Gombe matan y comen a animales pequeños y medianos, tales como monos, cerdos salvajes y antílopes jóvenes. En algunos sitios la cantidad de carne que ingiere una comunidad de chimpancés alcanza una tonelada por año. Nuevamente, Jane Goodall fue una de las primeras en reportar la caza de los chimpancés, pero recientemente se han descrito aspectos muy interesantes de la depredación chimpancé.

Por lo menos en Tãï (Costa de Marfil) no todos los miembros de un grupo participan en la cacería: sólo cazan los machos; además, algunos, los más jóvenes, rodean animales, persiguen a la presa y sólo el más experimentado, ¡con ocho años de experiencia!, la ataja (Boesch 2002); además, los cazadores comparten la presa de una manera bastante igualitaria, permitiendo que incluso hembras y crías obtengan un pedazo de carne (Boesch y Boesch 1989).

En Gombe, contrariamente a lo que se podría esperar si se supusiera que cazan por hambre, este comportamiento sucede con mayor frecuencia cuando hay más disponibilidad de otros alimentos, justo cuando la comunidad está en etapa de fusión. Estudios como el anterior indican que la caza puede ser una herramienta política y reproductiva, y explica, por un lado la identidad y el desempeño diferenciado, es decir, por qué sólo algunos miembros de la comunidad cazan, y por otro, cómo ocurren las diferentes formas de repartición de la carne en los diversos grupos de chimpancés (Stanford 2006).

La idea de que el comportamiento social de los chimpancés está influenciado por “acuerdos tácitos o reglas” se empezó a difundir a partir de la experiencia de los cuidadores en los zoológicos, quienes se percataron de que los animales recién llegados a un grupo tardan en aprender las nuevas reglas de vida o, en algunos casos, sobre todo aquellos individuos con una historia de vida de maltrato -como la que suelen tener los animales de circo- no lo logran nunca. Los chimpancés que “desobedecen” las pautas para el comportamiento social, es decir, que se aparean “con quién no deben”, que no respetan los “turnos” para alimentarse o que interfieren las afiliaciones de los machos

dominantes, son “castigados” por los demás. Además, varios intentos de reintroducción de chimpancés criados entre humanos a comunidades silvestres también indican que el aprendizaje particular de las nuevas pautas es importante para el establecimiento de relaciones sociales “normales”. Este tópico ha sido abordado de una manera menos anecdótica, incluso empatando los registros conductuales con aquellos fisiológicos – niveles de cortisol, testosterona, etc.- y, a *grosso modo*, es posible afirmar en conclusión: que el control del comportamiento de los chimpancés está mediado socialmente y es, hasta cierto punto, alterable.

Los chimpancés parecen tener varios rituales. El más común es el aseo ritual (en inglés el *hand clasp grooming*), que se usa entre los miembros de una misma comunidad (véase, por ejemplo, Nakamura y Uehara 2004; Nakamura e Itoh 2005), pero hay otros aún más extraños, como la “danza de la lluvia” o “la danza de la cascada” (véase, por ejemplo, Wallauer 2013).

Cualquiera que haya trabajado con primates, incluso los neurocientíficos que estudian sus cerebros por dentro, está convencido de que estos animales tienen modalidades conductuales propias, es decir, que tienen algo similar a la personalidad humana, ya que despliegan, por ejemplo, su dominancia o su maternidad diferencialmente. Esta percepción ha dado lugar a una serie de estudios, hasta el momento muy pocos, sobre la chimpalidad. El fundamento, tanto teórico como técnico, de estos estudios proviene de una rama de la psicología humana que considera a la personalidad como un fenotipo conformado a partir de la interacción de componentes genéticos y ambientales, y que por tanto, puede ser estudiado a partir de la evaluación de ciertos factores que se piensan estables durante la vida de un individuo. Si bien hay diferentes métodos para evaluar la personalidad humana, uno de los más usados es el de los cinco factores, con el cual se considera que su variación se puede describir en cinco dimensiones calificativas independientes. Las técnicas que se derivan de esta idea consisten en cuantificar, según la percepción propia, la intensidad con la cual cada adjetivo de una lista describe una persona (que bien puede ser uno mismo) y ubicar a la persona en un punto de dicho “espacio” pentadimensional. La aplicación de estos métodos en chimpancés muestran

que la chimpalidad está compuesta por seis factores (los cinco humanos³⁰ –*surgency*, *dependability*, *emotional stability*, *agreeableness* y *openness*- más uno de dominancia) (King y Figueredo 1997). Además, al igual que en humanos, se piensa que estos factores puedan tener un componente heredado (Weiss *et al.* 2000) y estar relacionados con el sexo (Buirski *et al.* 1978).

Frans de Waal estudió durante varios años a un grupo de chimpancés comunes cautivo en un zoológico en Holanda. En *La política de los chimpancés* (de Waal 1986), analizó el comportamiento de los individuos del grupo en el tiempo e inferió que los chimpancés usan tácticas para obtener y conservar el poder, haciendo alianzas con otros individuo o traicionando a sus aliados.

Desde que a principios del siglo XX se describiera como una especie al bonobo o chimpancé enano, su comportamiento sociosexual ha llamado la atención tanto de los científicos como del público en general, ya que tienen encuentros sexuales sin distinción de sexo y edad (todos con todos), copulan ventro-ventralmente (de frente), intercambian sexo por alimento, etcétera. Frans de Waal subtítulo un artículo sobre la resolución de conflictos en las sociedades de estos grandes simios con la frase “haciendo el amor, no la guerra”.

Los estudios subsecuentes, tanto en campo como en laboratorio, son muchísimos. Considero que lo arriba mencionado da un panorama general y que sería inútil profundizar más de acuerdo con los propósitos de esta investigación.

Si bien los estudios de cognición en los grandes simios deberían considerarse por separado, las similitudes entre ellos que los investigadores han encontrado hasta el momento les permiten hablar de una cognición común. En este sentido, por ahora, se acepta que los grandes simios tienen diversas capacidades cognitivas, como la percepción cruzada entre modalidades sensoriales, esto es, por ejemplo, reconocer con la vista un objeto que previamente sólo conocían al tacto (véase una revisión en Essock-Vitale 1987), el razonamiento lógico-matemático necesario como para distinguir las relaciones de mayor-menor y de semejanza-diferencia, tal vez incluso el concepto de

³⁰ Los pongo en inglés porque no sé cómo los han traducido otros y no estoy satisfecha con mis traducciones correspondientes: rapidez e inteligencia o extroversión, fiabilidad o responsabilidad, estabilidad emocional o neuroticismo, amabilidad y apertura a la experiencia.

número (véase, por ejemplo, Woodruff y Premack 1981 y una revisión en Hauser 2000a), y una memoria sorprendente, que les permite recordar hechos que sucedieron 20 años antes o personas que conocieron años atrás (véase, por ejemplo, Fouts y Mills 1997/tr.1999 ó Povinelli *et al.* 1993). Sin embargo, los autores todavía debaten sobre otras facultades como la autoconciencia, esto es la capacidad de hacer de sus propios estados mentales el objeto de su atención (véase una revisión en Parker *et al.* 1994) y la capacidad para inferir los estados mentales (emociones y creencias) en otros, conocida como teoría de la mente o, en inglés, *Theory of Mind* (ToM) (véase, por ejemplo, Povinelli *et al.* 1992; o la revisión de Russon *et al.* 1999). Hoy día está bastante difundida la creencia de que estas dos últimas capacidades, conocidas genéricamente como precursoras de la mente, permiten, entre otras cosas, engañar (véase, por ejemplo, Premack y Woodroff 1978; Premack y Woodroff 1979), imitar (véase, por ejemplo, Horner y Whiten 2005; Tennie *et al.* 2006) o incluso de enseñar (véase, por ejemplo, Boesch 1991).

Uno de los problemas principales que señalan los investigadores que advierten los peligros de la investigación relacionada con la cognición es el mismo que tanto preocupó a Morgan (véase el apartado 2.1.2.1.4 en la página 23). Se trata del antropomorfismo, un fenómeno que podría regir en una interpretación de la anécdota siguiente.

Un día Kanzi pidió salir, pero su cuidadora le dijo que no. Debido a que él sabe abrir la puerta, la cuidadora quiso asegurarse de que la llave no estuviera disponible y se puso a buscarla, incluso le preguntó a Kanzi si la había visto. Él no contestó, por lo que ella le pidió ayuda en la búsqueda. Buscaron juntos y, cuando ella se convenció de que la llave no estaba disponible, se volteó, alejándose. Kanzi sacó la llave, abrió la puerta y salió.

Savage-Rumbaugh y McDonald 1988/2002:230

Kanzi es un bonobo (*Pan paniscus*) que aprendió a usar lexigramas para comunicarse con sus cuidadores (véase apartado 4.1.5.1.23, en la página 104). Por ello, la consideración de esta anécdota como la descripción de un engaño genera la duda del antropomorfismo³¹. Este término implica la atribución de cualidades humanas a otros animales y está vinculado con el de zoomorfismo que describe la atribución de cualidades animales a los humanos. Es importante notar que ambos significan la existencia de

³¹ Uso el término "antropomorfismo", siguiendo a la mayoría de los autores, pero una etimología estricta aconsejaría que lo sustituyera por "antropopatismo", siendo este último más preciso para referir emociones, pasiones, sufrimientos, etcétera (véase, por ejemplo, de Waal 1996).

cualidades propias, respectivamente, de los humanos y de los animales. Los científicos anhelamos tener explicaciones del comportamiento animal a partir de la atribución de capacidades cognitivas sin la duda del antropomorfismo. Por ello, necesitamos saber quiénes poseen qué cualidades.

El primer paso para discernir el antropomorfismo de una explicación científicamente válida es ampliar nuestro conocimiento sobre los errores que ya fueron cometidos. Con este ánimo, Fisher (1990/1996)³² hizo una primera distinción, separando el antropomorfismo en imaginativo e interpretativo. Según él, el primero, siendo frecuente en la creación artística³³, no requiere de la atención de un científico; en cambio, el segundo debe alertarlo. Entonces, procedió describiendo algunos tipos de antropomorfismo interpretativo. En su visión, un científico puede caer en un antropomorfismo categórico si asegura que determinado comportamiento acompaña al mismo estado interior independientemente de sus categorías de análisis. Por ejemplo, si el científico tratara con categorías filogenéticas y hubiera establecido que los géneros de la familia *Hominidae* comparten un carácter derivado que les permite elaborar tácticas engañosas, podría aceptar interpretaciones muy parecidas a las que se encuentran en el libro *La política de los chimpancés* (de Waal 1986) como la de que “un chimpancé subordinado copula silenciosamente porque quiere ocultarse a los ojos del dominante y sabe que sus vocalizaciones lo delatarían”; no obstante, no podría aceptar que “la araña corre a refugiarse en el agujero porque quiere esconderse de mí y sabe que cuando ella esté ahí ya no podré verla”. El comportamiento del chimpancé cae en la categoría cognitiva, mientras que el de la araña no. Asimismo, dicho científico correría el riesgo de caer en un antropomorfismo situacional si afirmara que determinado comportamiento acompaña a un solo estado interior más allá de su contexto y para evitarlo debería determinar el entorno de su ocurrencia. Por ejemplo, si tratara un comportamiento como “mostrar los dientes”, antes de elegir entre “muestra los dientes, sonriendo” y “muestra los dientes,

³² Elegí a este autor por diversos motivos, entre los cuales están 1) que el mismo Díaz (2007) lo haya referido, 2) que haya trabajado el tema del antropomorfismo en muchas ocasiones (véase Fisher 1991) y 3) que sea uno de los más citados al respecto.

³³ Éste es el caso de diversos personajes infantiles.

amenazando” debería saber si ese comportamiento suele anteceder a un ataque o una evasión.³⁴

Entonces, en realidad, hoy en día, no estamos seguros de poder atribuir a los bonobos la capacidad de engañar. Sin embargo, tenemos suficiente certeza para hacerlo.

Un segundo problema que impide alcanzar un acuerdo entre los investigadores de la cognición animal es la gran variabilidad en el desempeño de los grandes simios en las pruebas de cognición. Esto implica, por ejemplo, que mientras algunos chimpancés pasan la prueba de la marca, otros no la pasan. En este sentido, Call y Tomasello (1996) publicaron un capítulo de libro en el que demostraban unas diferencias asombrosas en la cognición social de los grandes simios que fueron criados por humanos y como humanos. Estos animales se designan con el adjetivo enculturado. Se trata de una traducción del inglés *encultured*. Algunos autores traducen aculturado. Sin embargo, en la literatura etnológica, que es de donde provienen ambos, hay una distinción conceptual. En efecto, aculturación refiere a la adquisición de una nueva cultura, por ejemplo, cuando un inmigrante llega a un nuevo país; mientras que enculturación, en cambio, refiere al proceso de adquisición de la cultura durante el desarrollo, por ejemplo, de un niño en crecimiento (véase, por ejemplo, Doncell Rasillo 2002). En esa publicación, Call y Tomasello señalaron al “entorno de crianza” como el factor más importante para explicar la variabilidad interindividual en la cognición de estos animales y apuntaron que “la cultura humana” es el “entorno de crianza” más enriquecedor en comparación con “la enfermería”, “el aislamiento” o “el grupo en libertad”. Estos autores se basaron en los resultados de pruebas como la de “imitación verdadera” (un tipo de aprendizaje social que implica que el “aprendiz” entienda las intenciones del “maestro”), los cuales, en esa época, mostraban que sólo los grandes simios enculturados. Esta explicación, conocida como la hipótesis de la encultura ha sido retomada y refinada a la luz de nuevas pruebas por diversos autores (véase Bering 2004, Tomasello y Call 2004, Yáñez y Chiappa 2008). Aún así, todavía no hay una buena explicación, por ejemplo, para las diferencias entre las especies de grandes simios, donde destaca un desempeño aparentemente “peor” de los gorilas en comparación con los otros grandes simios.

³⁴ La clasificación de Fisher (1990/1996, 1991) es más amplia, pero me parece que para los fines de esta argumentación es suficiente con lo ya expuesto.

Un tercer problema que suscitan estas investigaciones desde el punto de vista de sus críticos es el de las técnicas mismas (véase, por ejemplo, Heyes 1998). En efecto, no hay mucha claridad de qué es lo que determinada prueba está mostrando. Para ejemplificar este punto uso un caso de estudio típico relacionado con la capacidad para comportarse de acuerdo con la percepción de las magnitudes, ya que ni siquiera haría falta mencionar lo ventajosa o adaptativa que podría ser en términos darwinianos³⁵. La presentación de los estudios es muy amplia, espero que el lector pierda el hilo.

Wynn (1992) utilizó el procedimiento conocido como la violación de la expectativa para mostrar que los bebés de cinco meses fijan la mirada por menos tiempo cuando observan una serie de acciones representadas por la operación “uno más uno igual a dos”, que cuando observan las acciones correspondientes a las operaciones de “uno más uno igual a uno” y “uno más uno igual a tres”. En particular, hizo tres experimentos. En el primero un grupo de 16 bebés, que llamó el grupo “uno más uno”, vio un escenario como de teatro guiñol en el que ocurría lo siguiente:

- a) un objeto;
- b) una pantalla, alzándose para ocultar al objeto;
- c) una mano poniendo un segundo objeto (idéntico al primero) atrás de la pantalla; y
- d) la pantalla bajándose para dejar ver uno o dos objetos finales.

La investigadora repitió seis veces el procedimiento descrito desde el primer paso hasta el cuarto, alternando el número de objetos finales entre uno y dos. En este experimento también utilizó otro grupo de 16 bebés, que llamó el grupo “dos menos uno” y que vio lo siguiente en el escenario:

- a) un escenario con dos objetos;
- b) una pantalla, alzándose para ocultar los objetos;
- c) una persona quitando uno de los objetos del escenario; y
- d) la pantalla bajándose para dejar ver uno o dos objetos finales.

Nuevamente, Wynn repitió seis veces el procedimiento descrito desde el segundo paso hasta el cuarto, alternando el número de objetos finales entre uno y dos. Después, comparó los tiempos de observación del bebé ante los resultados con un objeto y con dos

³⁵ Utilizo este ejemplo porque lo he trabajado recientemente junto con mi jefe, el Dr. Ricardo Mondragón Ceballos y mi alumno, ahora ya maestro, Bernardo Yáñez Macías-Valadez (para mayores detalles véase, Yáñez y Chiappa 2011, así como, Chiappa, Yáñez y Mondragón-Ceballos en preparación); de hecho, en este texto utilizo prácticamente la misma redacción que en el primero de estos trabajos. Podría haber usado otras capacidades cognitivas, como la teoría de la mente. Sin embargo, prefiero abordar una que conozco mejor que otras.

objetos para cada grupo de bebés. Es importante notar que, aunque no lo haya hecho explícitamente, utilizó lo que podría llamarse una hipótesis aritmética para clasificar los resultados en “posibles” e “imposibles”, siguiendo la lógica de que si el bebé supiera hacer sumas y restas simples, la expectativa sería “dos” y de “uno”, respectivamente. Por tanto, la observación ante un resultado aritméticamente correcto o “posible” duraría menos tiempo que ante un resultado aritméticamente incorrecto o “imposible”, como en el caso de “uno más uno igual a uno”. Con el segundo experimento replicó sus resultados. En cambio, con el tercero intentó descartar la posibilidad de que los bebés sólo supieran que el resultado de una operación aritmética implica un cambio numérico sin percatarse de la dirección o del tamaño exacto de tal cambio. El procedimiento que usó en este último es similar al de las sumas en los anteriores, ya que sólo varía en que el resultado final puede ser de dos o de tres objetos. En este caso, los resultados también mostraron que los bebés observan a los resultados “posibles” durante menos tiempo que a aquéllos “imposibles”. Según la autora sus experimentos muestran que “los infantes poseen conceptos numéricos verdaderos [..., esto es,...] tienen acceso al ordenamiento de las relaciones numéricas entre números pequeños y pueden manipular estos conceptos en modos numéricamente significativos.” (Wynn 1992:750).

Hauser y sus colaboradores (1996) mostraron que los monos rhesus (*Macaca mulatta*) cambian el tiempo de observación frente a operaciones con resultados aritméticamente “posibles” e “imposibles”, siendo que miran por más tiempo al resultado de “uno más uno igual a uno” en comparación con el tiempo en que miran el resultado de “uno más uno igual a dos”. Ellos usaron una caja de dos compartimentos (formados por una división baja), sin tapa, con un lado removible y otro de doble fondo para: 1) poner un objeto en un compartimento y dejar el otro vacío o bien poner un objeto en cada compartimento, 2) colocar el lado removible (obstruyendo la vista del mono hacia el interior de la caja), poner otro objeto por arriba (ya sea en el primer fondo o el segundo) y remover el lado, mostrando un resultado “posible” o “imposible”.

Aunque con algunas variaciones, el procedimiento de la violación de la expectativa ha sido usado también en otras especies de primates, mostrando resultados que concuerdan con los ya descritos. En efecto, después de haber visto la operación de “uno más uno”, también los tamarinos cabeza de algodón (*Saguinus oedipus*) observan durante menos tiempo el resultado “dos”, que los resultados “uno” y “tres” (Uller *et al.* 2001). Asimismo,

Hauser y Carey (2003) mostraron que los macacos rhesus también observan por más tiempo al resultado de “uno más uno igual a tres”, que al de “uno más uno igual a dos”. Más aún, resultados similares también se han obtenido en cuatro especies de prosimios (*Eulemur fulvus*, *Eulemur mongoz*, *Lemur catta* y *Varecia rubra*) (Santos *et al.* 2005).

Con un procedimiento experimental de habituación, Xu y Spelke (2000) mostraron que los bebés de seis meses de edad pueden discriminar entre conjuntos de ocho y de 16 elementos. Esto es, sentaron a cada bebé frente a una pantalla donde repetidamente aparecía un nuevo conjunto de puntos. Al principio el nuevo conjunto tenía el mismo número de puntos que el anterior (p. ej. ocho puntos), aunque variara su tamaño o disposición. Eventualmente el nuevo conjunto tenía otra cantidad de puntos (por ejemplo, 16 puntos). Las autoras compararon la duración de la mirada del bebé sobre el primer conjunto con la duración correspondiente al segundo y encontraron diferencias estadísticamente significativas. A primera vista, estos resultados parecían indicar que los bebés pueden discriminar los conjuntos por el número de puntos que los conforman. Sin embargo, diversos estudios subsecuentes mostraron que se trata de una discriminación aproximada, ya que depende de ciertas circunstancias. Justamente, la precisión de la discriminación 1) disminuye conforme disminuye la proporción entre las dos cantidades que se presentan (Xu y Spelke 2000); 2) aumenta con el desarrollo (Lipton y Spelke 2003; Xu y Arriaga 2007); y 3) se pierde cuando los números a comparar son menores que cuatro (por ejemplo, dos puntos contra cuatro puntos) (Xu 2003).

Con el procedimiento conocido como ir por más, Hauser *et al.* (2000) lograron que cada uno de 200 macacos rhesus que viven en semilibertad viera a una persona mientras ésta iba metiendo una rebanada de manzana tras otra, primero en una caja y luego en otra, hasta que cada caja contuviera un total. Al finalizar estas acciones, la persona se alejaba de las cajas, permitiendo que el mono tomara el contenido de alguna de éstas. Finalmente, los autores analizaron en qué circunstancias la probabilidad de que los monos eligieran la caja con el número mayor de manzanas estaría por arriba del azar y encontraron que los monos eligieron el número mayor cuando la elección estaba entre “uno y dos”, “dos y tres”, o bien, entre “tres y cuatro”; sin embargo, no distinguieron entre “cuatro y cinco”, “cuatro y seis”, “cuatro y ocho”, ni entre “tres y ocho”. Al parecer, los monos podrían distinguir exactamente sólo hasta cuatro rebanadas de manzana.

Con este mismo procedimiento, Feigenson *et al.* (2002) encontraron que los bebés de aproximadamente un año eligen el bote con más galletas después de haber visto depositar cantidades distintas de galletas en dos botes, cuando comparan “una” con “dos” y “dos” con “tres”; pero eligen al azar cuando comparan “dos” con “cuatro”, “tres” con “cuatro” y “tres” con “seis”. Estos autores interpretaron que “tres” es la cantidad máxima posible para las representaciones de magnitudes exactas. Asimismo, Uller *et al.* (2003) mostraron que las salamandras de espalda roja eligen el conjunto más grande de moscas cuando comparan entre conjuntos de “una” y de “dos” moscas o cuando estos contienen “dos” y “tres” moscas. Sin embargo, al igual que los bebés, estos animales no parecen distinguir entre conjuntos de “tres” y de “cuatro” moscas, ni entre los de “cuatro” y los de “seis” moscas.

Los procedimientos que se usan en humanos adultos suelen ser de razonamiento numérico no verbal. Entre los estudios sobre la discriminación de magnitudes destaca uno que fue realizado con un grupo de humanos adultos que hablan una lengua en la que no hay palabras para designar de manera exacta ninguna magnitud. En efecto, si bien desde hace mucho tiempo se sabe que hay lenguas con muy pocas palabras para designar magnitudes (Conant 1896), en realidad hace muy poco que los estudiosos hacen alusión al significado no numérico que estas palabras pueden tener en algunos casos. Por ejemplo, en el caso de los Pirahã de la región amazónica cercana al río Maici en Brasil, la palabra *hói* puede usarse para indicar “uno”, pero también para indicar “pocos” o “relativamente menor”, como en la referencia a dos pescados pequeños en relación con un pescado grande (Gordon 2004; Frank *et al.* 2008). Aprovechando esta situación lingüística, Gordon (2004) llevó a cabo ocho pruebas de razonamiento numérico no verbal con los Pirahã. Una de estas pruebas implicaba que el investigador metiera cierta cantidad de dulces en una caja que tenía un dibujo con el mismo número de peces en la tapa. El investigador ponía la caja atrás de su espalda y luego presentaba dos cajas, la original y otra con más pescados en la tapa. Para comparaciones pequeñas como “tres” *versus* “cuatro”, la respuesta correcta rara vez superó el 50%.

Para explicar este tipo de comportamientos se han propuesto dos formas de representación. La primera permitiría distinguir entre “poco” y “mucho”, en otras palabras, correspondería a la capacidad de representar magnitudes de manera aproximada y de relacionarlas por igualdad o desigualdad. En cambio, la segunda forma de representación

permitiría la significación de “uno”, “dos” y “tres”, o sea, la representación exacta de algunas magnitudes (sólo hasta cuatro) y su operación en sumas o restas sencillas. Los investigadores todavía no llegan a un acuerdo sobre cuál es la forma de representación que está involucrada en algunos de los procedimientos experimentales.

2.1.2.3 El método comparativo para inferir la evolución de la cognición

El método básico que se ha utilizado hasta hace algunos años para dar luz sobre la evolución de la cognición tiene tres pasos (Byrne 1995, 2000). Primero se evalúa el desempeño de diferentes especies con respecto a una capacidad cognitiva³⁶. Segundo, se obtiene un contexto (en la biología evolutiva contemporánea, el contexto de una comparación entre grupos suele ser su filogenia³⁷). Y, finalmente, en un tercer paso, se hace la inferencia evolutiva a partir de la superposición de los resultados de las pruebas cognitivas al diagrama filogenético establecido³⁸. Con esta técnica se pueden inferir cuestiones de causalidad última, o sea, evolutivas y adaptativas.

2.1.2.3.1 Inferencias evolutivas sobre la cognición

Uso el caso del autorreconocimiento en el espejo (de aquí en adelante también usaré la sigla ArE en referencia a esta capacidad cognitiva)³⁹ para ejemplificar cómo se ha usado esta técnica en la estimación del origen de una capacidad cognitiva e inferir su presencia en organismos extintos. Una de las evaluaciones de esta capacidad cognitiva consiste en aplicar una técnica experimental conocida como “la prueba de la marca” (de aquí en adelante usaré la sigla PM para referirla). Sus orígenes se remontan a un señalamiento de Yerkes y Yerkes (1929, citados en Gallup 1968) con respecto al comportamiento de los animales frente a un espejo. Ellos escribieron “la incidencia de las conductas sociales...

³⁶ Como ya lo mencioné en el apartado 2.1.2.2, generalmente, esto se logra con la aplicación de técnicas experimentales que fueron generadas en ámbito de la psicología, particularmente de la psicología del desarrollo y de la psicología comparada. Sin embargo, frecuentemente los investigadores utilizaban también los resultados obtenidos con técnicas observacionales, como las de la etología.

³⁷ Filogenia (una palabra griega que se obtiene de la combinación entre *filo-*, que se puede traducir como raza, tribu o especie, y *-géneia*, que sería algo así como nacimiento u origen. La filogenia es una inferencia y, generalmente, se presentan en modelos diagramáticos llamados cladogramas o árboles filogenéticos y dependen de la comparación metódica de los rasgos de diversas materias, tales como la morfología, la fisiología y la paleontología.

³⁸ Generalmente, se utilizan los cladogramas inferidos a partir de la comparación de los resultados de las técnicas de la biología molecular. Sin embargo, a veces, los cladogramas incluyen también especies cuyas relaciones filogenéticas fueron inferidas con técnicas morfológicas.

³⁹ Este ejemplo resume una de las líneas de investigación que utilizaré para probar la hipótesis de este trabajo. Cabe aclarar que he utilizado esta técnica personalmente y que los resultados que obtuve hasta ahora sólo han sido presentados en un congreso (Chiappa *et al.* 2001).

[sugiere que]... los animales perciben al reflejo como si fuera otro individuo”. En 1968, Gallup actualizó la revisión de los Yerkes y sugirió que la experiencia previa ante el espejo podría permitir que los animales reconocieran en la imagen del espejo el reflejo de sí y que este proceso implicaría la sustitución paulatina de conductas dirigidas a otros por conductas dirigidas a sí. Dos años más tarde, publicó *Chimpanzees: Self-Recognition* en la revista *Science* (Gallup 1970). En este trabajo, abordó el problema con la PM, sin duda, un ingenioso procedimiento, que consta de los siguientes pasos:

1. Se sitúa al sujeto frente a un espejo, y se registra su comportamiento. En esta fase, los animales de todas las especies, despliegan conductas de su repertorio social o conductas dirigidas a otros. Al paso del tiempo, algunos individuos, cambian su comportamiento desplegando conductas de su repertorio individual o conductas dirigidas a sí.
2. Si, y sólo si, el sujeto logra esta sustitución conductual, se le anestesia (con hidrocloreuro de fenciclidina) y, mientras está bajo el efecto del anestésico, se le marca una ceja y la oreja opuesta con tinta roja, inodora y soluble al alcohol (β base rodamina). Una vez que el animal se ha recuperado de la anestesia inicia el experimento, que consiste en registrar la ocurrencia del “toque de la marca” en un periodo durante el cual el animal no tenga acceso al espejo (fase control) y luego registrarla durante un periodo de duración similar durante el cual el animal tenga acceso a un espejo (fase prueba). Si el sujeto despliega más toques de la marca en la situación de prueba que en la de control, se considera que ha pasado la prueba de la marca, y que, por tanto, reconoce que la imagen es un reflejo de sí.

Los resultados de Gallup deslumbraron a la comunidad científica. Los chimpancés, con tres días de experiencia ante el espejo, pasaban la prueba; mientras que los chimpancés sin experiencia ni los macacos sin o con experiencia (incluso de años) no la pasaban. Enseguida se aplicó la prueba a una gran variedad de especies. Los orangutanes, bonobos, chimpancés y humanos pasaron la prueba de la marca, o sea que presentaron ArE (véase referencias en la Tabla 4, en la página 119), mientras que los gorilas y los cercopitécidos no lo lograron) (Gallup 1970, Lethmate y Ducker 1973 en Gallup 1977, Benhar *et al.* 1975 en Gallup 1977, Bertrand (com. per.) en Gallup *et al.* 1980, Thompson y Radano (com. per.) en Gallup *et al.* 1980, Gallup *et al.* 1980, Bayart y Anderson 1985, Anderson 1986, Suárez y Gallup 1986 salvo algunas excepciones (Boccia 1988 en Parker

1991, Novak 1996 en Colell 2002, Rajala *et al.* 2010, Platt y Thompson 1985, Itakura 1987a, Itakura 1987b, Gallup 1977, Anderson 1983 en Anderson 1984). Cabe señalar y, lo que es más, subrayar, el caso excepcional de los orangutanes en el análisis de Gallup, ya que promovió tres explicaciones *ad hoc* y se soluciona con la hipótesis de esta tesis (véase la Ilustración 3 en la página 125). Conforme iban apareciendo los resultados de la prueba de la marca en grupos de animales que anteriormente no habían sido probados, estos iban siendo utilizados para hacer un nuevo relato evolutivo.

Que yo sepa, al principio, hubo tres intentos (Gallup 1982, Povinelli 1987, 1993). Cronológicamente, el primero dudaba explícitamente de la filogenia basada en rasgos morfológicos: “When it comes to the study of cognitive processes there is a certain danger in letting ourselves become intellectually shackled by taxonomic categories based largely on gross morphology.” (Gallup 1982:239). Esta inferencia implicaba que, durante la evolución, la aparición de esta facultad habría ocurrido en el ancestro común de chimpancés y humanos. En este análisis, evidentemente, los homínidos extintos, filogenéticamente ubicados después del antecesor común de chimpancés y humanos, habrían presentado esta capacidad. Las razones de Gallup ya eran tan infundadas en aquel momento, que no fue un intento fructuoso. El segundo confrontaba al primer intento y añadía dos posibilidades, la de una convergencia evolutiva entre los orangutanes y el antecesor de chimpancés y humanos, así como la de que los gorilas hubieran perdido esta capacidad. Su autor expresó una inclinación por esta última, pero no la argumentó. De hecho, siendo del mismo autor, el tercer intento podría considerarse como esa argumentación. Específicamente, Povinelli se basó en un aspecto de la evolución del desarrollo para sostener que la pérdida secundaria del autorreconocimiento en los gorilas pudo haber sido conducida por un ajuste temporal del desarrollo. Según él, tal ajuste habría estado mediado por la aceleración de la maduración de las vías sensorio-motoras, lo que, consecuentemente, interferiría en el crecimiento cognitivo (Povinelli 1993:506).

A pesar de que esta explicación parece seguir las reglas de la parsimonia necesaria en el análisis evolutivo en tanto que reduce el número de cambios, me parece que soslaya la importancia del cuestionamiento que el mismo autor había expuesto anteriormente (Povinelli 1987) sobre la validez de suponer la pérdida de una característica

cognitivamente tan importante⁴⁰. Además, a la larga, esta hipótesis careció de apoyo experimental porque en años recientes aparecieron pruebas de que algunos otros gorilas también podían mostrar ArE (Swartz y Evans 1994; Parker 1994; Posada y Colell 2007). Me parece que no está de más señalar aquí que el caso de los gorilas sigue sin una explicación adecuada. Cuando aparecieron los datos de los delfines (Marino *et al.* 1994; Reiss y Marino 2001) la explicación tuvo que añadir la convergencia entre la rama de los delfines y la de orangutanes, gorilas, chimpancés y humanos. Lejos de desmerearla, el añadido le dio mucho crédito, particularmente porque contaba con el alegato funcional de que las especies exitosas en la PM son altamente sociales. Cabe señalar que esta explicación concuerda con el fracaso de los chimpancés crecidos en aislamiento (Hill *et al.* 1970) y recordar también que coincide con la hipótesis de la inteligencia social, que distingue a la vida en grupo como una presión de selección importante en la evolución de las capacidades cognitivas (Humphrey 1976, Jolly 1966, Chance y Mead 1953). Más aún, este alegato se sigue sosteniendo incluso con los datos más recientes de los elefantes (Plotnik *et al.* 2006) y de las urracas (Prior *et al.* 2008), ya que aunque implique su evolución independiente también en estos grupos, son animales altamente sociales. No obstante, esta explicación encara el problema de que algunas especies de primates que también tienen sociedades bastante complejas, generalmente no pasan la PM (un problema al que, hasta donde sé, nadie ha hecho referencia explícita).

2.1.2.3.2 Inferencias adaptativas sobre la cognición

Ahora, uso el trabajo de Dunbar (1992) para ejemplificar cómo se someten a prueba las hipótesis adaptativas de la evolución de la cognición. Dunbar partió del supuesto no probado de que el tamaño del cerebro se correlaciona con la capacidad cognitiva y de la observación de que los primates son un grupo de mamíferos con un tamaño de cerebro grande en relación con su tamaño corporal (Jerison 1973 citado en Dunbar 1992). Explicó que ya había tres tipos de hipótesis para explicar la evolución de los cerebros grandes, pero que todas habían sido sometidas a prueba de manera independiente, nunca excluyente: un tipo de hipótesis destacando la flexibilidad que permiten las capacidades cognitivas en la ecología alimentaria (conocida como hipótesis del cerebro para el

⁴⁰ Me parece que el autor utilizó los conceptos de McKinney y McNamara (1991) y no los de Gould (1977), por lo que probablemente su inferencia podría ser revalorada siguiendo los lineamientos que marcó Gould (2001). Sin embargo, no es mi intención profundizar en este punto.

forrajeo) (Milton 1988); otro tipo enfatizando la flexibilidad cognitiva se utiliza en la ecología social (conocida como la hipótesis del cerebro social) (véase Byrne y Whiten 1988), y un último tipo arguyendo sobre el equilibrio entre el metabolismo de la madre y el del feto que se hace necesario para producir un gran cerebro (Martin 1981, Martin 1984 en Dunbar 1992). Descartó el último tipo, entre otros por ofrecer una razón necesaria pero no excluyente y sometió a prueba los dos primeros buscando una correlación entre el tamaño de la neocorteza y el tamaño del grupo en diferentes especies de primates, así como entre el tamaño de la neocorteza y tres variables ecológicas que darían cuenta de las predicciones de los tres subtipos de hipótesis del cerebro para el forrajeo (la cantidad de fruta en la dieta, el tamaño del área de forrajeo y el tipo de forrajeo). Dunbar encontró que el tamaño del grupo es una función del volumen neocortical relativo, mientras que las variables ecológicas no lo son.

En este caso ejemplar de análisis de los factores que refinan las hipótesis adaptativas (cuáles fueron las presiones de selección que promovieron la evolución de las capacidades cognitivas) también me permito enfatizar en la excepcionalidad de los orangutanes. En palabras del mismísimo autor:

The orangutan provides the one obvious exception to the general rule and some consideration should be given to it. Although there are no data available on its neocortex size, it is likely that the orang approaches the chimpanzee in neocortex size (as it in fact does in terms of Jerison's index, NC). This would imply that it ought to be found in relatively large groups, yet it leads a semi-solitary existence. It would be easy to resolve this problem by accepting Mackinnon's (1974) argument that the orang is "socially degenerate". The evidence for both larger body size and even greater sexual dimorphism in the extinct subspecies and the more (e.g., Martin, 1981, 1984; see also Hofman, 1983aJ; Armstrong, 1985) open terrestrial habitats occupied by these populations (see Mackinnon, 1974) does indeed imply relatively large polygamous groups in earlier times. However, consideration ought to be given to the alternative possibility that orangutans do live in a more complex social world than that implied by a group size of 1-2. At least some of those who have worked on orang populations have suggested that the social system may in fact be a dispersed group (e.g., Schaller, 1965; Mackinnon, 1974). Although most other studies have generally denied the existence of social groups in any strict sense (e.g., Rodman, 1973; Horr, 1975; Rijksen, 1978; Galdikas, 1985; te Boekhorst *et al.*, 1990; Mitani *et al.*, 1991) the evidence from all these studies in fact suggests that each population does contain a stable core of some 6-15 individuals who occupy a given area through which more nomadic animals pass from time to time. In fact, the claim that orangutans do not possess any formal social system rests on the fact that observed patterns of association between individuals suggest that groups form mainly when animals converge on food sources or oestrous females (te Boekhorst *et al.*, 1990; Mitani *et al.*, 1991), but this does not necessarily imply that the animals lack well defined relationships of a relatively complex type. Evidence of a rather different type than that provided by Mitani *et al.* (1991) or te Boekhorst *et al.* (1990) is needed to resolve this question. However, if the orang group size is genuinely in the order of 1-2 animals, this would imply that the species was more social in the evolutionarily recent past. That a species now lives in smaller groups than is predicted by neocortex size is not, of course, incompatible with the hypothesis, since this only specifies that there is an upper limit to group size.

En los últimos años, los estudios de la psicología comparada y de la biología evolutiva conforman una nueva propuesta interdisciplinaria, según la cual la interacción entre las explicaciones sobre la causalidad próxima de la cognición y aquéllas sobre su causalidad última ocurriría siempre y cuando la inferencia evolutiva se haga con los métodos para el análisis filogenético que los biólogos evolutivos perfeccionan constantemente y con los datos que los psicólogos comparativos generan (MacLean *et al.* 2012). A pesar de su atractivo, no conozco ningún análisis que la considere como tal. La novedad de esta oferta metodológica, si bien sutil, es sumamente relevante para los fines de esta investigación, por lo que ocuparé el siguiente apartado para destacarla.

2.1.2.3.3 Las técnicas filogenéticas contemporáneas del método comparativo

El refinamiento de las técnicas filogenéticas del método comparativo ha sido constante. Si bien tales técnicas no son privativas de los estudios de evolución de la cognición, han resultado indispensables para la investigación del campo del conocimiento que recientemente se ha llamado “Análisis filogenético en la psicología comparada” (MacLean *et al.* 2012). En palabras de quienes recientemente acuñaron tal término:

Thanks to the advances comparative psychologists have made in describing the psychology of animals, the field is now in a position to address a range of evolutionary questions including (1) to what degree phylogeny predicts the cognitive abilities of different taxa, (2) whether particular cognitive abilities are correlated with anatomical, ecological, or social factors, (3) what the ancestral state for a given cognitive ability may be, and (4) which species provide the strongest test of an evolutionary hypothesis.

McLean *et al.* 2012:226

Estos autores hicieron cuatro emparejamientos entre preguntas y técnicas filogenéticas para la comparación de capacidades cognitivas: 1) las preguntas acerca de las similitudes en el desempeño cognitivo de especies emparentadas cercanamente con la técnica de “señal filogenética”; 2) las indagaciones acerca de las variables independientes que predicen el desempeño cognitivo con la de “contrastes independientes”; 3) las cuestiones sobre el estado ancestral de una capacidad cognitiva, incluyendo un grado de confianza; y, finalmente, 4) las pesquisas para definir sobre qué especie trabajar, ya sea para someter a prueba una hipótesis o para complementar una muestra con la de “diana filogenética”.

Efectivamente, cada tipo de pregunta de investigación enfrenta ciertos problemas y cada técnica filogenética está diseñada para contender con ciertas problemáticas y sus expresiones estadísticas, por lo que su elección debe hacerse según la pregunta de investigación. A continuación describo brevemente algunos de esos problemas.

2.1.2.3.3.1 *El problema de la inercia filogenética*

Una explicación filogenética de la evolución de las capacidades cognitivas puede implicar que una capacidad determinada haya aparecido como un carácter derivado (es decir, novedoso y con modificaciones genéticas asociadas) en un momento determinado, que haya seguido una “tendencia” dependiente de la continuidad de las presiones de selección, o bien que haya constreñido una secuencia de cambios evolutivos.

Las especies emparentadas comparten una historia evolutiva, por tanto, típicamente se espera que se parezcan. Este parecido se denomina también señal filogenética (véase, por ejemplo, Freckleton *et al.* 2002) y provoca una falta al supuesto de independencia en los análisis estadísticos (que típicamente son regresiones y correlaciones). Las técnicas filogenéticas del método comparativo procuran solventar este problema.

Cabe señalar que los autores de los trabajos que uso para ejemplificar cómo se han hecho las inferencias evolutivas (véase el apartado 2.1.2.3.1 en la página 44) y adaptativas (véase el apartado 2.1.2.3.2 en la página 47) sobre la cognición no utilizaron ninguna de estas técnicas para considerar la inercia filogenética. En palabras de uno de ellos:

In fact, these problems are mainly important only in so far as the aim of the analysis is to identify the relative contributions of selection and phylogenetic inertia to the observed variation in a given character. In the present case, concern is only with the factors that drive evolutionary change. As noted above, this problem is approached by examining the extent to which brain size constrains a species' ability to alter its behaviour. From this point of view, it does not matter whether phylogenetic inertia or selection pressure is responsible for a given species' current brain size, since the immediate interest lies in the consequences of brain size, not its causes. Once we have established that such a relationship exists, we are then in a position to infer something about the selection pressures that have influenced changes in brain size within the primate lineage. (Note, however, that this second claim is an inference; it cannot, strictly speaking, be tested directly by comparative analyses). This is not to deny that phylogenetic inertia has been responsible for part of the variation we currently observe in a character. It is merely to point out that our interest as evolutionary biologists is often not so much in what has been responsible for the contemporary variation in a trait, but what has caused these traits to change from the ancestral condition in those cases where change has occurred. Given that our central question is “Why do some primates now have bigger brains than others?”, we are essentially interested in the covariance of one trait with another.

Dunbar 1992:477

2.1.2.3.3.2 *El problema de la elección de la muestra*

Otra de las problemáticas de la búsqueda adaptativa en los patrones de evolución de rasgos correlacionados entre especies vivas recae sobre la elección de la muestra (Pagel 1999). En efecto, el abordaje comparativo de la cognición requiere de conjuntos de datos provenientes de diversas especies. Como regla general, las especies emparentadas cercanamente dan robustez a las pruebas de hipótesis porque introducen menos variables perturbadoras o un menor grado de confusión (MacLean *et al.* 2012).

2.1.2.3.3.3 *El problema del modo evolutivo*

Las técnicas del método comparativo están vinculadas con el supuesto que el investigador tiene sobre el modo en que ocurre el cambio evolutivo (por ejemplo, véase Harvey y Pagel 1991, así como Felsestein 1985). Una de las distinciones más importantes de la teoría sintética de la evolución biológica está relacionada el supuesto de que el cambio ocurre de manera continua y gradual, a través de la sucesión de mutaciones aleatorias que se van acumulando (véase, por ejemplo, Gould 2002).

Con base en una versión un tanto quimérica de este supuesto, la evolución de la cognición humana ha tenido relatos que atribuyen gran parte de sus características a una mutación genética ocurrida recientemente en nuestro linaje.

Pongo como ejemplo el párrafo siguiente, escrito por uno de los codirectores actuales del Instituto Max Planck de Antropología evolutiva:

Entonces, la secuencia completa de los eventos hipotéticos es: los seres humanos evolucionaron una nueva forma de cognición social, que permitió algunas nuevas formas de aprendizaje cultural, que permitió algunos procesos nuevos de socio-génesis y evolución cultural acumulativa. Este escenario soluciona nuestro problema de tiempo porque postula una y sólo una adaptación biológica —la cual pudo haber ocurrido en cualquier tiempo de la evolución humana, incluso alguno bastante reciente. Entonces, los procesos culturales que desató esta sola adaptación no crearon nuevas capacidades cognitivas de la nada, sino que tomaron las capacidades cognitivas individuales existentes —como las que tienen la mayoría de los primates en relación con el espacio, los objetos, las herramientas, las cantidades, las categorías, las relaciones sociales, la comunicación y el aprendizaje social— y las transformaron en nuevas, capacidades cognitivas culturales con una dimensión colectiva-social. Estas transformaciones sucedieron no en tiempo evolutivo, sino en tiempo histórico, donde mucho puede ocurrir en varios miles de años.

Tomasello 1999:7

Entre los diversos motivos que me alientan a tratar de desarrollar esta investigación está la suspicacia que me provoca la idea de que una mutación biológica, una sola, haya

podido hacer la diferencia entre la cognición de humanos y la de otros animales. Ciertamente me parece que es demasiado precisa en lo cognitivo, es decir, que apunta justo donde todos los primates parecen destacar del resto de los mamíferos, además de que también se me figura demasiado oportuna, o sea, que habría ocurrido exactamente en el momento en que la evolución ya nos habría dotado de las características necesarias para pertenecer a la familia de los homínidos, como el bipedalismo, así como del aumento de varios centímetros cúbicos de capacidad craneana con respecto a un antecesor hominoideo.

Lo que es más, el autor que acabo de citar también anotó que su relato podría ser atacado en este sentido:

Desgraciadamente, en el clima intelectual de hoy en día mi argumento podría ser tomado por algunos teóricos como uno esencialmente genético: la adaptación cognitiva social característica de los humanos modernos es un tipo de “bala mágica” que diferencia a los seres humanos de las otras especies de primates.

Tomasello 1999:11

Sin embargo, rebatió estas posibles consideraciones argumentando que el desarrollo humano tiene dos características (una altricialidad prolongada y un entorno socio-cultural complejo) que él implica como indispensables:

Pero esta es una visión errónea que básicamente ignora todo el trabajo socio-cultural que los individuos y los grupos de individuos deben hacer, en tiempos tanto histórico como ontogenético para crear las capacidades y productos cognitivos únicamente humanos.

Tomasello 1999:11

Desde mi punto vista, este último argumento en realidad puede ser usado como un contra-argumento. Es decir, el inconveniente que aprecio no es la consideración de que haya un aspecto genético asociado con las capacidades cognitivas humanas (de hecho, me parece un aspecto sumamente relevante y yo misma asumo que tales capacidades lo tienen), sino que repara en que su aparición se deba necesariamente a una mutación, insisto, una sola, y no, por ejemplo, a un proceso de selección, direccional y gradual, sobre rasgos plásticos y reversibles del comportamiento propios de las etapas juveniles⁴¹,

⁴¹ Entre las conductas típicas de las etapas infantiles está el juego. Por ello, cabe destacar que en México y dentro del ámbito antropológico, este punto ya fue tratado en este mismo sentido por el Dr. José Luis Vera Cortés en su tesis que presentó en la Escuela Nacional de Antropología e Historia para obtener su grado como antropólogo físico (Vera Cortés 1989).

cuyos “costos selectivos”, como un incremento concomitante de la altricialidad, podrían ir “solventándose” con el incremento de la parentalidad⁴², siendo que este último proceso aventajaría parsimoniosamente al anterior en tanto que los aspectos de biología molecular asociados con las diferencias en las capacidades cognitivas entre humanos y otros animales no deben necesariamente reducirse a una mutación *ad hoc* o, en el mejor de los casos a la epifenomenología de un solo gen. En este sentido, me parece que la propuesta que Gould presenta en *Ontogenia y filogenia* facilita otra explicación que, bajo mi entendimiento de los procesos evolutivos, resulta menos forzada y particularmente útil en referencia a la comparación de los aspectos cognitivos del ser humano con los de otros animales. Por ello, dedico la segunda parte de esta introducción a presentarla (véase el apartado 2.2 en la página 53).

Con todo lo anterior me parece claro que cualquier relato contemporáneo sobre la evolución de la cognición comprometería un análisis filogenético.

2.2 Neotenia

El gran paleontólogo Stephen Jay Gould describió a su primer libro *Ontogenia y filogenia*⁴³ como un argumento sobre la importancia evolutiva de la heterocronía, es decir, de los cambios en el tiempo de aparición relativo a la vida de un organismo y en la velocidad de desarrollo de caracteres ancestrales. Sin contradecirle y apoyándome en su gran extensión, añadiré que me parece un tratado monumental insuperado que contiene uno de los dos fundamentos más importantes para estudiar la evolución, aunque sea el menos trabajado de ambos. La gran propuesta que Gould argumenta en ese libro es que “La evolución ocurre cuando la ontogenia se altera de alguna de dos maneras: cuando aparecen nuevos rasgos [léase mutación] o cuando los rasgos existentes cambian en su ajuste temporal⁴⁴ [léase heterocronía].” (Gould 1977:4). Lo cual equivale a sostener que

⁴² Obviamente esta última oración debería ser profundizada. Sin embargo, dado que forma parte de la tesis fundamental de este trabajo, en gran medida resultado de la conjunción entre las ideas que Gould (1977) presentó en *Ontogeny and Phylogeny* y las que Dukas (1998) compendió en *Cognitive ecology*, la retomo más adelante.

⁴³ El título original es *Ontogeny and Phylogeny*.

⁴⁴ Uno de los conceptos centrales de este libro es el de timing. En la traducción al español publicada por Editorial Crítica aparece como “momento adecuado” o bien como “secuencia temporal”. Yo preferí “ajuste temporal” porque me parece que especifica una medida relativa de duración para cada estadio de un organismo en relación con su vida, dado que uso ajuste

los procesos de heterocronía tienen tanta importancia para la evolución como la tienen, de hecho, los procesos genéticos.

Desde mi punto de vista, esta obra es una herramienta teórica que permite encarar el estudio de la evolución de la cognición humana evitando el supuesto, antiguo y aceptado por muchos autores, de que una sola característica nueva pueda provocar todas las diferencias que notamos cuando la comparamos con la de otras especies de primates⁴⁵, incluso cuando el mismo Gould lo haya utilizado.

Ontogenia y filogenia se publicó por primera vez en 1977, cuando ya habían transcurrido tres cuartos del siglo XX, es decir, en un momento en el cual ya había una teoría sintética bien establecida y muy utilizada para el estudio del comportamiento social⁴⁶. Se trata de un solo libro de más de 500 páginas, pero está dividido en dos grandes partes. La primera, intitulada *Recapitulación*, constituye un relato del periplo de Gould por una lista abundante de textos escritos por sus antecesores académicos para explicar los paralelismos entre la ontogenia y la filogenia, como el que se presenta entre una ontogenia que incluye una etapa embrionaria con notocordio y una filogenia que incluye a un antecesor de estructura parecida a un *Pikaia*, común a todos los cordados⁴⁷. En cambio, la segunda parte, intitulada *Heterocronía y pedomorfosis*, es un trabajo empírico que parte de una hipótesis novedosa.

2.2.1 La recapitulación de Gould

Esta primera parte del tratado en cuestión es un recuento histórico que gira alrededor de las ideas que dos grandes embriólogos tenían acerca de los paralelos entre la ontogenia y la filogenia, von Baer⁴⁸ y Haeckel⁴⁹. En efecto, Gould presentó el origen y la conformación

como “encaje o medida proporcionada que tienen las partes de que se compone algo” y temporal como “relativo al tiempo” (RAE 2003).

⁴⁵ Tan sólo para precisar, con “muchos autores” me refiero a todos aquellos que desde hace casi 2500 años hasta nuestros días han buscado la *ousia* humana, o sea, nuestra esencia o nuestro carácter distintivo, proponiendo que el ser humano se puede distinguir de otros seres vivos por una o dos características como el bipedalismo y el raciocinio de Aristóteles (citado Schwartz 1999:49) o el entendimiento de la intencionalidad propia y ajena de Tomasello (1999).

⁴⁶ Me refiero particularmente a los agregados teóricos de la Ecología del comportamiento como la selección de parentesco de Hamilton (1964), el altruismo recíproco de Trivers (1971) o el conflicto parental de Trivers (1974), que fueron sustanciales para las disciplinas implicadas en el estudio del comportamiento (véase el apartado 2.1.2.1.8 en la página 39). Aunque, en verdad, también podría referir a todos los estudios de la Etología clásica, particularmente los de Konrad Lorenz, Niko Tinbergen (véase los apartados 2.1.2.1.6 en la página 33), así como también a los estudios de la Sociobiología, excelentemente compendiados por Edward O. Wilson (1975).

⁴⁷ Para más información acerca de lo que es un *Pikaia*, véase Gould (1989/1999:330-332).

⁴⁸ Karl Reinhold Ernst von Baer (véase el apartado 10 en la página 174).

de sus ideas, las confrontó entre sí, explicó cómo pudieron terminar confundidas en la literatura y, finalmente, renovó el campo de investigación que se ubica en la intersección de los estudios de filogenia y de ontogenia.

Gould consideró que la teoría de von Baer está basada en un principio de herencia conservador con respecto de las etapas tempranas de la ontogenia de los miembros de un grupo y a la vez innovador en las últimas etapas; mientras que, según él, la teoría de Haeckel requiere de un cambio en el ajuste temporal del desarrollo, aunque el famoso embriólogo sólo haya considerado que la aceleración del desarrollo habría empujado las formas ancestrales adultas hacia las etapas juveniles de los descendientes. En cierto sentido, Haeckel habría comparado la ontogenia de un organismo con su propia filogenia (Smith 2003).

Sin tomar partido por ninguno de los dos, Gould explicó que, en un principio, la teoría de Haeckel obtuvo más partidarios, aunque, poco después, los datos de la embriología experimental la hayan puesto en duda. Según él, esto habría creado una confusión, enfrascando los criterios para clasificar a los seres vivos a partir de su embriología en los resultados del proceso (o sea, recapitulación y pedomorfosis), no en sus mecanismos (o sea, aceleración y retardo⁵⁰). Gould sustituyó dichos criterios arguyendo que la relación entre los procesos y sus resultados no es de uno a uno. En efecto, explicó que el retardo puede resultar tanto en pedomorfosis (neotenia por retardo del desarrollo somático) como en recapitulación (hipermorfosis por retardo de la maduración), al igual que la aceleración puede generar tanto pedomorfosis (progénesis por aceleración de la maduración) como recapitulación (por aceleración del desarrollo de los órganos somáticos). En otras palabras, la pedomorfosis (un resultado) mezcla dos fenómenos muy diferentes que superficialmente comparten la morfología juvenil. De hecho, siguiendo a Gould, ecológicamente la progénesis reflejaría un recorte de la ontogenia en aras de una maduración sexual precoz (aceleración) que sería más factible en un estratega r^{51} ,

⁴⁹ Ernst Heinrich Philipp August Haeckel (véase el apartado 10 en la página 174).

⁵⁰ "Retardo" es otro de los conceptos centrales de este libro, seguí la traducción al español tal cual fue publicada por Editorial Crítica, pensando en sus acepciones de "detención", "demora" o "tardanza" (RAE 2003).

⁵¹ Según el ecólogo evolucionista Eric Pianka, en 1967, MacArthur y Wilson acuñaron los términos selección-r y selección-K para referir a dos tipos de selección, que ya Dobzhansky, en 1950, había descrito en función de una mortalidad relativamente independiente de la capacidad competitiva en las dimensiones intra-específicas del nicho (o sea, una mortalidad denso-independiente) y de una mortalidad relativamente dependiente de esa capacidad (o sea, una mortalidad denso-dependiente) (Pianka 1970). De este modo, en teoría, la dinámica poblacional, que se puede graficar como el

mientras que la neotenia representaría un retardo del desarrollo somático de ciertos órganos y partes que sería más viable en una estrategia K.

En el trabajo de von Baer, Gould encontró una idea que le pareció estructural. Se trata de la descripción del desarrollo a partir de diferenciaciones sucesivas, o sea, que todo desarrollo debe comenzar con un estado completamente indiferenciado y homogéneo que se va complejizando. En sus palabras, “El embrión humano inicia como un vertebrado en general con el potencial de convertirse en cualquier especie de su tipo [...]” (Gould 1977:63). Se trata de un desarrollo que va de lo general a lo particular, una idea que, a mi juicio, alberga perfectamente lo que hoy en día llamamos las células madre en sus diversos niveles (toti-, pluri-, multi- o uni-potenciales)⁵², pero también el interesante término sobre la diferenciación funcional de las neuronas⁵³. Gould explicó que esta idea también fue reconocida por Darwin, cuando estableció un curso de acción para el reconocimiento de la homología: “La comunidad en la estructura embrionaria revela comunidad de ascendencia.” (Darwin 1859:449 citado en Gould 1977:71), pero también señaló una diferencia entre ambos: “Von Baer interpretó a la ontogenia temprana como el *Bauplan* divino en su forma común no desarrollada; mientras que Darwin, convirtió al *Bauplan* en el estado embrionario de un antecesor común mortal [...]” (Gould 1977:72). El paleontólogo también alegó que, aparte de establecer la existencia de un antecesor común, este principio darwiniano no ofrece posibilidades para el establecimiento de linajes evolutivos y que, por eso, Darwin, primero en 1844 y luego en 1859⁵⁴, habría tenido que

número de individuos de una población en el tiempo, típicamente describiría un rápido crecimiento hasta alcanzar un tamaño relativamente constante. La idea subyacente es que el crecimiento inicial estaría determinado por la capacidad reproductiva intrínseca (r), mientras que el tamaño constante lo estaría por la capacidad de carga (K). Durante un par de décadas esta teoría se utilizó para las describir “estrategias” ecológicas de los organismos (distinguiendo a los estrategas r como aquéllos que son pequeños, alcanzan la madurez en poco tiempo, tienen períodos de vida cortos, tienen descendientes numerosos a los que no crían, etcétera, y a los estregas K como aquéllos que son grandes, maduran lentamente, viven más, tienen poca descendencia y la crían, etcétera). Sin embargo, actualmente muchos autores prefieren otros tipos de teorías, como las tablas de vida estructuradas en cohortes. Entonces, recordando que Gould escribió este libro en 1977, habría que ajustar sus especificaciones a los análisis de historia de vida estructurados alrededor de la edad de mortalidad específica. Lo que es más, en una revisión de este libro, contemporánea a su publicación, Wake (1978) consideró que éste constituía el punto débil del argumento ecológico de Gould: “No estoy satisfecho con la fácil incorporación del tema “ r - K ”. Si leo a Gould correctamente, él prevé a la selección “ r ” y “ K ” como explicaciones de los diferentes tipos de heterocronía. Esto me angustia porque la selección “ r ” y “ K ” ha sido fuertemente criticada por estudiosos contemporáneos del significado adaptativo de los rasgos de historia de vida. En una revisión reciente de la controversia, Stearns (1977) encontró que cerca de la mitad de los “mejores” artículos sobre las historias de vida contienen resultados contrarios a las ideas de la selección “ r ” y “ K ”. Stearns concluye que “todavía no tenemos una teoría general y fiable de la evolución de la historia de vida” (Wake 1978:98).

⁵² En el tercer nivel se encuentran las células que se obtienen del cordón umbilical, que actualmente se colectan para que los recién nacidos en el futuro tengan la oportunidad terapéutica de generar órganos *in vitro*.

⁵³ La especialización o diversificación que resulta de la función particular de una célula (Mosby's Medical Dictionary 2009).

⁵⁴ En referencia al *Ensayo* y a *El origen de las especies* (Darwin 1844 y 1859, respectivamente).

presentarlo de manera más operativa. Sin embargo, según Gould, al hacerlo, Darwin se acercó peligrosamente a la recapitulación: “Dado que el estado embrionario de cada especie y grupo de especies nos muestra parcialmente la estructura de sus progenitores remotos menos modificados, podemos claramente ver por qué las formas de vida ancestrales y extintas deberían parecerse a los embriones de sus descendientes.” (Darwin 1859:381 en Gould 1977:73). En opinión de Gould éste fue uno de los factores que provocó que los embriólogos que trataron de integrar una teoría evolutiva con su quehacer tuvieran que buscar “[...] un mecanismo activo capaz de “empujar” las formas adultas de los antecesores hacia las etapas embrionarias de los descendientes.” Gould 1977:73), o sea, un mecanismo de recapitulación. En otras palabras, Gould caviló que, debido a que la evolución implica una continuidad de las formas en el tiempo, los embriólogos, a pesar de sus diferencias, tuvieron que restringir el modo de la recapitulación según su concordancia con tal marco evolutivo. Por eso, después de esta reflexión, Gould explicó con detalle los dos supuestos involucrados y los aportes de cada embriólogo al respecto. Me parece que vale la pena retomar su explicación. El primer supuesto es el de adición terminal, el cual consistiría en el aumento de la longitud de la ontogenia total debido a la agregación de nuevas etapas al final de la ontogenia ancestral (véase la Ilustración 4A en la página 126). En cambio el segundo, es el de condensación, el cual no implicaría cambios en la longitud de la ontogenia total, sino en sus etapas, ya fuera por aceleración, es decir, que se produciría el recorte o la aceleración de las etapas del desarrollo debido a la agregación de nuevas etapas (véase la Ilustración 4B en la página 126), o bien, por eliminación, cuando las etapas de la ontogenia se eliminaran dejando tiempo para nuevas) (véase la Ilustración 4C en la página 126).

Gould destacó que Haeckel centró su trabajo en la adición. Asimismo, señaló particularmente el trabajo de Cope⁵⁵, ya que éste último hizo hincapié en que el supuesto de adición no estaría completo sin un modo de reinicio (claramente, uno de reajuste temporal), puesto que llegaría el momento en que las ontogenias descendientes durarían demasiado. Justamente, siguió explicando Gould, Cope, además de describir un proceso de evolución regresiva mediante la desaceleración de las etapas de desarrollo, impregnó a la heterocronía de Haeckel con una especie de modularidad, aplicando la condensación

⁵⁵ Edward Drinker Cope (véase el apartado 10 en la página 174).

a órganos individuales que pueden acelerarse y retardarse a diferentes tasas. Finalmente, Gould describió las aportaciones de Hyatt⁵⁶, particularmente con respecto a su teoría del envejecimiento de los linajes.

En su disertación sobre los trabajos previos referentes a la relación entre la ontogenia y la filogenia, Gould aseguró que estos personajes, si bien identificaron fácilmente los procesos que podrían producir la recapitulación, no pudieron explicar cómo operan (por ejemplo, no pudieron ofrecer una explicación convincente para el hecho de que la recapitulación es más frecuente que la condensación), debido a un problema general de la biología evolutiva durante esos años: la ignorancia de los mecanismos de herencia (Gould 1977:96-100). De hecho, en las páginas siguientes, él atribuyó la “caída” de la teoría de Haeckel al advenimiento de la embriología experimental y a la incorporación de la genética mendeliana a la teoría evolutiva (Gould 1977:168). Sin embargo, en su opinión, esta caída no la aniquilaría, sino que reposicionaría a la recapitulación y a la pedomorfosis como dos resultados, igualmente posibles, de un proceso evolutivo más general que altera los tiempos de aparición y las tasas de desarrollo de caracteres específicos durante la ontogenia (Gould 1977:206).

2.2.2 La heterocronía y la pedomorfosis según Gould

Según Gould hubo muchos intentos por hacer una taxonomía de las relaciones entre la ontogenia y la filogenia. En su parecer, algunos de estos preponderaron a la ley de adición terminal, mientras que otros a la de condensación. Para ejemplificar lo anterior, Gould presentó el trabajo de de Beer⁵⁷. En particular, de Beer propuso ocho “modos morfogenéticos”⁵⁸ (véase Ilustración 5 en la página 127) basándose en las alteraciones de

⁵⁶ Alpheus Hyatt (véase el apartado 10 en la página 174).

⁵⁷ Sir Gavin Rylands de Beer (véase el apartado 10 en la página 174).

⁵⁸ **Retardo:** un carácter de la adultez del antecesor aparece en la ontogenia del descendiente de manera tardía, quedando reducido. **Aceleración:** un carácter de la adultez del antecesor aparece en la juventud del descendiente, produciendo una apariencia precoz. **Neotenia:** un carácter de la juventud del antecesor aparece en la adultez del descendiente, debido al retardo en el desarrollo de las estructuras corporales en comparación con los órganos reproductivos. **Hipermorfosis:** un carácter de la adultez del antecesor aparece en la juventud del descendiente debido a la prolongación de la ontogenia. **Cenogénesis:** adaptaciones del embrión o de las larvas que no tiene efecto sobre la organización del adulto. **Reducción:** un rasgo presente en la juventud y adultez del antecesor que sólo aparece en la juventud del descendiente. **Variación del adulto:** un carácter presente en la adultez del antecesor aparece diferenciado en el adulto descendiente (se trata de una nueva característica con un efecto morfológico pequeño, ya que aparece en la ontogenia tardía). **Desviación:** un rasgo que aparece en las etapas de juventud del antecesor puede aparecer en la juventud o en la adultez del descendiente, produciendo una sustitución de una condición nueva del adulto por una vieja y resultando en una desviación progresiva de las dos ontogenias (puede desarrollarse cuando el primer efecto de un carácter introducido en la ontogenia tardía se transfiere a las etapas previas de los descendientes).

la tasa de desarrollo y generando una clasificación que se usaría hasta bien entrados los años setentas del siglo XX.

Sin embargo, además de restringir y diferenciar el uso de diversos términos (como el pedogénesis y progénesis), el análisis de Gould mostró que solamente los primeros cuatro (retardo, aceleración, neotenia e hiper morfosis) serían modos de heterocronía, mientras que los últimos (cenogénesis, reducción, variación del adulto y desviación) no podrían ser considerados como tales (porque la cenogénesis no produce paralelismo entre ontogenia y filogenia, mientras que los restantes en realidad, son un solo proceso). Más aún, las cuatro categorías de de Beer que Gould consideró admisibles como procesos de heterocronía, en su análisis, quedaron reducidas sólo a dos: aceleración y retardo. Gould mostró gráficamente esta simplificación en una tabla que reproduzco aquí (véase la Ilustración 6 en la página 128).

Después de esta reclasificación, Gould expuso la historia del concepto de disociabilidad (o evolución en mosaico). Fue cauto al distinguirlo del de alometría^{59, 60}, ya que, a su juicio, éste sesga los análisis porque presupone una relación funcional entre las variables. De hecho, su cautela alcanzó la forma misma del modelo que propuso, ya que dejó el plano cartesiano típico de un análisis alométrico y optó por “el reloj”, que explico un poco más adelante. Así, alcanzó el reconocimiento de que los órganos, los sistemas o los procesos de desarrollo (entre los que explícitamente incluyó los de diferenciación, de aumento de complejidad y de reorganización, así como los cambios de forma durante la ontogenia), los de crecimiento (aumento en el tamaño con similitud geométrica) y los de maduración

⁵⁹ El estudio de las relaciones entre el tamaño corporal y otras características de los seres vivos, sean éstas anatómicas, fisiológicas, conductuales o ecológicas, permitió caracterizarlas de isométricas o alométricas. Una relación isométrica ocurre cuando un incremento de un punto en la escala que usamos para medir el tamaño del cuerpo conlleva un cambio de la misma magnitud en la escala que usamos para medir, por ejemplo, la forma. Por el contrario, ocurriría una relación alométrica si tal incremento conlleva un cambio en la otra magnitud. En los seres vivos ha sido posible determinar ciertas regularidades en las relaciones alométricas, lo cual permite esperar ciertos cambios en las proporciones relativas de los órganos y en las tasas fisiológicas a partir del cambio en el tamaño. Por ejemplo, la relación alométrica que guardan el cuerpo y el cerebro en los mamíferos permite calcular un volumen cerebral esperado en un mamífero de cierto peso corporal. Las desviaciones de estos valores esperados dan indicios de la acción de un factor. Por ejemplo, suponer que un proceso de selección actuó en el incremento del cerebro en *Homo* (Damuth 2001).

⁶⁰ Es probable que esta distinción haya provocado que, en la primera parte de *Ontogenia y filogenia*, Gould no haya referido de manera profusa *Problems of relative Growth* de Julian Huxley, aunque haya conocido a Huxley en persona, puesto que incluso refiere una comunicación personal a él, como a dicho trabajo, dado que lo refiere superficialmente como uno, no el primero, de los textos que ya habían contrargumentado la modificación de las tasas de crecimiento para resolver la paradoja de la longitud infinita y como el autor que habría generalizado la la función potencial $y=bx^a$ para abordar el crecimiento alométrico. En efecto, *Problems of relative growth* trata minuciosamente la alometría y no la heterocronía. Sin embargo, como me lo hizo notar el Dr. Luis Alberto Vargas Guadarrama, el tratamiento de Huxley sobre el crecimiento alométrico y particularmente su interés sobre el de las partes del cerebro, resultaron muy interesantes para la presentación de la variable grado de neotenia que trabajo aquí.

puedan tener historias filogenéticas relativamente independientes entre sí. Con eso, Gould pudo formular una “métrica para la disociación”, es decir, una medida de heterocronía⁶¹, que consiste en el cálculo de una diferencia, por ejemplo en tamaño o en etapa de desarrollo, cuando los antecesores y los descendientes tienen la misma forma. Me permito subrayar que, demostrativamente, Gould utilizó tres variables (edad, forma y tamaño), pero aclaró que éstas no eran las únicas posibles⁶². Gould modeló su métrica en un diagrama semicircular que asemeja a un medio reloj de manecillas (véase la Ilustración 7 en la página 129), aunque, según él, potencialmente podría modelarse de otras maneras, siempre y cuando éstas permitan que las variables utilizadas sean potencialmente independientes entre sí, garantizando la posibilidad de diferentes estandarizaciones y cuantificaciones del ajuste temporal como causante de la disociación. En efecto, según Gould, a diferencia del plano cartesiano que se utilizaba en los estudios de alometría anteriores, su modelo no asume una relación funcional entre el tamaño y la forma (Gould 1977:246-247).

El diagrama se traza siguiendo el siguiente algoritmo:

1. La calibración, que consiste en el establecimiento de las relaciones entre las tres variables en el antecesor sobre el modelo. El cuadrante superior a la izquierda de la esfera o carátula del reloj está delimitado por la esperanza de vida promedio del antecesor: inicia con el valor al principio de la vida (en lo que sería la marca de las nueve en la esfera o carátula del reloj), terminando con el valor adulto en la línea media (como si fueran las marcas de las doce en punto en la esfera). En cada escala, o sea tanto en la trayectoria de una variable (el tamaño) como en la de la otra (la forma), se ubican cardinalmente⁶³ los valores del antecesor en sus etapas de desarrollo intermedias, cuidando de que las manecillas estén alineadas. En las trayectorias de estas variables se agregan algunos valores esperados que se

⁶¹ Lo que llamó a “el criterio de similitud geométrica de White” (Gould 1972 y White y Gould 1965 citados en Gould 1977:241).

⁶² Según algunos autores (p. ej. Smith 2003:614), el cálculo de la heterocronía que hizo Gould sólo habría incluido el tamaño. Sin embargo, me parece que sus definiciones explícitas de los procesos del desarrollo (Gould 1977:235), sus aclaraciones acerca de la estandarización biológicamente apropiada (Gould 1977: 243-244) y, sobre todo, su apartado *Deslizamiento temporal como mecanismo de disociación* (Gould 1977:244-245) permiten eximirlo. En todo caso, me parece más justificada la crítica sobre la premisa de la ontogenia con polaridad, esto es, que los cambios en forma y tamaño están considerados como monotónicos hacia uno de los polos, ya sea en aumento o bien en disminución (Klingenberg 1998). Aunque, de hecho, haya sido el mismo Gould quien anotara que su modelo fallaría si, por ejemplo, la misma forma se repitiera en dos tamaños diferentes no consecutivos (Gould 1977:249).

⁶³ O sea, conociendo el orden y la distancia de los puntos.

calculan con el clásico modo alométrico. Para ajustar la escala de la edad, apuntó Gould, generalmente hay que recurrir a estadio de desarrollo, porque muchas veces no se conoce la edad absoluta en el antecesor.

2. El uso, las manecillas se utilizan para indicar los valores en los descendientes. Una de las manecillas ubica el tamaño en el descendiente (por ejemplo, “[...] el peso corporal, la longitud corporal o la proyección de un espécimen en el primer componente principal de los datos ontogenéticos de una población [...]” Gould 1977:247), mientras que la otra señala la forma, generalmente expresada como una tasa, en el descendiente. Si los vectores se disociaron entre sí, se obtiene una prueba de heterocronía.

Más adelante, Gould demostró el funcionamiento de su modelo de reloj en diferentes casos, argumentó en contra de los prejuicios existentes en su momento sobre la importancia de la heterocronía, amplió la visión existente sobre el significado adaptativo de la heterocronía (aceptando el análisis de su contexto retrospectivo y haciendo hincapié en el de su contexto inmediato o ecológico) y explicó que los procesos de heterocronía pueden ser muy rápidos en términos del cambio evolutivo. En este sentido, Gould explicó que la pedomorfosis por progénesis (como el caso de muchos parásitos) estaría determinada ecológicamente bajo regímenes de selección r , mientras que la neotenia por los de selección K (véase la nota número 51 al pie de la página 55).

Para finalizar este apartado, resumo las hipótesis de Gould:

1. “[La neotenia] ha sido importante en la evolución de la conducta social compleja en los vertebrados superiores. El crecimiento y el desarrollo retardados pueden [...] conducir a un aumento en el tamaño relativo del cerebro, prolongando hacia la vida posterior el crecimiento rápido del cerebro característico de los fetos.”
2. “La neotenia ha sido un (probablemente el) determinante de la evolución humana. Cuando reconocemos el innegable rol del retardo del desarrollo en la evolución humana, los datos de la neotenia pueden ser rescatados de las teorías previas que los hicieron tan impopulares.”
3. “Los humanos y los chimpancés son casi idénticos en genes estructurales, pero difieren notablemente en forma y conducta. Esta paradoja puede ser resuelta

invocando una diferencia genética pequeña con efectos profundos –alteraciones en el sistema regulatorio que frena la tasa de desarrollo general en humanos.” (Gould 1977:9).

Es importante notar que otros autores anteriores a Gould (1977) ya habían dado importancia a los procesos de neotenia en la evolución humana. En relación a la cognición destaca particularmente una propuesta de Lorenz que mencionaré brevemente a continuación.

2.2.3 Las hipótesis adaptativas sobre la neotenia humana anteriores a la de Gould

La primera función adaptativa sobre la neotenia humana que conozco es la de Lorenz, que presenta en su ensayo *El todo y las partes en las sociedades animal y humana: un examen metodológico* (1950/1985). Ahí, Lorenz trató de guiar a sus lectores en un recorrido de su lógica. Primero expuso un mecanismo desencadenante innato como aquél que, sin mediación de la experiencia, permite que el organismo reaccione de manera lógica frente a determinadas situaciones biológicamente relevantes (1950/1985:164). Después relató “lo que se sabe sobre los mecanismos desencadenantes innatos del ser humano y, en particular, sobre la función social de los mismos” (1950/1985:164) y empezó un análisis de uno de estos mecanismos, el de la reacción frente a los niños pequeños. Según él, la “cabeza de considerable tamaño”, la “preponderancia del cráneo”, los “ojos grandes y situados muy bajos”, las “mejillas intensamente abombadas”, las “extremidades gruesas y cortas”, la “consistencia elástica” y los “movimientos torpes” constituyen las características principales que hacen que nos parezca “bonito” un niño pequeño o su “imitación” (un muñeco o un animal).

Durante este recorrido el lector puede incluso encontrar algunas explicaciones que le parezcan fuera de contexto, como la definición de domesticación como un fenómeno por medio del cual los mecanismos desencadenantes innatos pierden selectividad (Lorenz 1950/1985:197) y leer entrelíneas que la domesticación permite disminuir la agresión o amansar.

Todavía más adelante en su texto (particularmente en el apartado intitulado *El ser incabado*, el galardonado del premio Nobel recordó las observaciones de Bolk sobre:

[...] una serie de caracteres físicos en los que el hombre difiere de sus parientes de raza más cercanos y que constituyen el resultado de una peculiar inhibición del proceso evolutivo, lo cual determina, en cierto modo, un “rejuvenecimiento” permanente del ser humano. La relativa carencia de vello y pelo en el cuerpo, en contraste con su gran abundancia en la cabeza; el predominio del cráneo sobre los huesos de la cara; la flexión, casi en ángulo recto, del eje de la base del cráneo con respecto a la columna vertebral, unida a la posición, hacia adelante, del orificio occipital, condicionada por dicha flexión; el notable peso del cerebro; la curvatura del eje de la pelvis; toda una serie de peculiaridades formales de los órganos sexuales femeninos; la pobreza pigmentaria de la piel, así como otros muchos caracteres, son propios del ser humano, que comparte, en sus fases precoces del desarrollo -sobre todo fetales-, con los antropoides, razón por la cual Bolk ha dado a toda esta serie de fenómenos el calificativo de “fetalización” del ser humano.

Examinado a fondo, se trata del mismo proceso filogenético que se conoce desde hace mucho tiempo en zoología con el nombre de *neotenia*. [...]

Todo el que haya comprendido bien la unidad sistemática y la inseparabilidad intelectual de forma y función, considerará como algo lógico el hecho de que la persistencia de los caracteres juveniles en el comportamiento del hombre guarde una estrecha relación con la de los caracteres físicos. Es un fenómeno neoténico el carácter constitutivo del ser humano, el constante mantenimiento de su polémica activa y creadora con el mundo que lo rodea.

Lorenz 1950/1985:212-213

Después de haber relacionado las características morfológicas con las conductuales y de haber recordado la relación que hiciera Whitman de las carencias de normas de conducta y reacción rígidas e innatas con la apertura específica del hombre al mundo y la libertad de acción, Lorenz lanzó su hipótesis:

La cualidad que tiene el hombre de ser un ente *inacabado* –tan fundamental para el carácter- es, sin lugar a dudas, un don que hemos de agradecer a la propia neotenia. Más por su parte, la neotenia –o sea, el hecho de liberarse de la rigidez de las normas innatas de acción y reacción, de que hemos tratado en el capítulo anterior- es con muchísima probabilidad *una consecuencia de la domesticación humana*.”

Lorenz 1950/1985:213

El etólogo nunca alegó que la neotenia conductual haya sido seleccionada directamente de alguna u otra manera. Según él, la relación la neotenia en la cognición humana sería un producto, afortunado eso sí, de la domesticación humana. Esta idea se arraigó por lo menos un cuarto de siglo entre los etólogos (véase, por ejemplo, Morris 1977:151) y, tal vez, también entre científicos de otros campos, como lo demuestran los dos párrafos de Huxley (1972/1932) que siguen a su explicación del proceso de neotenia en las salamandras en la introducción a la segunda edición de su libro *Problems of relative growth*:

A process akin to neoteny also occurs in man, though, as de Beer and others have pointed out, a better term would be foetalization. The process of development *in utero* has been so much slowed down that human beings when born resemble a late foetal ape, in having negligible hair,

except on the cranium, and in the large size of the skull (and therefore brain) relative to that of the body and limbs. Development and ageing is also much slower after birth than apes. The adaptive significance of this fact is clear. Though the new-born infant is physically helpless, it can be looked after by its mother, and protected by the family and social group, more efficiently than in apes or monkeys. Furthermore, man's slower rate of development and longer life-span gives more time for the young human being to learn, to acquire more varied mental and physical skills, and also more time for the older men and women to pass on their learning and their skills to the rest of the social group, including the new generation.

Huxley 1932/1972:xiii

En cambio, Gould, adiriéndose a una vasta serie de autores que iniciaron los “antiguos” argumentos (Gould 1977:397-404) sobre la cognición indiferenciada, la socialización, la morfología, etc., distinguió la reciprocidad de estos factores durante la evolución humana. Entonces, desde mi perspectiva queda claro que la idea de Gould fue incisiva, dejando que años más tarde, pudiéramos leer párrafos como el siguiente:

Feedback loops may be responsible for other odd patterns of evolutionary development. Neoteny, for example, the tendency of species to retain juvenile characteristics into adulthood, could result from a sexual-selection feed-back loop related to the duration of care for infants. Long-term care of juveniles, which has obvious benefits for the survival of a species, is affected in *Homo sapiens* and presumably in other species by the formation of a strong emotional bond between parents and their offspring. This bond could easily produce, as incidental side effect, a tendency among adults to prefer other adults whose appearance is similar to the juveniles to which they are so strongly bonded. The preference of adult humans for child-like characteristics is fairly well-documented (e. g. Gould 1982:95-107). But a preference for adults with child-like features could well produce a strong sexual selection for precisely those features, which would, in turn, set up a powerful feed back loop driving the species toward neoteny. It would be amusing to discover that humans evolved large brains not because brain size was favored but only because the long-term care of juveniles was favored.

Robertson 1991:476-477

2.2.4 Los alcances del planteamiento de Gould

Las ideas de Gould (1977) permiten generar una hipótesis de trabajo. Cabe señalar que su planteamiento ya ha influido sobre algunos trabajos de investigación en México. En particular, desde la Antropología física encontré dos tesis de licenciatura. En la primera, la hipótesis sobre el significado adaptativo de la neotenia humana (Gould 1977:397-404) fue usada como un marco teórico. En ésta, el autor, además de comparar diversas mediciones de los cráneos de monos cercopitécidos y de humanos, resaltó el probable significado adaptativo de la neotenia y la neuroplasticidad en relación con el comportamiento juvenil (exploración, juego y aprendizaje), así como el valor del análisis comparado de la conducta para dilucidarlo (Vera Cortés 1989:54-60). Aunque en menor relación con la presente investigación, en la segunda tesis, el planteamiento de Gould (1977) influyó la reflexión sobre la necesidad de fusionar el abordaje de los procesos del

desarrollo con el de aquellos evolutivos (Argüelles San Millán y Vergara Ortega 2006). Cabe señalar también que las búsquedas de las palabras clave en el catálogo TESIUNAM sólo ofrecen registros que no están relacionados con el presente tratamiento del tema. En efecto, la combinación “filogenia y ontogenia” da tres registros (una tesis de doctorado en Biología sobre peces, una de licenciatura en Psicología intitulada *Impacto que tiene el desarrollo evolutivo del sistema reproductor de la mujer, sobre la ontogenia de su comportamiento*, y una de licenciatura de la facultad de Odontología intitulada *Filogenia y ontogenia del cráneo: su importancia en el diagnóstico en ortodoncia*). Asimismo, la búsqueda de la palabra “neotenia” en el mismo catálogo ofrece dos registros (dos tesis del 2007, una de licenciatura en Medicina veterinaria de la FES-C sobre el perro y otra de licenciatura en Biología de la FC sobre tres especies de ajolote).

En el resto del mundo, el libro de Gould ha tenido una gran influencia en el pasado y la está teniendo cada vez con más fuerza en nuestros días. Baste con referir el número de citas que provee Google académico. En cuatro décadas, exactamente hasta el 11 de septiembre de 2011, *Ontogenia y filogenia* obtuvo 3520. Unos cuantos meses después, el 14 de febrero de 2012, esa cifra se había incrementado hasta 3876. El 3 de octubre de 2013 ya tenía 4589 citas. La aceleración del último periodo es un indicador de la relevancia que está tomando en los últimos tiempos (véase la Ilustración 8 en la página 130). Además, es importante notar que los campos del conocimiento que ha alcanzado son bastante diversos, entre los cuales y destacan la psicología del desarrollo y las neurociencias conductuales y evolutivas.

3 Planteamiento de la investigación

3.1 Justificación

La evolución de la cognición es uno de los campos de estudio científico que, no por casualidad, es de mis favoritos desde hace ya varios años. Me entusiasman, por una parte el hecho de que su estudio todavía no arroja su respuesta definitiva y, por la otra, la intuición de que sus descripciones pueden ser particularmente útiles en asuntos políticos, como el establecimiento de derechos humanos⁶⁴; en materia jurídica, en términos de la fundamentación de los juicios sobre el comportamiento criminal, que puede acarrear incluso la decisión de encarcelar a una persona; en cuestiones pedagógicas, particularmente sobre la elección de una estrategia educativa; en recuentos paleoantropológicos, como las sugerencias de las cualidades de las distintas especies de homínidos; o incluso, en argumentos literarios sobre la naturaleza del comportamiento humano, como el de *El oscuro pasajero*⁶⁵, o argumentos cinematográficos, como el de *Asesinos por naturaleza*⁶⁶, que abordan el problema en su contexto social y tienen fuertes repercusiones en la formación de las opiniones más generalizadas entre los individuos de la sociedad actual. Además, también encuentro interesante la observación de que el aspecto cognitivo de las concepciones de lo humano se distingue de otros por su persistencia y propagación en el pensamiento occidental. En efecto, me parece que además de ser un punto de paralelismo para la serie de publicaciones filosóficas con reflexiones sobre la ontología del ser humano que se ha ido incrementando en los últimos dos milenios, lo es también para el conjunto de textos científicos sobre su origen evolutivo que se ha ido formando desde hace un poco más de siglo y medio. Es posible que tal permanencia encuentre explicación en una sucesión de proposiciones sobre la ontología de nuestras facultades cognitivas que ha ido resultando a mérito y desmérito de una estrategia epistémica basada en la necesidad de puntos de referencia; mientras que su

⁶⁴ No se trata de un posicionamiento. En efecto, no estoy necesariamente de acuerdo o en contra del establecimiento de los derechos humanos universales. Sin embargo, no me cabe la menor duda, de que esta decisión depende de una concepción particular del ser humano.

⁶⁵ Ésta es la traducción del título de una novela policiaca de Jeffrey Lindsay, cuyo personaje principal es Dexter Morgan. En esta novela está basada una serie de televisión intitulada, precisamente, Dexter.

⁶⁶ Ésta es una traducción del título de un guión original de Quentin Tarantino basado en personajes reales que fue adaptado y llevado a la "pantalla grande" por Oliver Stone en 1994.

extensión hacia las ciencias de los orígenes parece recaer en la necesidad de generar anclas absolutas, fijas de una vez por todas. Sin más por ahora, dejo esta deliberación para otra ocasión.

De lo expuesto hasta ahora resalto el hecho de que los estudios de cognición en grandes simios no muestran una línea distintiva y clara que separe cualitativamente sus facultades de las nuestras. Sin embargo, también es relevante el hecho de que sus capacidades no son como las nuestras en términos de sus alcances. Una posibilidad para saber cómo evolucionó la cognición humana a partir de una cognición simiesca sin recurrir al argumento de una mutación casi milagrosa es enfocar la relación entre las características de la ontogenia y el desempeño cognitivo, lo cual pretendo hacer aquí.

3.2 Pregunta de investigación

La motivación para el desarrollo de esta investigación germinó a partir de una visión antropofísica sobre las tres observaciones siguientes:

1. Que la mayoría de los atributos de la cognición que en un momento fueron usados como baluartes de la humanidad, posteriormente han sido encontrados también en otras especies, particularmente entre los grandes simios. En otras palabras, que hay cierta continuidad evolutiva para los rasgos cognitivos.
2. Que los humanos tenemos una pedomorfosis en algunas regiones de la cabeza. Es decir, que tales regiones son infantiles con respecto al patrón ancestral (Gould 1977).
3. Que puede haber una relación entre la pedomorfosis y la conservación de caracteres cognitivos y conductuales infantiles, ya sea como consecuencia o subproducto de la selección de inhibidores morfológicos de la agresión (Lorenz 1950/1985), o bien como consecuencia de su selección directa (Gould 1977).
4. Que los grandes simios enculturados (o sea, aquéllos que fueron criados en un entorno humano) demuestran una cognición “aventajada” en relación con la de sus congéneres, pero “limitada” en relación con la de los humanos (Call y Tomasello 1986).

5. Que hay diferencias entre especies en las capacidades cognitivas de los grandes simios que no se ajustan a un relato del cambio evolutivo sólo dependiente de la mutación.

En su forma interrogativa, dicha incitación se puede expresar de la manera siguiente:

¿Hay relación entre los procesos de heterocronía y el desempeño cognitivo?

3.3 Hipótesis

Para responder a la pregunta anterior formulé una hipótesis que asegura una relación entre los procesos de heterocronía y el desempeño cognitivo e intenta caracterizarla.

3.3.1 Hipótesis general

El desempeño cognitivo promedio de los individuos de cierta especie homínida está relacionado positivamente con el grado de neotenia de su especie de manera independiente de la inercia filogenética y del entorno de su crianza.

3.3.2 Hipótesis particulares

3.3.2.1 Primera hipótesis particular

El grado de neotenia de una especie homínida en relación con el de las otras de la misma familia afecta el desempeño cognitivo de los individuos que la conforman de manera independiente de la inercia filogenética.

3.3.2.1.1 Primera hipótesis particular especificada sobre el grado de neotenia en la región de la cabeza y el desempeño cognitivo frente al espejo

El grado de neotenia en la región de la cabeza relativo entre las especies de homínidos vivos está relacionado positivamente con el promedio por especie del porcentaje de individuos que han demostrado un buen desempeño en los estudios de ArE, cuando se controla la inercia filogenética.

3.3.2.1.1.1 Predicción de la primera hipótesis particular especificada sobre el grado de neotenia en la región de la cabeza y el desempeño cognitivo frente al espejo

Habr  una correlaci3n entre los contrastes independientes del grado de neotenia relativo entre las especies hom nidas y los del promedio por especie del porcentaje de  xito de los hom nidos en las pruebas de ArE.

3.3.2.1.2 Primera hip3tesis particular especificada sobre el ajuste en el desarrollo reproductivo y el desempe o cognitivo frente al espejo

El ajuste en el desarrollo reproductivo de las especies de hom nidos vivos est  relacionado positivamente con el promedio por especie del porcentaje de individuos que han demostrado un buen desempe o en los estudios de ArE, cuando se controla la inercia filogen tica.

3.3.2.1.2.1 Predicci3n de la primera hip3tesis particular especificada sobre el ajuste en el desarrollo reproductivo y el desempe o cognitivo frente al espejo

Habr  una correlaci3n entre los contrastes independientes del promedio por especie de la edad en que las hom nidas llegan a su primera reproducci3n y los del promedio por especie del porcentaje de  xito de los hom nidos en las pruebas de ArE.

3.3.2.2 Segunda hip3tesis particular

El grado de neotenia de una especie hom nida media el efecto de la enculturaci3n sobre el desempe o cognitivo de los hom nidos vivos de manera independiente de la inercia filogen tica.

3.3.2.2.1 Segunda hip3tesis particular especificada sobre el grado de neotenia en la regi3n de la cabeza y la capacidad l xica de los hom nidos vivos enculturados

El efecto de la enculturaci3n sobre la capacidad l xica de los hom nidos vivos est  mediado por el grado de neotenia en la regi3n de la cabeza de la especie de manera independiente de la inercia filogen tica.

3.3.2.2.1.1 Predicci3n de la segunda hip3tesis particular especificada sobre el grado de neotenia en la regi3n de la cabeza y la capacidad l xica de los hom nidos vivos enculturados

Habr  una correlaci3n entre los contrastes independientes del grado de neotenia relativo entre las especies de hom nidos y los del promedio por especie del n mero de lexemas usados por los hom nidos enculturados.

3.3.2.2.2 Segunda hipótesis particular especificada sobre el ajuste en el desarrollo reproductivo y la capacidad léxica de los homínidos vivos enculturados

El ajuste en el desarrollo reproductivo de las especies de homínidos vivos está relacionado positivamente con el promedio por especie del número de lexemas usados por los homínidos enculturados, cuando se controla la inercia filogenética.

3.3.2.2.2.1 Predicción de la segunda hipótesis particular especificada sobre el ajuste en el desarrollo reproductivo y la capacidad léxica de los homínidos vivos enculturados

Habrà una correlación entre los contrastes independientes del ajuste en el desarrollo reproductivo de las especies homínidas y los del promedio por especie del número de lexemas usados por los homínidos enculturados.

3.4 Objetivos

3.4.1 Objetivo general

Profundizar en el conocimiento de la evolución de la cognición humana.

3.4.2 Objetivos particulares

Explorar la supuesta relación entre los procesos de heterocronía y el desempeño cognitivo.

3.4.2.1 Tareas

1. Buscar, recopilar y examinar los estudios publicados sobre taxonomía y relaciones filogenéticas de los homínidos vivos para determinar una estructura de diversificación y escalar temporalmente sus niveles (o sea, construir un árbol filogenético de los homínidos vivos con escala temporal).
2. Buscar, recopilar y examinar los estudios publicados de heterocronía en las especies de los géneros Pongo, Gorilla, Pan y Homo para construir una variable que las ordene según su neotenia en la región de la cabeza.

3. Buscar, recopilar y examinar los estudios publicados de desarrollo en las especies de los géneros Pongo, Gorilla, Pan y Homo para determinar el promedio de edad reproductiva de las hembras.
4. Buscar, recopilar y examinar los estudios publicados de autorreconocimiento en el espejo en las especies vivas de homínidos para porcentualizar el desempeño de los individuos que las conforman.
5. Buscar, recopilar y examinar los estudios publicados sobre las capacidades lingüísticas de los individuos enculturados de los géneros Pongo, Gorilla, Pan y Homo para construir una variable con el promedio del número de lexemas que utilizaron.
6. Desarrollar los análisis comparativos necesarios para explorar la relación entre los indicadores de heterocronía en las especies homínidas y desempeño cognitivo de los homínidos en general y de los enculturados en particular.
7. Analizar estadísticamente tal relación.

3.5 Metodología y técnicas

3.5.1 Metodología general

Ubico esta investigación en el campo del conocimiento sobre la evolución de la cognición humana.

Metodológicamente esta investigación incorpora la comparación entre de organismos vivos que fueron caracterizados por otros autores tanto en su desempeño cognitivo como a través de sus transformaciones ontogenéticas en la región de la cabeza y de su desarrollo reproductivo. De este modo, de acuerdo con la distinción clásica entre los métodos comparativos (véase, por ejemplo, Harvey y Page 1991:9), se adscribe al método comparativo no direccional en pos de un relato adaptativo de las transformaciones en los procesos del desarrollo de las mismas transformaciones.

Entonces, más particularmente, la metodología de esta investigación puede distinguirse como comparativa para examinar si en los homínidos vivos hay una relación entre el

desempeño cognitivo (medido como el desempeño en los estudios de autorreconocimiento en el espejo y en los de lingüística comparada) y los fenómenos de heterocronía (medidos como el grado de neotenia en la región de la cabeza y en la edad de la hembra en la primera reproducción (todas las variables están definidas más abajo, en el apartado 3.5.2 en la página 77), más allá de la inercia filogenética que imprime una historia evolutiva compartida. En términos generales se trata de un meta-análisis (no en un sentido estadístico, sino en el sentido de que está conformado por datos ya publicados) y, por tanto, su desarrollo ocurrió en gabinete, en el periodo comprendido entre 2010 y 2014, en la ciudad de México.

Pagel y Harvey (1991:18) reconocieron explícitamente que el método comparativo se ajusta sospechosamente bien al programa adaptacionista, el cual fue ridiculizado por Lewontin (1979 citado en Pagel y Harvey 1991:18) con los tres pasos siguientes: encuentre una variación fenotípica, adscribale una causa genética y, finalmente, dele una explicación adaptativa (o sea, haga una reconstrucción post-hoc imaginativa). En respuesta, los autores sugirieron un algoritmo distinto: encuentre un fenotipo que varíe entre taxones, produzca una o más explicaciones adaptativas para esa variación y, finalmente, someta a prueba sus explicaciones, prediciendo correlatos ambientales o constitutivos y, siempre que sea posible, comparando los estados ancestrales y derivados del carácter.

Un poco más adelante en su texto, los mismos autores recalcaron:

Los estudios comparativos a veces revelan diferencias cruciales e inesperadas y otras veces la falta de diferencias entre taxones. Esto subraya la importancia de los sistemas en desarrollo y de las restricciones genéticas (es decir, la falta de varianza genética suficiente para que la selección sea efectiva). Sin duda los estudios comparativos en el futuro revelarán nuevos casos de neotenia, como ya lo han hecho (Gould 1977).

Pagel y Harvey 1991:33

En esta investigación, trato de seguir las recomendaciones de Harvey y Pagel: Uso como fenotipo al desempeño cognitivo, como los taxones a las especies de homínidos vivas y realizo un correlato constitutivo con los grados de heterocronía.

3.5.1.1 Metodología particular

Como señalé en el apartado anterior, en esta investigación utilizo el método comparativo no direccional, el cual implica la comparación de un rasgo entre grupos emparentados

filogenéticamente, con la finalidad de evidenciar su evolución correlativa a una circunstancia (Harvey y Pagel 1991). Tal examen correlativo típicamente involucra rasgos específicamente morfológicos y ecológicos. Esta usanza se asienta en el supuesto de que los factores ambientales dirigen la evolución de los rasgos de los organismos, o sea, las circunstancias suelen ser externas. En esta investigación busco el correlato para rasgos etológicos⁶⁷ (desempeño cognitivo) en los cambios que ha sufrido la ontogenia. A primera vista tal indagación podría parecer redundante porque no implica ninguna circunstancia externa. Sin embargo, considero que la incorporación de las heterocronías de la región de la cabeza y de la etapa reproductiva) podría completar el supuesto añadiendo las circunstancias constitutivas al conjunto de factores que dirigen la evolución orgánica.

En cualquier caso, el establecimiento de las relaciones filogenéticas es un prerrequisito para un análisis comparativo exitoso (Harvey y Pagel 1991). En efecto, las especies que están emparentadas cercanamente tienden a ser fenotípicamente similares entre sí como consecuencia de por lo menos tres procesos biológicos distintos: 1) el conservacionismo filogenético del nicho, 2) las diferentes respuestas adaptativas y 3) los lapsos temporales. El efecto del primer problema puede reducirse buscando la misma relación en diferentes linajes. Para el caso específico de esta investigación, los otros linajes deberían elegirse por tener especies que se distinguan en cuanto a su desempeño cognitivo. De este modo, entre los linajes preferidos estarían, por ejemplo, las aves de las familias *Corvidae* y *Psittacidae*, así como los mamíferos de la familia *Cetacea*. No obstante, que yo sepa, tales familias en la actualidad no cuentan con estudios de heterocronía. Por lo que sólo queda recomendar su obtención futura. Aún así, el sesgo que pudiera imprimir el conservacionismo filogenético del nicho también puede reducirse analizando especies muy emparentadas, como es el caso del análisis que presento. La estrategia para disminuir el efecto de últimos procesos consiste en considerar la estructura jerárquica y la escala temporal de las relaciones filogenéticas entre las especies que se están comparando. De hecho, las inferencias que se hagan a partir del análisis comparativo dependen fuertemente de las características esas relaciones y, por eso, resulta sustancial

⁶⁷ Esta caracterización de las conductas cognitivas según la disciplina que los enfoca resulta bastante arbitraria, ya que podrían clasificarse como rasgos psicológicos, en tanto que los datos provienen de la psicología comparada. No obstante también podrían reconocerse como rasgos ecológicos, dado que están involucrados en la interacción del sujeto con su ambiente (tal vez físico, en el caso los estudios con el espejo, o bien social en el de los estudios de lenguaje).

la construcción de un árbol filogenético con una escala temporal⁶⁸. De esta consideración se derivan las dos primeras tareas propuestas para el desarrollo de esta investigación (véase el apartado 3.4.2.1 en la página 70) y uno de sus supuestos, el de que la filogenia de los homínidos vivos que obtengo no tiene errores.

Desde hace tiempo hay un conjunto de variado de técnicas para el abordaje comparativo no direccional (Harvey y Pagel 1991). Todas estas permiten examinar la naturaleza de la covariación entre rasgos específicos a partir de una filogenia determinada estructuralmente. No obstante, éstas difieren en sus propiedades estadísticas. Como lo explicó Felsenstein (1985), las propiedades estadísticas están vinculadas con la hipótesis nula sobre el modo de cambio evolutivo en el rasgo. Me explico. La hipótesis nula que utilizo aquí establece una línea basal de cambio evolutivo por acumulación de mutaciones aleatorias. Se trata de la fuente de variación necesaria para el cambio evolutivo que supone la teoría sintética de la evolución. Esto es, una serie de eventos aleatorios y discretos provocaría un cambio tan solo con el paso del tiempo. Este cambio basal, se puede modelar a través del movimiento browniano⁶⁹. La metáfora que utilizaron Harvey y Pagel (1991:115) para explicar este movimiento es ilustrativa: se trata de un andar azaroso, conformado por una serie de pasos de magnitud fija que pueden dirigirse hacia adelante (positivos) o bien hacia atrás (negativos) con la misma probabilidad. Esto implica que la filogenia se iría estructurando como un árbol con bifurcaciones sucesivas y que cada rama acumularía varianza de manera proporcional al tiempo transcurrido entre las bifurcaciones pasadas. Así, las relaciones entre las especies figurarían un árbol con rasgos variantes de rama en rama. Debido a que doy por hecho que las mutaciones aleatorias se van almacenando siguiendo un patrón anidado, o sea que se constituyen como una norma de diferenciación ramificada, la filogenia de las especies de homínidos vivas puede ser representada como un árbol en el que algunas especies comparten entre sí más ramas que otras. De aquí se deriva un segundo supuesto, el cual indica que las tasas de cambio son dispares entre las ramas. Este patrón de cambio evolutivo viola los

⁶⁸ Un árbol filogenético es un modelo diagramático que va anidando a pares de grupos de organismos (léase a las especies) según una supuesta secuencia de antecesores. Ahí, dos grupos, representados por dos líneas o "ramas", divergen desde una intersección o nodo que representa al antecesor de ambas. Los árboles filogenéticos que indican el tiempo transcurrido de un nodo a otro, también son llamados cronogramas.

⁶⁹ Sin embargo, hay varias razones para dudar de que el movimiento browniano sea un modelo adecuado para el cambio evolutivo. Por ejemplo, cuando hay persistencia de las presiones de selección en el tiempo, éstas pueden arrojar correlaciones entre los cambios en ramas sucesivas de la filogenia, o también cuando los regímenes selectivos sufridos por diferentes poblaciones bajo los mismos factores ambientales llevan a correlaciones en diferentes linajes (Felsenstein 1985).

supuestos de homocedasticidad y de independencia entre las muestras que subyacen a muchas pruebas estadísticas paramétricas que son necesarias para el análisis comparativo (Harvey y Pagel 1991:116-119). Estos supuestos definen las técnicas del método comparativo, las cuales se puede caracterizar por los procedimientos que usan para producir puntos independientes con la misma varianza esperada. Considero que la hipótesis de trabajo que uso en esta investigación (la hipótesis alternativa), de hecho, acusa a los procesos de selección de encauzar la evolución de la cognición por la vía de la heterocronía.

Debido a las características de los datos que utilizo y a los supuestos evolutivos que asumo, utilizo la técnica de contrastes independientes (Felsenstein 1985; pero véase también Harvey y Pagel 1991) (en efecto, trato con variables continuas (véase el apartado 3.5.2 en la página 77). Esta técnica supone un movimiento browniano de cambio evolutivo y requiere que se conozca la ramificación verdadera en la filogenia, incluyendo la longitud de las ramas del árbol en unidades de varianza esperada de cambio evolutivo, con la que se calcula un conjunto de comparaciones entre pares de puntos de datos, cada uno de los cuales tiene la misma media y varianza esperada bajo la hipótesis nula. Ahí, el cálculo está dado por la diferencia de la magnitud observada de las variables analizadas entre las especies, siguiendo la jerarquía de las ramificaciones del árbol filogenético. Bajo la hipótesis nula, cada una de estas relaciones representa una instancia independiente de la evolución de la relación entre las variables. De este modo, una covariación entre el par de variables en las especies que comparten un antecesor común es filogenéticamente independiente de una covariación entre esas variables en las especies que comparten otro antecesor común. El conjunto de diferencias entre las variables provee un modo de probar si los cambios en una variable están correlacionados con los cambios en otra. Bajo la hipótesis nula de que los cambios evolutivos en una variable no están relacionados con los de otra, una diferencia positiva en una variable deberá estar asociada con una diferencia positiva en la otra con la misma frecuencia en que lo estarán las respectivas diferencias negativas. La preponderancia de una relación (positiva o negativa) entre los taxones, contradirá la hipótesis nula.

Felsenstein (1985:8-10) describe los pasos de su técnica de la siguiente manera⁷⁰:

Si conocemos la filogenia y tenemos un modelo de cambio evolutivo, en principio debería ser posible corregir la no independencia de los datos. Para ver cómo, primero consideremos la filogenia altamente simétrica de la figura 8 [véase una reproducción en la Ilustración 9 en la página 131], suponiendo que sabemos que ésta es la filogenia verdadera. Recordemos que hemos asumido que cada carácter ha evolucionado por un movimiento browniano que es independiente en cada linaje, entonces, tomando a X_i como el fenotipo X en la especie i , es fácil ver que las diferencias entre pares de puntas adyacentes, tales como X_1-X_2 y X_3-X_4 , deben ser independientes. Esto es así porque la diferencia X_1-X_2 sólo depende de los eventos en las ramas 1 y 2, mientras que X_3-X_4 sólo depende de los eventos en las ramas 3 y 4, y estos dos conjuntos de eventos son independientes.

[...] En el modelo presente los diferentes caracteres pasan por un movimiento browniano con diferentes tasas, de modo que después de una unidad de tiempo el cambio en X tiene una varianza de s^2_X y el cambio en Y (posiblemente correlacionado) tiene una varianza s^2_Y . Después de v unidades de tiempo, sus varianzas son respectivamente s^2_{Xv} y s^2_{Yv} .

Con este modelo, es sencillo mostrar (Felsenstein 1973, 1981b) que el contraste X_1-X_2 tiene una expectativa de cero y una varianza de $2s^2_{Xv_1}$. Como suponemos que conocemos v_i , podemos escalar el contraste dividiéndolo entre su desviación estándar y obtener una variable que debería tener expectativa cero y unidad de varianza. De manera similar podemos escalar los otros tres contrastes X_3+X_4 , X_5+X_6 , X_7+X_8 , dividiendo a cada uno entre la raíz cuadrada de $2s^2_{Xv_1}$. Todavía hay más contrastes disponibles. Será menos obvio, pero igualmente verdadero que $(X_1+X_2)/2 - (X_3+X_4)/2$ es un contraste independiente de los otros. Tendrá expectativa cero y varianza $s^2_X(v_1+2v_9)$. Podemos seguir hacia abajo del árbol de manera similar, obteniendo dos contrastes más, $(X_5+X_6)/2 - (X_7+X_8)/2$ y $(X_1+X_2+X_3+X_4)/4 - (X_5+X_6+X_7+X_8)/4$. Sus expectativas también son cero, y sus varianzas son, respectivamente, $s^2_X(v_1+2v_9)$ y $s^2_X(2v_{13}+v_9+v_1/2)$. Estos también pueden escalarse para tener unidad de varianza.

Ahora de este árbol hemos obtenido siete contrastes independientes en la escala de X , cada uno de los cuales puede ser visto como si hubiera sido obtenido de una distribución normal con media cero y varianza uno. Podemos continuar el mismo proceso en la variable Y , y obtener siete contrastes independientes del mismo modo. Los contrastes de X serán independientes entre sí pero no lo serán de los contrastes de Y . Se puede mostrar que los contrastes X_1-X_2 y Y_1-Y_2 tienen covarianza:

$$\text{Cov}[X_1-X_2, Y_1-Y_2] = 2v_1 s_X s_Y r_{XY} \quad (1)$$

así que estos dos contrastes tienen la misma correlación que las variables originales. Dado que los contrastes como X_1-X_2 y X_3-X_4 son independientes, a fortiori X_1-X_2 será independiente de Y_3-Y_4 .

Las cantidades s_X y s_Y son importantes. Sería irracional asumir que los caracteres X y Y hayan tenido las mismas tasas de evolución: s_X y s_Y son las constantes de escalada que convierten de un movimiento browniano a las escalas en las cuales X y Y de hecho evolucionan. Entonces X está pasando por un movimiento browniano, con una varianza s^2_X acumulándose por unidad de tiempo, y Y está pasando por un movimiento browniano (posiblemente correlacionado) con una varianza s^2_Y acumulándose por unidad de tiempo. Por el momento dejamos a un lado el problema de la estimación de s_X y s_Y , y asumimos que son conocidas.

A través de la división de cada contraste entre su desviación estándar, de las ocho especies originales obtuvimos siete pares de contrastes que pueden considerarse extraídos independientemente de una distribución bivariada normal con medias cero, unidades de varianza, y una correlación desconocida r_{XY} entre los miembros de un par. La prueba de independencia de la evolución de X y Y simplemente se reduce a probar si esta correlación es

⁷⁰ La traducción de este extracto es mía.

cero. Si en cambio hubiéramos querido conocer la regresión de cambios en una variable en los cambios de otra, habríamos podido usar s_X y s_Y para computar

$$b_{Y \cdot X} = s_Y r_{XY} / s_X \quad (2a)$$

y

$$b_{X \cdot Y} = s_X r_{XY} / s_Y \quad (2b)$$

Estas no son las ecuaciones usuales para convertir entre correlaciones y regresiones, dado que s_X y s_Y no son las desviaciones estándares observadas de X y Y , sino constantes de escalada que son meramente proporcionales a las desviaciones estándar de las variables X y Y . Aunque no sean desviaciones estándar, nos permiten convertir correctamente correlaciones en regresiones. Otros métodos de análisis, como los componentes principales, se pueden llevar a cabo de manera similar.

Estos cálculos corresponden a una filogenia muy simétrica. Afortunadamente existe un procedimiento más general, del cual el caso de arriba es un caso especial. Discutí sus elementos en otra parte (Felsenstein 1973) como parte de un método de cálculo para obtener la probabilidad de una filogenia determinada. La prescripción general para calcular estos contrastes consiste en la aplicación repetida de los siguientes pasos: (1) Encontrar dos puntas que sean adyacentes en la filogenia (digamos los nodos i y j) y que tengan un antecesor común (digamos el nodo k). (2) Calcular el contraste $X_i - X_j$. Éste tiene expectativa cero y varianza proporcional a $v_i + v_j$. (3) Quitar las dos puntas del árbol, dejando sólo el antecesor k , que ahora se convierte en una punta. Asignarle el valor del carácter:

$$X_k = [(1/v_i)X_i + (1/v_j)X_j] / [(1/v_i) + (1/v_j)] \quad (3)$$

el promedio sopesado de X_i y X_j , siendo los pesos proporcionales a las inversas de las varianzas v_i y v_j . (4) Alargar la rama abajo del nodo k , aumentando su longitud desde v_k hasta $v_k + v_i v_j / (v_i + v_j)$. Este alargamiento ocurre porque el promedio sopesado que calcula X_k en la ecuación (3) no calcula el fenotipo del antecesor sino que sólo lo estima, y lo hace con un error que es estadísticamente indistinguible de una explosión evolutiva extra después del nodo k . Después de los pasar por los pasos 1-4, hemos encontrado un contraste y reducido el número de puntas del árbol en uno. Continuamos repitiendo los pasos 1-4 hasta que sólo haya una punta en el árbol. Esto generará $n-1$ contrastes si originalmente había n especies. Cada contraste puede ser dividido por la raíz cuadrada de su varianza para darles una varianza en común. Dado que las v_i son arbitrarias, este procedimiento puede ser usado en una filogenia de cualquier forma, incluso en las que contienen multifurcaciones, dado que éstas siempre pueden ser representadas como una serie de bifurcaciones que tienen algunas ramas de longitud cero.

Entre las dificultades ulteriores que Felsenstein (1985:10-14) advierte están, entre otras, la obtención de una filogenia verdadera, la dificultad de asumir que el movimiento browniano modela adecuadamente el cambio evolutivo y la estimación de los intervalos de confianza de las inferencias obtenidas con su técnica:

En principio esto puede hacerse considerando la filogenia T y el conjunto de correlaciones (o pendientes) C como una sola cantidad multivariada (T, C) siendo estimada por probabilidad máxima. El estimado es el par (T^*, C^*) que resulta en la mayor probabilidad, y un intervalo de confianza aproximado es el conjunto de todos los puntos (T, C) cuya probabilidad es una fracción aceptable de la probabilidad máxima, según se juzga en la prueba de tasa de probabilidad. Si se está estimando una sola correlación o pendiente, el intervalo de confianza del 95% será todos los valores de C para los cuales hay una filogenia T tal que su probabilidad $L(T, C) \geq 0.1465 L(T^*, C^*)$, dado que ésta es la tasa que justo alcanzaría la significación en la prueba de tasa de probabilidad con 1 grado de libertad.

3.5.2 Las variables

Con base en la hipótesis (véase el apartado 3.3, en la página 68) y los pasos indicados por Felsenstein (1985) para realizar un análisis comparativo no direccional de contrastes independientes a continuación especifico las variables que utilizo.

3.5.2.1 *La determinación de la estructura de diversificación filogenética de los homínidos vivos y el escalamiento de sus niveles*

La estructura de las relaciones filogenéticas entre las especies de la familia *Hominidae* sobre una escala temporal (que refiere al tiempo de evolución independiente que han sufrido los grupos descendientes de un antecesor común) está realizada a partir de publicaciones generales (como un libro de texto científico) y especializadas (como un artículo de revista científica).

En los análisis que presento a continuación la estructura de la filogenia tiene una escala cuantitativa continua expresada en millones de años y funciona como variable moderadora, en tanto que la uso para determinar si afecta la relación entre las variables independientes y las variables dependientes.

Para seguir el tratamiento de esta variable durante la presente investigación véase los apartados siguientes: el 3.4.2.1 de objetivos, en la página 70 y el 4.1.1 de resultados, en la página 81.

3.5.2.2 *Las variables independientes*

En esta investigación considero dos variables como independientes. Las disciplinas que proven los datos que uso para construir una están metodológicamente muy distantes de las que me permiten construir la otra, pero ambas están relacionadas con fenómenos de heterocronía. Esto admite esperar concordancia entre los resultados que arrojan ambas.

3.5.2.2.1 *Grado de neotenia relativo entre las especies de homínidos vivos*

La neotenia se define como la magnitud relativa de la similitud morfológica de un rasgo en los adultos con respecto al mismo en los infantes debida a un retraso en el desarrollo de una especie en comparación con un antecesor. En este trabajo corresponde al rango ordinal que asigno a cada una de las especies vivas de los géneros *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* y *Homo* a partir de estudios de morfología, de neurología, e incluso de conducta, que han sido publicados y que considero pertinentes para tal efecto. En estos estudios, la neotenia, a veces, está caracterizada como pedomorfosis neoténica del cráneo a partir de

la comparación entre el cráneo adulto de una especie con el cráneo infante de otra y viceversa; otras veces, lo está como temporalidad relativa por la comparación de las trayectorias ontogenéticas en diferentes especies; y otras más, por la temporalidad diferenciada entre especies de la expresión genética en la corteza motora. En suma, el rango de neotenia del cráneo que asigno a cada especie proviene de información heterogénea. En el análisis que presento funciona como la variable independiente, que se puede caracterizar como cualitativa ordinal (cuasicuantitativa porque ordena sin cardinalidad).

Para seguir el tratamiento de esta variable durante la presente investigación véase los apartados siguientes: el 3.4.2.1 de objetivos en la página 70; y el 4.1.2 de resultados, en la página 87.

3.5.2.2 Promedio por especie de la edad en que las homínidas llegan a su primera reproducción

En el análisis que presento a continuación el promedio por especie de la edad en que las homínidas llegan a su primera reproducción es una variable del desarrollo, cuantitativa, expresada en años. La trato como una variable independiente. Los resultados que genera son complementarios a los del grado de neotenia relativo entre las especies de homínidos vivos. Su obtención también fue documental. Ésta no es, necesariamente, la mejor variable para dar indicios de los ajustes temporales del desarrollo que pueden variar entre los homínidos. En efecto, podría haber usado la duración de la infancia, que está relacionada positivamente con la neocorteza no-visual (Joffe 1997). Sin embargo, no encontré datos en todas las especies de homínidos para su obtención.

Para seguir el tratamiento de esta variable durante la presente investigación véase los apartados siguientes: el apartado 3.4.2.1 de los objetivos en la página 70 y el 4.1.3 de los resultados en la página 92.

3.5.2.3 Las variables dependientes

Al igual que en el caso de las variables independientes, en esta investigación considero dos variables dependientes, también esperando concordancia entre los resultados que procura el tratamiento metodológico diferenciado para cada una.

3.5.2.3.1 Promedio por especie del porcentaje de éxito de los homínidos en las pruebas de autorreconocimiento en el espejo

En principio podría considerarse una variable cualitativa dicotómica, en tanto que indica si un individuo pasó o no pasó la prueba de la marca o sus modificaciones. Sin embargo, en el análisis comparativo que presento más adelante da cuenta del porcentaje de individuos de una especie que obtuvieron una calificación positiva de autorreconocimiento frente al espejo por parte de los investigadores que aplicaron las pruebas correspondientes, por lo que adquiere proporcionalidad. Los datos para su construcción provienen de estudios publicados.

Para seguir el tratamiento de esta variable durante la presente investigación véase los apartados siguientes: el 3.4.2.1 de los objetivos en la página 70 y el 4.1.4 de los resultados en la página 93.

3.5.2.3.2 Promedio por especie del número de lexemas usados por los homínidos enculturados

La defino como la cantidad de lexemas usados por los grandes simios enculturados que tuvieron algún tipo de entrenamiento lingüístico (por ejemplo, con lexigramas o con ASL⁷¹) y por los niños hasta los tres años de vida. En el análisis comparativo no direccional de contrastes independientes que presento a continuación sirve de variable dependiente y está expresada como el promedio de lexemas aprendidos por todos los sujetos de una misma especie que fueron sometidos a este aspecto durante su enculturación. Sus valores están recabados documentalmente.

Para seguir el tratamiento de esta variable durante la presente investigación véase los apartados siguientes: el 3.4.2.1 de los objetivos en la página 70 y el 4.1.5 de los resultados en la página 93.

⁷¹ Sigla en inglés de *American Sign Language*, que se puede traducir al español como Lenguaje de Signos Americano.

4 Resultados y discusión

4.1 Obtención de las variables

4.1.1 Relaciones filogenéticas

La pregunta de investigación de este trabajo está relacionada con la cognición humana, por lo que el grupo de comparación está conformado por las especies vivas más emparentadas con el ser humano, las cuales pertenecen a los géneros *Pan*, *Gorilla* y *Pongo*.

A continuación resumo brevemente su taxonomía, sus relaciones filogenéticas.

4.1.1.1 Clasificación taxonómica y de los géneros Homo, Pan, Gorilla y Pongo⁷²

Desde los inicios de la taxonomía científica como la entendemos hoy en día, o sea, desde la publicación del *Systema naturae* de Linneo⁷³ en 1735, los humanos y los animales que más le semejaban quedaron agrupados en el nivel de orden. Si bien al principio esto ocurrió bajo el nombre de *Anthropomorpha*, ya a partir de 1758 (en la décima edición del tratado ya citado de Linneo) el término fue sustituido por *Primates*, el que usamos hoy en día (Giacobini y Giraudi 1986).

Según dos libros de texto que versan sobre la filogenia primate, el de Fleagle (2013) y el de Ember y colaboradores (2004), el origen filogenético del orden Primates, en relación con el de otros órdenes de mamíferos, no está claro. La mayoría de los autores, incluyendo a los dos referidos, coinciden en que los ancestros de los primates son los Plesiadapiformes, un grupo de animales fósiles, pequeños, con incisivos largos, hocico prominente, cavidad nasal grande, órbitas oculares laterales, articulaciones en el codo y la rodilla que indican gran movilidad y una estructura del oído interno parecida a la de los primates actuales que vivieron hace alrededor de 65 millones de años. En otras palabras, la evolución de los primates ha ocurrido casi en su totalidad durante la Era Cenozoica, la Era de los Mamíferos. En una escala de tiempo evolutivo los primates son un fenómeno

⁷² Algunas partes del texto de este apartado las redacté para un capítulo de libro (Chiappa 2011).

⁷³ Carl Nilsson Linæus (véase el apartado 10 en la página 174).

reciente en comparación con otras formas de vida, ya que hay animales que han existido sobre la tierra por más de 600 millones de años y mamíferos que tienen por lo menos 200 millones de años. Por ejemplo, el equidna, que se originó en el Triásico hace unos 225 millones de años, o como los tiburones cuyos orígenes se remontan hace unos 350 millones de años durante el Devónico (véase, por ejemplo, Fleagle 2013). Esos mismos autores señalaron muchas características de este orden para diferenciarnos de otros grupos de mamíferos, como el antebrazo giratorio, los dos pezones (rara vez más), una sola cría por gestación (salvo alguna excepción), el pene colgante en los machos (un rasgo que sólo comparten con osos y murciélagos), las uñas planas (por lo menos una), cojinetes sensitivos en el interior de los dedos, las huellas dactilares, los cinco dedos (o sus reminiscencias), en la mayoría con el pulgar oponible tanto en las manos como en los pies, la vida subtropical (la mayoría vive en esta franja alrededor del mundo), un cerebro más grande en relación con el tamaño del cuerpo que el de otros mamíferos terrestres (una característica que en zoología generalmente se relaciona con un desarrollo lento, longevidad y diversas facetas del comportamiento, como una maduración psicomotriz más lenta, un periodo de juego y aprendizaje y mayor comportamiento social).

El cerebro de los primates no sólo es más grande en su conjunto, sino que además ha sufrido una serie de diferenciaciones relativas a las formas ancestrales o primitivas de los mamíferos en ciertas de sus estructuras. Por ejemplo, (1) el aumento del cerebelo -el cual está relacionado principalmente con la coordinación motora; (2) el aumento de los hemisferios cerebrales -los cuales están involucrados en los movimientos voluntarios, la percepción de las sensaciones, la integración de los sentidos y las funciones mentales, como la memoria, el pensamiento y la interpretación; (3) el aumento del área cerebral dedicada a la visión y su capacidad estereoscópica; y, finalmente, (4) la disminución del área dedicada al olfato (Ember *et al.* 2004).

Si bien no se puede afirmar llanamente que los primates se distinguen de otros mamíferos por ser más altriciales⁷⁴, se pueden destacar algunos aspectos de la altricialidad primate, como su gran difusión en términos de la cantidad de rasgos que involucra heterogeneidad

⁷⁴ Un término usado para implicar la necesidad de los cuidados de otros en las primeras etapas del desarrollo. Hay muchos animales que nacen inmaduros en algunos de sus rasgos, lo cual imposibilita que realicen por sí solos actividades que eventualmente podrán realizar durante su desarrollo, como las aves que nacen sin poder volar. Los mamíferos en general, nacen con más rasgos altriciales en comparación con otras clases de animales, como los reptiles.

temporal en proporción a la duración de su vida. Un caso ejemplar es el de los orangutanes que tienen una esperanza de vida de más de 40 años y dependen de su madre hasta los ocho años, aunque sólo lacten durante un año. Estos rasgos, si bien muy genéricos, resultan relevantes aquí puesto que podrían considerarse como parte de la inercia filogenética.

A pesar de todas las características que tienen en común, los primates vivos muestran adaptaciones muy diversas. Por ejemplo, la estructura de las manos y de los pies de los primates varía en las diferentes especies: la mano del mono araña, que es braquiador, no tiene un pulgar aparente; de manera semejante, los gibones, que son arbóreos, tienen un pulgar oponible corto. En cambio, los tamarinos, que rascan los árboles para alimentarse, tienen algunos dígitos con garras. Esto permite continuar la clasificación hacia niveles taxonómicos más bajos. Aparte de las especies extintas que se conocen, que resultan de poco interés para esta investigación que está enfocada en rasgos no fosificables (la cognición inferida a partir del comportamiento), los primates vivos suelen ser agrupados en 2 semiórdenes, 3 subórdenes, 8 superfamilias, 14 familias, cerca de 86 géneros y alrededor de 300 especies (Fleagle 2013) (véase la Ilustración 11 en la página 133).

En esta investigación enfoqué solamente a orangutanes, gorilas, chimpancés comunes, bonobos y humanos. Por esa razón, transcribí la clasificación taxonómica detalla sólo para estos primates y me limité a describir con cierto detalle temporal solamente las relaciones filogenéticas que estos guardan entre sí.

En 2013, Fleagle indicó que, en ese momento, los grandes simios se clasificaban en 7 especies vivas, agrupadas en 4 géneros. Dos de orangutanes, *Pongo pygmaeus* y *P. abelii*; dos de gorilas, *Gorilla gorilla* y *G. beringei*; dos de chimpancés, *Pan paniscus* y *P. troglodytes*).

Además de algunas distinciones morfológicas y geográficas, hay pruebas moleculares de que estas especies están conformadas por varias subespecies. Sin embargo, en este nivel taxonómico, los especialistas están discutiendo si, en algunos casos, los análisis moleculares indican que las distancias relativas entre las subespecies incluso podrían sostener diferencias específicas (véase, por ejemplo, Arora *et al.* 2010 para el caso de las subespecies de orangutanes y Morin *et al.* 1994 para el de las de gorilas y chimpancés).

Entonces, aunque depende del autor, en general se podrían considerar las siguientes subespecies de grandes simios:

- a) Cuatro de orangutanes:
 - a. *Pongo pygmaeus wumbii*, con una amplia distribución en el Sur de Borneo,
 - b. *P. p. pygmaeus*, en el Borneo centroccidental,
 - c. *P. p. morio*, cuyas poblaciones silvestres se encuentran al Norte de Borneo, y, finalmente,
 - d. *P. abelii*, cuyas poblaciones silvestres están solamente en Sumatra.
- b) Tres de gorilas:
 - a. *Gorilla beringei beringei*, los de montaña del Este,
 - b. *G. b. graueri*, los de llanura del Este, y por último,
 - c. *G. gorilla gorilla*, los de llanura del Oeste.
- c) Cuatro de chimpancés:
 - a. *Pan troglodytes schweinfurthii*, en el África oriental
 - b. *P. t. troglodytes*, en el África centroccidental
 - c. *P. t. elioti*, en Nigeria y partes adyacentes de Camerún, y
 - d. *P. t. verus*, en África occidental.
- d) Ninguna subespecie de *Pan paniscus*

Sin embargo, en esta investigación no consideré estas distinciones ulteriores al nivel taxonómico de especie, debido a que la mayoría de los estudios del desempeño cognitivo, de morfología comparada y de desarrollo, tampoco lo hicieron.

Hacia los niveles taxonómicos superiores, los géneros *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* y *Homo* forman parte de la súperfamilia *Hominoidea*, junto con los simios inferiores⁷⁵, (Feagle 1999 y 2013, Rowe 1996, Perelman *et al.* 2011). En los libros de texto científicos, a veces, los primeros tres se agrupan en la familia *Pongidae* y el último en la de *Hominidae* (Feagle 1999, Rowe 1996); en cambio, otras veces, todos están agrupados en *Hominidae* con las especies de *Pongo* en la subfamilia *Ponginae* y las de *Gorilla*, *Pan* y *Homo* en la de *Homininae* (Perelman *et al.* 2011, Fleagle 2013). En términos generales los textos más recientes son los que agrupan a todos los grandes simios en una sola familia, por lo que opté por este modo clasificatorio.

Estos son los primates que actualmente presentan menor diversidad, aunque el registro fósil indica que durante el Plioceno, tuvieron una gran radiación adaptativa (Fleagle 2013). Los hominoideos mantienen rasgos primitivos, pero también presentan rasgos derivados. Por ejemplo, al igual que el resto de los catarrinos, los hominoideos tienen un hueso

⁷⁵ Que están agrupados en la familia *Hylobatidae*.

ecotimpánico y una fórmula dental de 2.1.2.3; sin embargo, aparte de que no tienen cola, tienen dientes molares relativamente primitivos, esto es, con las cúspides redondeadas. No entré en los detalles taxonómicos de esta superfamilia. El lector interesado puede encontrar una muy buena y más informada descripción en Fleagle (2013). No obstante, considero que vale la pena destacar que muchos de los rasgos hominoideos están relacionados con un comportamiento arbóreo (sobre todo, de locomoción). Además, si se comparan con primates cercopithecoideos de tamaño similar, los hominoideos tienen períodos de infancia y de gestación más largos.

4.1.1.2 Relaciones filogenéticas al interior de Hominidae

Las relaciones filogénicas entre estas especies tienen una relevancia que se sostiene en, por lo menos, dos columnas. La primera es que clasifican a los fragmentos de la historia de una especie en compartidos y distribuidos. Por ejemplo, según Perelman y sus colaboradores (2011), el fragmento de la evolución humana anterior a los 16.52 mda atrás se considera compartido con los grandes simios, pero no con los gibones, con quienes habríamos dejado de compartir historia desde hace 20.32 mda. Las relaciones filogenéticas así establecidas se convierten en el referente utilizado por distintos abordajes (p. ej. genético, anatómico y cognitivo) en la búsqueda de explicaciones concordantes acerca de la evolución de un rasgo (está claro que un planteamiento de este tipo sólo puede ocurrir en el terreno de la teoría sintética, donde los procesos de selección dirigen el cambio evolutivo). Por ejemplo, el éxito de los chimpancés y orangutanes, así como el fracaso de los gorilas, de los gibones y de los macacos en la prueba de la marca permitió que Gallup (1991) ubicara el origen del autorreconocimiento en el espejo en el antecesor de humanos y grandes simios y que tuviera que dar una explicación barroca acerca del fracaso de los gorilas⁷⁶. La segunda columna es que la secuencia de los cambios particulares ocurridos durante la evolución imprime ciertas características distintivas a un rasgo evolucionado, tanto restrictivas como permisivas en el sentido gouldiano de causa directriz (Gould 2002:1026). Con esto, el establecimiento de las relaciones filogenéticas encaminaría inicialmente la identificación de un paralelismo y eventualmente la definición de éste en términos de su causalidad (Gould 2002: 1061-1089). Esto es, la distinción de su origen: ya sea por homoplasia de convergencia, ni más

⁷⁶ Para una explicación más precisa, véase en apartado 2.1.2.3.1 en la página 40.

ni menos, como lo que habría ocurrido con el “pulgar del panda”, un órgano funcionalmente similar a un pulgar primate que resultó de una ruta evolutiva completamente diferente (Gould 1980/1994); o bien por homología de retención por ancestría común. En resumen, las relaciones filogenéticas proveen el contexto para la prueba de la hipótesis que se trabaja en esta investigación, así como para la discusión de sus resultados.

En términos de su sucesión, las derivaciones filogenéticas ocurridas entre los géneros vivos de la súper-familia *Hominoidea* están bastante bien acordadas, ya que varios autores con distintos abordajes convergen en una sola secuencia que inicia con la derivación de la familia *Hylobatidae* y luego continúa ordenadamente con las de los géneros *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* y *Homo*. No obstante, Feagle (2013:166) señaló claramente la persistencia de una discusión sobre esto. En efecto, hasta bien entrado el 2011, un grupo de autores seguían defendiendo la idea de que *Homo* podría estar más emparentado con *Pongo* que con *Pan*. En una serie de trabajos recientes que iban contra la corriente predominante, un par de ellos presentaron sus alegatos (por ejemplo, en Grehan 2006, Grehan y Schwartz 2009). Fundamentalmente, sostuvieron que los resultados dependen de los rasgos que se incorporen en el análisis y que, con la información que tenían disponible, tanto sobre los aspectos morfológicos, moleculares y conductuales, como sobre los paleoantropológicos y paleogeográficos (véase una revisión extensa que incluye carácter por carácter en Grehan 2006), era necesario replantear el clásico árbol filogenético que implica a *Pan* y *Homo* como grupos hermanos. Sinceramente, los argumentos de estos heterodoxos autores me parecieron bastante convincentes, pero también me quedó claro que, a la fecha, prevalece la “hipótesis del chimpancé” (*versus* la “hipótesis del orangután”). Entonces, decidí utilizar la filogenia más aceptada, donde una rama familiar se va bifurcando y, eventualmente, va dando lugar sucesivo a los géneros *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* y *Homo* (véase la Ilustración 12 en la página 134).

La discusión sobre la estructura de las relaciones filogenéticas de los homínidos se puede transportar a su escalamiento temporal. Efectivamente, en las décadas pasadas, los datos moleculares sugerían que la distancia que hay entre los humanos y los chimpancés era más corta que la hay entre estos últimos y los gorilas (así lo mencionaron, por ejemplo, Perelman *et al.* 2011), mientras que los datos morfológicos mostraban que la distancia

que separa a *Homo* de los demás géneros era mayor que cualquier otra (véase, por ejemplo, Collar y Wood 2000). Por un tiempo, esta discrepancia fue motivo de debate. Algunos especialistas incluso alegaron que ninguna de las hipótesis existentes acerca de la filogenia humana podría ser fehaciente (Collard y Wood 2000). Aún así, en años más recientes los expertos parecen estar acordando que ninguno de los dos aspectos supera al otro, sino que las discrepancias son aparentes y dependientes tanto de los supuestos con los cuales se aplica una técnica, como de la evolución particular que ha sufrido el rasgo que se está analizando. Concretamente, la filogenia de los homínidos construida con un centenar de rasgos morfológicos tratados como tipos ordenados produce un cladograma que no coincide con los que se construyen con los datos moleculares; en cambio, cuando esos rasgos se tratan como tipos no ordenados se obtiene un cladorama congruente con los datos moleculares (Tornow y Skelton 2011).

Logré reunir 13 estudios publicados sobre la taxonomía y las relaciones filogenéticas de los homínidos vivos en los que aparece una estimación de los millones de años transcurridos desde la bifurcación de un supuesto antecesor común o nodo ancestral hasta nuestros días (véase un resumen en la página 116). Sin embargo, ninguno de esos estudios implicó simultáneamente a las siete especies. Entonces, me decidí por el cronograma proveniente de consensensus Tree_10kTrees_Primates_Version3 (171 especies), bajo el supuesto de que los criterios utilizado para obtención tengan una base sólida (véase la Ilustración 18 en la página 140).

4.1.2 El grado de neotenia

Gould (1977) ubicó a la neotenia como uno de los procesos de cambio en los lapsos de las etapas ontogenéticas que pueden ocurrir durante la evolución orgánica. Esta heterocronía provoca pedomorfosis, o sea que la forma de un rasgo en un adulto de la especie descendiente asemeja a la que tenía en un joven de la antecesora. Él notó que de entre los procesos de cambio que ocurren entre la ontogenia antecesora y la descendiente, los neoténicos no son los únicos que dan este resultado. De hecho, señaló que la progénesis también puede resultar en pedomorfosis. Según juzgó, lo que las distingue es el modo implicado en tal cambio: la pedomorfosis neoténica resulta de un retardo en desarrollo del descendiente en relación con el del antecesor; mientras que la progenética lo hace de una aceleración de la maduración. Esta definición implica que las afirmaciones sobre la neotenia como característica constitutiva de los humanos, deben

añadir pruebas comparativas que indiquen que la pedomorfosis resultó de un retraso en el inicio de una de las etapas de desarrollo en el descendiente en comparación con lo que ocurría en el antecesor. Claramente, no es tarea fácil ubicar varios puntos sucesivos de la ontogenia de las especies antecesora y descendiente en un plano de referencia simultánea a forma, tamaño y ajuste temporal (Gould 1977, véase el apartado 2.2.2 de la introducción en la página 58). Aún así, con uno que otro truco metodológico, diversos autores se han abocado al establecimiento de las heterocronías en la rama homínida. Al principio yo esperaba que los diferentes abordajes disciplinares hubieran dado resultados coincidentes, pero una breve investigación sobre el tema mostró claramente que los distintos abordajes pueden dar resultados diferentes o, a veces, incluso contradictorios. En efecto, en muchas ocasiones la neotenia humana que Gould (1977, 2001) defendió también ha sido atacada (por ejemplo, Bogin 1997). En este sentido, concuerdo con la resolución de Klingenberg (1998) de que las contradicciones pueden derivar de diferencias tanto metodológicas como conceptuales entre las investigaciones correspondientes.

El problema metodológico, aparece cuando se comparan dos trabajos que utilizan las mismas mediciones. Por ejemplo, Shea (1983) comparó diversas mediciones del cráneo que obtuvo de más de 300 animales de *Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes* y *P. paniscus* en diferentes etapas dentales con un método muy similar al que fuera propuesto por Gould (1977). Con ello pudo describir diferencias alométricas en la proporción de la bóveda, la posición relativa de la apertura nasal, la forma de la región de la nuca y la yuxtaposición de la región facial. Esto le dio pie para sugerir que los gorilas parecían ser unos chimpancés que habían crecido durante más tiempo (hipermorfosis por prolongación del tiempo de crecimiento). Asimismo, para las tres especies interpretó que los machos aparentaban un crecimiento más veloz que el de las hembras (hipermorfosis por aceleración de la tasa de crecimiento). Berge y Penin (2004) usaron un análisis tridimensional para comparar los cráneos de 50 individuos de *Pan troglodytes* y otros tantos de *Gorilla gorilla* en diferentes etapas dentales. Si bien la fuente de datos fue similar a las de Shea (1983), ellos, en cambio, describieron un proceso de hipermorfosis por tasa (aceleración) para explicar las diferencias de tamaño entre gorilas y chimpancés, así como de hipermorfosis por tiempo (prolongación) de los machos en relación a las hembras gorilas. Ellos alegaron que su interpretación difiere de la de Shea (1983) debido a las diferencias en los métodos:

A precise comparison with Shea (1983a, b) is rather difficult due to differences in methods. For example, the gorilla protrusive nose is described as a local shape differentiation related to departures from common growth trajectories; here it is calculated as a nonallometric discriminant trait (Fig. 5), which is basically equivalent from a descriptive viewpoint.

Berge y Penin 2004:133

El problema conceptual, en cambio, se hace evidente de dos formas. La primera fue señalada por Gould (2000) en términos de la confusión que ha habido en el concepto de heterocronía. Según él, el término heterocronía debe ser usado para describir los deslizamientos en el ajuste temporal de formas y rasgos, mientras que algunos autores lo han usado para describir las tasas y los ajustes temporales que causan dichos deslizamientos. Por eso, insiste en que haya alegatos contradictorios sobre la forma paedomórfica del cráneo humano, uno que avala un proceso neoténico y el otro que, de manera opuesta, fundamenta el fenómeno opuesto de hipermorfosis. La segunda manera en que se hace aparente el problema conceptual es con las definiciones de los rasgos a la luz de la evolución en mosaico porque impide tener precisión cuando se refiere a áreas funcionalmente tan grandes y complejas como la región del cráneo de los homínidos. En otras palabras una posibilidad para resolver este problema sería reducir las áreas que se comparan (por ejemplo, de acuerdo con una identificación funcional). Esta estrategia ya ha dado resultados. Por ejemplo, aunque no haya habido indicios de heterocronía en la comparación alométrica de la corteza frontal entre los cuatro géneros de homínidos (Semendeferi *et al.* 2002), la revisión de Rilling dio otros resultados. Él

- a) Ratificó la variación en el tamaño absoluto del cerebro (concretamente: 97.5cc en los hilobátidos, 316.7cc en los grandes simios y 1251.8cc en los humanos) y la grandeza alométrica del cerebro humano (Rilling 2006:66-68).
- b) Puntualizó que el tamaño de ciertas estructuras importantes del cerebro de los primates (incluyendo a bulbo olfatorio, paleo-corteza, médula, mesencéfalo, septo, hipocampo, esquizo-corteza, estriado y neo-corteza) depende en un 96% del tamaño del cerebro.
- c) Describió un incremento en el tamaño de la corteza cerebral de chimpancés y humanos (Rilling 2006:71-72).
- d) Según lo esperado por el incremento en el tamaño de la corteza cerebral, encontró un aumento del cerebelo de simios y humanos en relación con el de los otros antropoides, el cual está particularizado en el tamaño de sus hemisferios y en la aparición de la parte ventro-lateral del núcleo dentado. Aún más, en comparación con los grandes simios, los humanos exhibimos un ulterior incremento en el tamaño de tal parte del nuclear, que es concurrente a una reducción del cerebelo

completo relativa al tamaño de la corteza cerebral. Curiosamente, en los orangutanes el cerebelo también es menor que lo esperado (Rilling 2006:69-71).

- e) Especificó que el índice de girificación⁷⁷ de las regiones más rostrales del cerebro humano (la corteza pre-frontal) es mayor que lo esperado con base en el tamaño del cerebro, aunque los lóbulos frontales no sean más grandes de lo esperado para un hominoideo de nuestro tamaño, sino que incluso podrían ser más pequeños (Rilling 2006:73). Además, desde el aspecto celular también hay indicios de que la ramificación dendrítica es mayor en la corteza pre-frontal de humanos que en la de macacos y marmosetas, mientras que en las cortezas temporales y occipitales es igual.
- f) Notó que la corteza occipital del cerebro humano es alométricamente más pequeña que lo esperado para un primate del mismo tamaño (Rilling 2006:74).
- g) Señaló que la comparación alométrica del volumen de los lóbulos parietales en los antropoides indica que la corteza temporal humana también ha sufrido un incremento relativo, especialmente en la materia blanca (Rilling 2006:74).

Este análisis, en principio, hace evidente que en su aspecto anatómico el cerebro ha sufrido diversos cambios en el linaje primate. Específicamente: el cerebro como un todo se ha ido incrementando en las sucesivas derivaciones que condujeron al ser humano, pero esta evolución ha ocurrido en mosaico: en la rama homínida parece haber habido un incremento importante en el cerebelo, además de la diferenciación de una estructura en su núcleo dentado; el cerebro del antecesor común de chimpancés y humanos parece haber incrementado el tamaño de su corteza; y el cerebro humano se ha incrementado evolutivamente en la parte ventro-lateral del núcleo dentado del cerebelo, así como en las cortezas pre-frontal y temporal. Desde su aspecto funcional, estas zonas del cerebro modularmente pueden reunirse en redes neuronales asociadas discretamente con algunas capacidades cognitivas generales que revisaré más adelante. Por ello cabría esperar cierta heterocronía en el desarrollo de los distintos grupos taxonómicos que se comparan. En este sentido, hay pruebas alentadoras. Por ejemplo, con respecto a la cualidad neoténica de estas zonas del cerebro, desde el aspecto molecular, Somel *et al.* (2009) analizaron los niveles de expresión genética en la corteza pre-frontal dorso-lateral de 14 humanos y 14 chimpancés, usando como grupo externo a 9 macacos rhesus y cubriendo todas las etapas de la ontogenia postnatal. Entre sus resultados más relevantes están los que refieren a la comparación entre la expresión de esos genes en humanos y en chimpancés. En particular, lograron describir cuatro formas de desplazamiento de la expresión genética durante el desarrollo, definidas de acuerdo con la correspondencia

⁷⁷ El índice de girificación se calcula como la proporción de superficie cortical expuesta entre la superficie cortical total (o sea, que incluye la superficie de la corteza plegada formando los surcos).

entre los niveles de expresión en los individuos de cierta edad y de cierta especie: a) neotenia humana, la expresión en humanos mayores corresponde a la de chimpancés menores; b) aceleración humana, la expresión en humanos jóvenes corresponde a la de chimpancés mayores; c) aceleración del chimpancé, la expresión en chimpancés jóvenes corresponde a la de humanos mayores; y d) neotenia del chimpancé, la expresión en chimpancés mayores corresponde a la de humanos menores. De los 3075 genes que se expresaron en las tres especies, sólo pudieron asignar a una de estas categorías a 299 genes de manera fiable. De estos, el 62% cayó en una de las tres últimas categorías en proporciones iguales (del 15 al 20%) y el 38% restante en la categoría de neotenia humana. Ellos atribuyeron sus resultados a un desplazamiento neoténico en la expresión genética durante la maduración posnatal de la corteza prefrontal. Además, probaron que este desplazamiento se incrementa durante la adolescencia, un período en el cual hay una reorganización cortical caracterizada por un decremento en el volumen de la materia gris. No obstante lo alentador que resulta, este tipo de análisis no se ha hecho para comparar a todos los grupos taxonómicos que pretendo estudiar aquí. De hecho, hasta donde sé, no existen todavía comparaciones cruzadas entre las siete especies de homínidos que distinguimos taxonómicamente en la actualidad con un sólo método de comparación y una sola medición de un mismo rasgo. Por otra parte, los humanos siguen una trayectoria ontogenética en la morfología de la región cráneo-facial distinta a la de varios grandes simios, incluso antes del nacimiento (Mitteroecker *et al.* 2004). De este modo opté por hacer una inferencia a partir de las pruebas disponibles. Cabe aclarar que esto implicó que el ordenamiento que ofrece la variable resultante no alcanza a todas las especies simultáneamente, un problema que afecta el análisis conjunto de los datos. En todo caso, hasta ahora puedo afirmar que la expresión genética en la corteza prefrontal humana es neoténica en relación a la de los chimpancés (Somel *et al.* 2009). El neurocráneo de los bonobos es neoténico en relación al de los chimpancés (Lieberman *et al.* 2007). El cráneo humano, concretamente en sus partes relacionadas con la encefalización, es neoténico con respecto al del chimpancé, ya que su crecimiento es retardado en términos de magnitud de los cambios (covariación forma-tamaño) y de forma sola; sin embargo su crecimiento también involucra un cambio en la velocidad de crecimiento antes de la erupción del primer molar (Penin *et al.* 2002). La conducta de compartir alimento es más neoténica en los bonobos que en los chimpancés (Brosnan 2010). Con respecto a las diferencias sexuales en la morfología del cráneo en todas las especies de hominoideos estudiadas, parece claro que estas se deben a un proceso

hipermorfosis de tiempo de los machos en comparación con las hembras (o sea, que los machos tienen un periodo más extenso de crecimiento que las hembras) o a un proceso de hipermorfosis de tasa (en gorilas: Shea 1983, Berge y Penin 2004; en chimpancés, bonobos y gorilas: Shea 1983). No tengo referencias precisas para los orangutanes. Sin embargo, cabe señalar que al leer los estudios tuve la impresión de que la neotenia en los rasgos de los hominoideos no ha sido estudiada como un proceso independiente de la filogenia. Por tanto, los autores no reparan en indicios de que el orangután, de hecho, podría ser más neoténico que el bonobo, como el dato de que la sutura craneal sea retardada en el primero en comparación con el último (Uchida 1992 citado en Leigh y Shea 1995:49). Con ello, hasta ahora, el ordenamiento de más neoténico a menos neoténico quedaría así: *Homo sapiens*, *Pongo spp.*, *Pan paniscus*, *P. troglodytes* y, finalmente, *Gorilla spp.* (véase la Tabla 2 en la página 117).

Para evitar los problemas de las diferencias conceptuales entre los autores que fueron señaladas por Gould (2000), llamé a la variable grado de neotenia relativo entre las especies de homínidos vivos y solamente usé los datos que hacían referencia explícita a un proceso de neotenia en una especie con respecto de otra. Además, usé los datos de todos los aspectos relacionados con la región del cráneo que encontré, los cuales en su mayor parte son morfológicos, pero también incluyen uno molecular y otro conductual.

4.1.3 El tiempo del desarrollo reproductivo

La heterocronía neoténica de una especie se caracteriza por un retraso en el desarrollo o en el inicio de una etapa ontogenética en relación con lo que ocurría ancestralmente. Diversos autores sostienen que el inicio de la etapa reproductiva humana se retrasó debido al alargamiento del período juvenil (por ejemplo, Gould 2000, o Bogin 2009). La medición más precisa para abordarlo es el periodo de crecimiento independiente (por ejemplo, véase Bogin 2009, Hawkes *et al.* 1998). En las especies de mamíferos, generalmente esta variable se aproxima sustrayendo la edad en que ocurre el destete de la edad de la hembra en la primera reproducción (por ejemplo, véase varios de los capítulos del libro editado por Lee en 1999). Al tratar de construir esta variable para las siete especies de homínidos, no encontré todos los datos necesarios. Por eso, decidí hacer una variable que refleja el promedio por especie de la edad en que las homínidas llegan a su primera reproducción. En la Tabla 3, en la página 118, resumí la recopilación del promedio de edad en años de las hembras de una especie en la primera reproducción.

4.1.4 Autorreconocimiento en el espejo de los homínidos vivos

En el apartado 2.1.2.3.1, en la página 44, defino qué es el ArE y reseño las técnicas que se utilizan para determinar el éxito o el fracaso de un individuo en tal prueba. En la Tabla 4, en la página 119, presento un resumen de estas investigaciones en las especies de homínidos vivos.

La construcción de esta variable tampoco estuvo exenta de problemas: a) algunos homínidos que han sido evaluados con la prueba de la marca o alguna de sus modificaciones no fueron identificados hasta el nivel de especie; b) dos especies, *Gorilla berengei* y *Pongo abelii*, simplemente no están representadas; y c) la mayoría de los estudios en animales se hicieron con adultos, mientras que los estudios en humanos se hicieron con niños. Para evitarlos no consideré a los animales no identificados en el nivel de especie, el problema de comparar a las especies en diferentes edades, sólo considero los resultados de los mayores de cuatro años. De este modo la variable queda conformada (véase la Tabla 5 en la página 122).

4.1.5 Las capacidades lingüísticas

La idea de que los humanos podamos comunicarnos con otros animales es inmemorial y ha persistido hasta nuestros días⁷⁸. También son muy antiguos los registros de las habilidades comunicativas de los grandes simios y la idea de que estos puedan ser enseñados a hablar o a hacer signos. Por ejemplo, en el diario de Pepys⁷⁹, en la entrada de agosto de 1661 se puede leer:

At the office all the morning and did business; by and by we are called to Sir W. Batten's to see the strange creature that Captain Holmes hath brought with him from Guiny; it is a great baboon, but so much like a man in most things, that though they say there is a species of them, yet I cannot believe but that it is a monster got of a man and she- baboon. I do believe that it already understands much English, and I am of the mind it might be taught to speak or make signs.

Pepys 1661

Los registros indican que esta idea empezaba a formalizarse en un propósito desde principios del siglo XX. De hecho, parece haber sido idea de Witmer⁸⁰, quien según

⁷⁸ Baste con hacer referencia a la novela intitulada *The story of Doctor Doolittle* de Hugh Lofting publicada en 1920, que en 1998 fue llevada a la pantalla grande con Eddie Murphy representando al carismático doctor.

⁷⁹ Samuel Pepys (véase el apartado 10 en la página 174).

⁸⁰ Lightner Witmer (véase el apartado 10 en la página 174).

Thomas (2009) la habría transmitido Furness⁸¹. En efecto, Furness parece ser el primero en intentarlo, tanto con un orangután que había conseguido al Sur de Borneo en febrero de 2009 y que, según Savage-Rumbaugh *et al.* (1993), vivió cuatro años y ocho meses, como con un chimpancé hembra, procedente del laboratorio de Witmer, la cual, según el mismo Furness, no quiso ser educada. Su motivación fue la siguiente:

If deaf, dumb and blind children have been taught by beings they could not see to use language they could not hear would one not be justified in an earnest endeavor to teach the higher apes with faculties and senses alert and with traditional powers of imitation, to do the same to a limited degree?

Furness 1916:281

Con esa meta entrenó durante seis meses a su orangután para que dijera “Papa”, repitiéndole la palabra y moviéndole los labios como si simulara su propia articulación, incluso frente a un espejo. Observó que su orangután podía entenderlo cuando él hablaba: “[...] I had merely to say “What is the funny sound you make when you are frightened?” (Furness 1916:282) y reconoció que los simios, sobre todo los orangutanes, usan los labios para hacer diferentes sonidos. Por ejemplo, explicó con detalle que su orangután hacía un sonido “similar a un beso exagerado y prolongado seguido de un gruñido de expiración e inspiración” (Furness 1916:282) para indicar su emoción de aprehensión o alerta. Además, juzgó que su chimpancé parecía entender ése significado, aunque no hiciera el sonido por sí mismo. Sin embargo, en general, concluyó que si atisbamos algo de lenguaje en estos animales, éste está restringido a unos pocos sonidos con un significado emocional importante, por lo que expresó una dificultad para conseguir su objetivo:

[...] I found the first difficulty to be overcome in both the orang and the chimpanzee is their lack of use of lips and tongue in making their natural emotional cries.

Furness 1916:282

También el mismo Witmer hizo su intento con un chimpancé llamado Peter, que consiguió después de haber visto un espectáculo donde el animal “actuaba” (Thomas 2009). Al parecer este destacado psicólogo exageró un poco sus resultados:

In 1910, Witmer announced that he believed Peter to be the mental “missing link” that Darwin and so many other evolutionary scientists had sought after (A Monkey With a Mind, 1910).

⁸¹ William Henry Furness III (véase el apartado 10 en la página 174).

La intriga que provocaron estos grandes simios estaba en todas las esferas sociales, donde, según se quiera, provocó gran empatía, o bien, ironía:

Dicho con toda sinceridad, por más que me guste emplear imágenes para estas cosas, dicho con absoluta franqueza: ¡Su condición simiesca, señores, en el caso de que tengan algo similar a sus espaldas, no les puede ser más extraña que a mí la mía!

Kafka 1917/2011:8

En tiempos más recientes, los estudios acerca del alcance de la capacidad mental de los grandes simios para la comunicación cambiaron y se diversificaron. Entre estos, sobresalen algunos casos. A continuación ejemplifico esta línea de investigación a partir de los resultados que se obtuvieron en algunos casos.

4.1.5.1 Los casos individuales

4.1.5.1.1 Joni (1913)

Se trata de un chimpancé macho, quien fue adoptado por Nadesha Kohts cuando tenía un año y medio de edad. Joni vivió como un niño humano hasta los cuatro años y logró emitir 25 sonidos que, según Kohts, eran signos (Hillix y Rumbaugh 2004).

4.1.5.1.2 Gua (1930)

Gua fue un chimpancé hembra, quien fue criada en la casa Kellog junto con el hijo de la pareja. Nació el 15 de noviembre de 1930 en La Habana y fue donada unos meses después (el 13 de mayo de 1931) al laboratorio a cargo de Yerkes. El proceso de enculturación inició cuando ella tenía siete y medio meses de edad y terminó cuando tenía un año y medio, momento en que fue regresada al cargo del célebre investigador. Poco después, el 21 de diciembre de 1933, murió de una enfermedad que le afectó el sistema respiratorio. Cabe señalar que el matrimonio Kellog no trató propositivamente de enseñar a Gua a hablar; aun así, a los 13 meses y medio, Gua mostró que era capaz de responder adecuadamente a cerca de 58 solicitudes o instrucciones, aunque no haya reproducido ninguna (Kellogg *et al.* 1933/Facsímil 1967; Savage-Rumbaugh *et al.* 1993)⁸².

⁸² El lector puede ver una filmación de este proceso en el video intitulado *The Kelloggs, Donald, and Gua* que fue subido a YouTube por J. Patrick Malone, en la liga: <http://www.youtube.com/watch?v=ta4wjUh8AQ4>.

4.1.5.1.3 Viki (1949)

Viki fue un chimpancé hembra, quien fue criada por el matrimonio Hayes. Este simio nació durante 1949 en el laboratorio a cargo de Yerkes y vivió con su familia adoptiva desde que tenía unos cuantos días de nacida (Hayes y Hayes 1952:450; Maestriperi 2003:399). Hasta los cuatro meses de edad, balbuceaba; pero después, dejó de hacerlo. Probablemente esto haya alentado a los Hayes en el intento de enseñarle a hablar, moviéndole la mandíbula y los labios para ayudarle a pronunciar. Viki fue capaz de producir cuatro sonidos roncós cuando tenía dos años y medio de edad que los Hayes percibieron como “mama” y “papa”, “cup”, y “up” (Hayes y Hayes 1951; Hayes 1951)⁸³. Al principio, ella no daba el significado adecuado a esas palabras, pero con entrenamiento pudo usarlas en contexto. No obstante sus esfuerzos, el matrimonio reconoció que el habla no era para Viki:

On the other hand, she is less vocal: while the human child commonly keep up an almost continual stream of chatter –with or without meaning, Viki is silent. She babbled a little during her first year, and at present [three years old] she occasionally devotes a few minutes to rather stereotyped vocal play: but she gets only a small fraction of the practice which provides background for the human child’s most distinctive accomplishment –language.

Hayes y Hayes 1951:106

Aun así, los investigadores destacaron las capacidades cognitivas del ejemplar:

Viki *general* intelligence has developed at about the same rate as that of a human child, and is now about the normal three-year-old level. She performs with appropriate skill on such test [IQ for human children] items as form boards, pegboards, picture puzzles, block piling, and buttoning. However, most intelligence tests include a large number of items which depend on the child’s ability to use language –either directly as in a question-answer situation, or indirectly, as where materials must be manipulated in accordance with relatively complicated verbal instruction. Viki fails completely on most such tests of verbal intelligence

Hayes y Hayes 1951:107

Más adelante, se publicó un trabajo de anatomía comparada que explicó la ineficacia de estos esfuerzos, por lo menos en parte. En éste se mostraba que el aparato de producción del habla en los seres humanos es distinto de aquél de los primates no humanos, ya que ninguno de estos tiene un conducto supralaríngeo que desemboque en la faringe como el del humano adulto (Negus 1949 citado en Lieberman 1973/tr.1976:153). Unos años más tarde, Falk (1975) profundizó en la anatomía comparada de los aparatos que, en

⁸³ El lector puede ver una filmación de este caso en el video intitulado que fue subido a YouTube por J. Patrick Malone, en la liga: Comparative developmental psychology - 4: Imitation <http://www.youtube.com/watch?v=BRECEuDO06g>.

humanos, son fonadores, y destacó, por ejemplo, las peculiaridades de la epiglotis humana. En un trabajo mucho más reciente se publicó un diagrama muy ilustrativo, que me permito reproducir (véase la Ilustración 14 en la página 136).

Probablemente estos hallazgos hayan provocado los cambios en las técnicas de enseñanza que cambiaron esta línea de investigación. Algunos científicos intentaron usar un lenguaje de signos, específicamente el *American Sign Language* que se basa en la posición de las manos para representar palabras. Entre ellos, por ejemplo, Allen Gardner y Francine Patterson. Otros utilizaron piezas de plástico, concretamente los *tokens*, que representan palabras. Tal fue el caso de David Premack. Otros más, como Duane Rumbaugh, utilizaron *lexigramas* con la misma finalidad. Las justificaciones lingüísticas que presentaban los investigadores para sostener los cambios que introducían en dicho campo de investigación van más allá de mi intención, por lo que las dejé de lado. A continuación reseño con cierto detalle veinticinco casos que resultaron relevantes para cumplir con el objetivo de construir una variable de las capacidades lingüísticas de los grandes simios enculturados con el número de lexemas promedio que los ejemplares de una especie lograron aprender. Si el lector no se siente atraído por los detalles biográficos de estos primates ilustres, puede pasar directamente al final de este apartado, donde encontrará una tabla que recoge los datos que utilicé.

4.1.5.1.4 Lucy (1964)

Lucy fue un chimpancé hembra que vivió con la familia Temerlin (en la familia había un niño, Steven), bajo la tutela del investigador Roger Fouts (Fouts *et al.* 1989), quien le enseñó el ASL desde que tenía cinco años de edad, entre 1969 y 1970. Según Fouts (1997/tr.1999), Lucy aprendió alrededor de 140 signos, pero según Hillix y Rumbaugh (2004) sólo aprendió 100. Su historia es, en verdad, trágica. Ella nació en 1964 y empezó a vivir con su familia adoptiva a los pocos días de edad. Una revista estadounidense bastante popular publicó un artículo en el que se describía la vida de Lucy: que si bebía alcohol, que si tenía una mascota, que si se masturbaba...

Cuando Lucy tenía 12 años su comportamiento se volvió incontrolable y fue mandada a un centro de rehabilitación en Gambia, donde murió violentamente en 1987. Transcribo aquí una muestra del tipo de conversaciones que, según Fouts (1997/tr.1999) sostenía con Lucy:

Fouts: ¿Qué eso?
Lucy: ¿Qué eso?
Fouts: Tú sabes. ¿Qué eso?
Lucy: Sucio sucio.
Fouts: ¿De quién sucio sucio?
Lucy: Sue. [El nombre de una alumna de Fouts, entonces Sue Savage, ahora Sue Savage-Rumbaugh.]
Fouts: Eso no Sue. ¿De quién eso?
Lucy: Roger [El nombre de pila de Fouts]
Fouts: No. No mío.
Lucy: Lucy sucio sucio. Perdón Lucy.

Otros investigadores intentaron otras técnicas, que no involucran el ASL.

4.1.5.1.5 Washoe (1965)

Washoe también fue un chimpancé hembra. Este ejemplar nació libre en la República de Ghana. Fue criada por el matrimonio Gardner desde que tenía entre ocho y 14 meses de edad en una casa-remolque. Se trataba de “un ambiente interesante”, pero no familiar. Esto es, Washoe vivía allí y varias personas se turnaban para procurarle los cuidados necesarios. Todos ellos solamente empleaban lenguaje de signos, risa y gritos de placer o disgusto. Según los investigadores, el aprendizaje de Washoe no implicó condicionamiento, puesto que no se le premiaba con alimento cuando hacía un signo correcto; no obstante, en esas situaciones se le estimulaba como a un infante humano con diversas demostraciones de aprobación. En el período comprendido entre junio de 1966 y 1970 (51 meses) los Gardner y otros investigadores hicieron muchos experimentos con Washoe. Según Maestriperi (2003:399) a los dos años utilizaba 34 signos y a los tres usaba 83; no obstante, según Hillix y Rumbaugh (2004) a esa misma edad usaba 85. Linden (1974 citado en Gallup 1977) aseguró que cuando Washoe se encontró con otros chimpancés, se refirió a ellos como “bichos negros”. Según los investigadores que la criaron, Washoe usaba un lenguaje de signos con nombres, verbos, adjetivos, adverbios y preposiciones, hacía frases con una clara estructura sintáctica y transfería espontánea y adecuadamente el significado de los signos a otros contextos (Gardner *et al.* 1989). Sin embargo, otros investigadores no fueron tan benevolentes con las capacidades lingüísticas de Washoe. En efecto, si bien aceptan que mostró combinaciones originales como “*open food drink*”, implicando “abre el refri”, no conceden que sus frases hayan tenido una estructura (Terrace *et al.* 1979, Maestriperi 2003). Cuando los Gardner terminaron su proyecto, Roger Fouts empezó a trabajar con Washoe. En ese momento también fue expuesta al lenguaje hablado. Me parece relevante señalar que Washoe tuvo

un “hijo adoptivo”. Se trata de Loulis (véase el apartado 4.1.5.1.22 en la página 104), quien aprendió a signar y otras actividades, como tender una cama, de Washoe. Washoe murió el 30 de octubre de 2007.

El proyecto de los Gardner con Washoe tuvo mucha influencia, ya que pocos años después había varios equipos de investigadores usando alguna forma lingüística para interactuar con algún gran simio. De hecho, Hillix y Rumbaugh (2004), formalmente, la consideran el primer “signing ape”.

4.1.5.1.6 Booe (1967)

Booe fue un chimpancé macho, nacido en cautiverio. A muy temprana edad sufrió una cirugía importante (una callosotomía). El proceso de su enculturación con la familia Schneider y bajo la tutela de Roger Fouts duró hasta que tenía 30 meses de edad, aunque fue estudiado lingüísticamente hasta 1982. Lo que es más, después de un tiempo se hizo un estudio de memoria a largo plazo de los signos del ASL (Brooks 2012). Aprendió 40 signos (Fouts 1997 y Mills 1997/tr.1999, Miles 1978). Booe murió en 2011.

4.1.5.1.7 Sarah (1967)

Sarah fue un chimpancé hembra quien nació en África durante 1962. En 1968 inició su entrenamiento lingüístico bajo la tutela de David Premack, aunque su principal entrenadora fue Mary Morgan, quien le enseñó a utilizar figuras de plástico imantadas que se podían disponer a voluntad en un pizarrón metálico. La idea era un lenguaje con una estructura lógica no semántica, en la que por ejemplo, los verbos se distinguían de los sustantivos por la forma. Según el investigador, cada pieza significaba una palabra (algunas sustantivos, otras verbos, condicionales, etcétera) y una secuencia vertical de éstas conformaba una oración (véase la Ilustración 15 en la página 137) (Premack 1971/tr.1976). Así, Sarah aprendió preguntas, negaciones, pertenencia a clases, entre otras cosas (Premack 1971/tr.1976:122).

Sarah adquirió un vocabulario de 130 términos, que usaba correctamente entre el 75 y el 80% de las veces –una capacidad lingüística comparable a la de un niño de dos años y medio (Premack y Premack 1983, Hillix y Rumbaugh 2004).

4.1.5.1.8 Bruno (1968)

Bruno, un chimpancé macho fue uno de los animales con los que trabajó Roger Fouts (Rivas 2003), por lo que fue entrenado lingüísticamente con lenguaje de signos. En total aprendió 36 signos (Rivas 2003:29). Al parecer tenía una habilidad especial en comparación con otros chimpancés para entender el lenguaje humano hablado. Él y Booe “conversaban” mediante los signos, particularmente sobre alimento.

4.1.5.1.9 Ally o Ali (1969)

Se trata de un chimpancé macho. Fue uno de los animales del grupo que estudiaba Roger Fouts. A diferencia de los otros chimpancés, él fue criado en aislamiento. Sheri Roush fue quien lo entrenó en lenguaje de signos a partir de las palabras habladas que él entendía. Según Rivas (2003), aprendió más de 76 signos; según Bacon (2002) aprendió 90. Al igual que en el caso de Washoe, los estudios sobre las capacidades lingüísticas de Ally también fueron criticados por Terrace *et al.* (1979). Reitero que los críticos no niegan la capacidad de aprendizaje de los signos, sino la de combinarlos.

4.1.5.1.10 Lana (1970)

Lana es un chimpancé hembra que, en 1971, empezó a participar en un proyecto de Duane Rumbaugh (Savage-Rumbaugh *et al.* 1993). Ella nació en 1970. Su nombre hace referencia al proyecto de este investigador (Language Analog), que se basó en la utilización de un teclado de computadora en el que las teclas correspondían a palabras o lexigramas. Cuando el sujeto oprimía una tecla, ésta se iluminaba. Una secuencia correcta de teclas (por ejemplo, la “oración”: por favor, máquina, da, jugo, punto) ocasionaba que el aparato dispensara automáticamente lo requerido (siguiendo el ejemplo, jugo). Los investigadores podían usar un teclado que el aparato “traducía” para Lana iluminando los lexigramas correspondientes (véase la Ilustración 16 en la página 138).

Lana aprendió 100 lexigramas (Rumbaugh 1977 en Brooks 2012) y 20 años después, recordaba varios de estos (Maestriperi 2003:405). Según varios investigadores, Lana pudo inventar “frases” nuevas a partir de objetos sin lexigrama. El ejemplo de esto que dieron Hillix y Rumbaugh (2004) fue el de juntar el lexigrama de plátano con el de verde para designar a un pepino.

4.1.5.1.11 Matata (1970)

Matata es un bonobo hembra, quien nació libre en la República Democrática del Congo. Inició sus estudios de lenguaje cuando tenía 10 años, en el grupo de Sue Savage-Rumbaugh. Ha tenido varios hijos propios y es la madre adoptiva de Kanzi. Al parecer de varios investigadores (por ejemplo, Savage-Rumbaugh *et al.* 1986), Matata no fue una buena estudiante, aunque no encontré ninguna referencia al número de lexigramas que aprendió. Aún así es protagonista en esta historia, debido a su papel en la crianza de Kanzi (véase apartado 4.1.5.1.23 en la página 104).

4.1.5.1.12 Koko (1971)

Koko es un gorila hembra. Nació el 4 de julio de 1971 en el Zoológico de San Francisco. De hecho su nombre hace referencia a ese día histórico en Estados Unidos de América, ya que significa algo así como “niña de los fuegos artificiales” en suajili. Desde pequeña, Francine Patterson la enculturó y le enseñó lenguaje de signos. En 1978 Koko, cuando tenía siete años, usaba 375 signos (Patterson y Cohn 1978) y a la fecha usa 1000 (The Gorilla foundation 2014).

4.1.5.1.13 Moja (1972)

Moja es un chimpancé hembra. Nació el 18 de noviembre de 1972. A los pocos días, fue trasladada a un hogar humano. Bajo la tutela de Allen Gardner aprendió lenguaje de signos y hablado. Estuvo en este lugar hasta 1979, después pasó a formar parte del proyecto de Roger Fouts. Ella conversaba con Loulis y Washoe usando signos (Fouts *et al.* 1989). Durante su vida adquirió un signario de 168 (Gardner *et al.* 1989). Murió el 6 de junio de 2002.

4.1.5.1.14 Pili (1973)

Mi tocaya Pili fue un chimpancé hembra, nacida en cautiverio durante el año de 1973. Al poco tiempo fue reclutada por el equipo de Allen Gardner y entrenada lingüísticamente en el lenguaje de signos. Bacon (2002) indicó que tuvo un desempeño similar al de Moja y Tatu, por lo que debe haber alcanzado a aprender entre 140 y 168 signos, que da un promedio de 154.

4.1.5.1.15 Nim Chimpsky (1973)

Nim Chimpsky nació el 19 de noviembre de 1973. La investigación con este ejemplar inició cuando tenía dos semanas de nacido. Estaba a cargo de un equipo de

investigadores quienes sólo se dirigían a él con ASL. El ambiente de crianza simulaba al de un niño, con paseos por parque, actividades domésticas, etcétera. El simio logró utilizar alrededor de 130 símbolos, sin embargo, nunca produjo una frase u oración (Terrace *et al.* 1979). Al igual que la de Lucy, la vida de Nim fue trágica. Un documental reciente que se intitula *Project Nim* (Marsh 2011) narra esos hechos. Nim murió el 10 de marzo de 2000.

4.1.5.1.16 Michael (1973)

Se trata de un gorila de tierras bajas occidentales que fue capturado en libertad, cuando tenía dos años. Desde que el animal tenía tres y medio años, Francine Patterson lo enculturó y entrenó en lenguaje de signos y hablado junto a Koko. En 1981, a los doce años, su vocabulario tenía 110 signos (Patterson y Linden 1981). Además de que se señalaron sus dotes artísticas (véase la Ilustración 17 en la página 139), en la página web de la fundación gorila se indicó que hasta antes de su muerte, en 2000, Michael había logrado aprender alrededor de 500 signos (The gorilla foundation 2014).

4.1.5.1.17 Sherman (1973) y de Austin (1974)

En 1975, Savage-Rumbaugh inició un proyecto que involucraba simultáneamente a dos chimpancés macho que habían nacido en cautiverio, Austin y Sherman. Ella quería profundizar en el conocimiento de las contingencias ambientales que afectan el desarrollo cognitivo, socio afectivo y lingüístico. Más particularmente, con este proyecto intentó sobrepasar el escollo técnico que implica la interacción humana (en tanto que proporciona pistas a los animales) sin limitar la interacción social. Los dos chimpancés fueron entrenados para usar el teclado que usaba Lana⁸⁴. Sherman nació en 1973 y empezó a ser entrenado a los dos y medio años. Austin nació al año siguiente y empezó a ser entrenado al año y medio. Los chimpancés no fueron criados por humanos, sino que vivían en un grupo social; no obstante, me pareció conveniente citarlos aquí. Austin murió en 1998. La importancia de la investigación con estos dos animales radica en que permitió dar cuenta de los pasos que implica que un gran simio pase de las asociaciones condicionadas a las asociaciones simbólicas (Shanker y King 2002).

La investigadora a cargo la resume de esta manera:

⁸⁴ Se trata del LANA keyboard o Language analog keyboard (véase el apartado 4.1.5.1.10 en la página 162).

The work with Sherman and Austin demonstrated the following: (a) apes can comprehend symbols, but production does not lead spontaneously to comprehension; (b) in order to function "representationally," the symbols learned by apes must become decontextualized and freed for use in novel situations; (c) apes can use symbols to communicate with each other if they develop skills of joint attention and if their environment places a premium on cooperation; (d) apes can make informative statements regarding their intended future actions; and (e) referential comprehension and usage are prerequisites so the development of syntactic competence.

Savage-Rumbaugh *et al.* 1993:10

Ninguno de los textos que consulté hizo referencia al número de lexemas que utilizaron Austin y Sherman, por lo que no forman parte de la variable que construí con la información que resumo en este apartado.

4.1.5.1.18 Tatu (1975)

Tatu nació en cautiverio el 30 de diciembre de 1975. Fue hermanastra de Moja y Dar en la casa Gardner, donde fue enculturada y entrenada en ASL, aunque en 1981 pasó a formar parte del proyecto liderado por Roger Fouts (Hillix y Rumbaugh 2004). Al parecer mostró habilidades lingüísticas parecidas a las de Moja, ya que aprendió 140 signos (Rivas 2003).

4.1.5.1.19 Dar (1976)

Dar fue un chimpancé macho, quien nació el 6 de agosto de 1976. Fue hermanastro de Tatu y Moja en la familia Gardner, donde recibió entrenamiento lingüístico con lenguaje de signos y hablado. El vocabulario que alcanzó Dar fue de 122 signos (Rivas 2003).

4.1.5.1.20 Ai (1976)

En Japón, durante 1978, Matsuzawa, bajo la supervisión de Murofushi, inició una línea de investigación sobre la cognición de los chimpancés con un abordaje similar al de Rumbaugh, con el sistema de lexigramas de la universidad de Kyoto (Matsuzawa 2003). El primer chimpancé que estudió con este enfoque se llama Ai. Se trata de un chimpancé hembra de la subespecie *Pan troglodytes verus* que fue capturada en libertad en Guinea. Probablemente haya nacido en 1976, por lo que tenía casi dos años cuando inició su entrenamiento. El trabajo de Matsuzawa y sus colaboradores tiene mucha relevancia en el campo de investigación sobre la cognición animal, pero no es mi intención describirlo aquí. Cuando Ai tenía 19 años, usaba 84 símbolos o "palabras" (Matsuzawa 1996:198).

4.1.5.1.21 Chantek (1977)

Chantek es un orangután nacido a mediados de diciembre de 1977 en el *Yerkes Regional Primate Research Center* (Atlanta Fulton County Zoo 2014). Es un ejemplar híbrido entre *Pongo pygmaeus* y *Pongo abelii* (Lameira *et al.* 2013). Empezó a aprender signos del ASL cuando tenía 10 meses. En el periodo comprendido entre enero de 1979 y enero de 1986, o sea en un lapso de 10 meses, aprendió 115 signos, y el recuento final de los signos que usa es de 150 (por ejemplo, Miles 2004).

4.1.5.1.22 Loulis (1978)

Se trata de un chimpancé hembra que nació el 10 de mayo de 1978 en el *Yerkes Regional Primate Research Center*. En 1979 fue adoptada por Washoe (véase el apartado 4.1.5.1.5 en la página 98), de quien aprendió el lenguaje de signos: a los 29 meses, había aprendido 17 signos; a los 63, usaba 47; a los 73, 51; y, finalmente, a los 70, 114 signos (Fouts *et al.* 1989:25, Bacon 2002).

4.1.5.1.23 Kanzi (1980)

Kanzi es el primer bonobo estudiado lingüísticamente. Se trata de un espécimen macho, quien nació el 28 de octubre de 1980 en el *Yerkes Regional Primate Research Center*. Aprendió el lenguaje desde el regazo de su madre adoptiva, Matata (véase el apartado 4.1.5.1.11 en la página 100), durante las sesiones en las que se intentaba enseñarle a ésta.

Kanzi was first exposed to the use of symbols, gestures and human speech at the age of 6 months as he watched the interactions between his mother (Matata) and her keepers. Kanzi remained with Matata constantly until he was two and a half years old, and during that time attempts were made to teach Matata symbols. Importantly, no attempts were made to teach Kanzi symbols directly. Although Kanzi was allowed to observe Matata's training sessions, he was generally kept otherwise occupied as he tended to distract Matata's attention.

Savage-Rumbaugh *et al.* 1986:215

Kanzi es capaz de captar el orden de las palabras y comprender que las palabras pueden ser clasificadas en categorías, como acciones y objetos (Savage-Rumbaugh y Lewin 1996). Él utiliza de 125 a 150 lexigramas. Tiene una capacidad sorprendente en relación al desempeño lingüístico de otros grandes simios enculturados para entender el inglés hablado.

4.1.5.1.24 Mulika(1983)

Mulika es un bonobo hembra. Nació en 1983. Fue capaz de entender los lexigramas sin haberlos usado y a los 21 meses usaba 42 signos (Savage-Rumbaugh *et al.* 1986). El caso de Mulika fue utilizado para corroborar los hallazgos hechos con Kanzi: el aprendizaje espontáneo de ciertas habilidades lingüísticas en los grandes simios. El éxito de Kanzi y Mulika inspiró la creación de una nueva situación contextual para la investigación de las diferencias interespecíficas observadas hasta ese momento en el género *Pan* (véase los dos casos siguientes). No pude averiguar qué fue de Mulika porque desapareció de las referencias más recientes. Mi apuesta es que murió.

4.1.5.1.25 Panzee (1985)

Panzee o Panpanzee es un chimpancé hembra que fue criada por el equipo de Sue Savage Rumbaugh junto con la bonobo Panbanisha (ver el caso siguiente) para comparar las capacidades lingüísticas dentro del género *Pan*. Los casos de Austin y Sherman por un lado, y los Kanzi y Mulika por el otro, daban indicios de que los *Pan troglodytes* y los *P. paniscus* presentaban diferencias interespecíficas; sin embargo, los primeros habían sido entrenados, mientras que los segundos no. Por lo tanto, los investigadores pensaron que debían reevaluar estas diferencias manteniendo las condiciones de crianza iguales. Al igual que para los casos de Kanzi y Mulika, estas condiciones implicaban la inclusión en una cultura lingüística, más que el entrenamiento explícito. Según los investigadores Panzee alcanzó una competencia lingüística similar a la de Kanzi (Rumbaugh *et al.* 2003). De hecho, Hillix y Rumbaugh en 2004 indicaron que su vocabulario era de 130 signos. Murió hace unos meses, el 9 de febrero de 2014.

4.1.5.1.26 Panbanisha (1985)

Panbanisha fue la pareja bonobo de Panzee. Nació el 17 de noviembre de 1985. Ella también era hembra. Los resultados de la comparación no arrojaron diferencias entre los ejemplares, por lo que los investigadores concluyeron que el ambiente de crianza es sustancial para el desarrollo de las capacidades lingüísticas en ambas especies de *Pan* (Savage-Rumbaugh *et al.* 1998). Esto implica que su lexicario fue de alrededor de 130 signos. Murió el 6 de noviembre de 2012.

4.1.5.1.27 Nyota (1998)

Nyota es un bonobo macho que forma parte de la primera generación de bonobos criados lingüísticamente tanto por humanos como por bonobos en el proyecto a cargo de Sue

Savage-Rumbaugh. Su desempeño lingüístico es similar al de Panbanisha, o sea, de alrededor de 130 lexigramas (Hillix y Rumbaugh 2004).

La reseña anterior dista de estar completa porque la información está dispersa y fraccionada en la literatura especializada y, a veces, los datos son contradictorios. Además, en sus escritos, los investigadores no necesariamente indicaron la cantidad de signos que estos grandes simios enculturados utilizaban, sino que describieron otros de sus logros lingüísticos, como el número de lexemas que unían en secuencias o la cantidad de oraciones habladas que entendían.

En todo caso, me parece que los ejemplos anteriores bastan para entender por qué los investigadores de esta área piensan que las capacidades lingüísticas humanas se ubican en un continuo filogenético (para mayor información consultar, por ejemplo, Hauser 2000b, así como muchas otras publicaciones que relatan experiencias similares con otras especies de primates).

La mayoría de los investigadores siguieron el procedimiento de los Kellogg (véase el apartado 4.1.5.1.2 en la página 95) por lo que respecta al cuidado del medio para la iniciación lingüística, el cual incluye un grupo de seres humanos reducido, el uso continuo de algún sistema lingüístico, una casa tipo humana, etcétera. Aún así, a la luz de las heterocronías aparentes en la evolución de familia taxonómica *Hominidae*, la diferencia en las edades en que los animales fueron imbuidos por primera vez en dicho medio podría indicar dos procesos distintos, unos de enculturamiento y otros aculturamiento, una diferenciación en términos categóricos que, hasta donde sé no ha sido indagada. Sin embargo, desde que se estableció este parámetro de familiaridad en el medio para la iniciación lingüística, los investigadores difirieron en lo que respecta al sistema preciso que utilizaron para construir su canal comunicativo con los grandes simios: (1) un lenguaje de signos como única posibilidad comunicativa, el cual fue usado por Herbert Terrace y sus colaboradores; (2) un lenguaje de signos complementado con uno hablado, el cual fue aplicado por Roger Fouts y sus colaboradores, Allen Gardner y sus colaboradores, Francine Patterson y sus colaboradores, Lyn Miles y sus colaboradores; (3) un lenguaje sin gramática, el que fue aplicado por David Premack y sus colaboradores; (4) un lenguaje análogo, que fue usado por Duane Rumbaugh y sus colaboradores; y también (5) un lenguaje análogo combinado con uno hablado, que fue utilizado por Sue Savage-Rumbaugh y sus colaboradores. El lector también habrá notado que los datos están

desbalanceados en cuanto al número de animales de cada una de las especies de grandes simios que han sido enculturados. Hay 16 chimpancés (*Pan troglodytes*), quienes fueron estudiados por Herbert Terrace y sus colaboradores, Roger Fouts y sus colaboradores, Allen Gardner y sus colaboradores, David Premack y sus colaboradores, Duane Rumbaugh y sus colaboradores, incluyendo a Sue Savage Rumbaugh; 6 bonobos (*Pan paniscus*), quienes fueron estudiados por Sue Savage-Rumbaugh y sus colaboradores; 2 gorilas (*Gorilla gorilla*), quienes fueron estudiados por Francine Patterson y sus colaboradores; y, finalmente, sólo un orangután híbrido de las dos especies de orangután (*Pongo sp.*), quien fue estudiado por Lyn Miles y sus colaboradores. Más aún, Miles (2004:205-207) usó los datos de los grandes simios que usan signos para hacer una comparación entre *Pongo spp.*, *Gorilla spp.*, *Pan troglodytes* y *P. paniscus* y concluyó que no hay diferencias en sus capacidades. Según la autora, las diferencias interespecíficas se deben a los modos en que los animales son introducidos al mundo lingüístico (espontáneo versus entrenamiento). La muestra, entonces, se fragmenta otra vez más en pedazos nuevos: A diferencia de los gorilas y la mayoría de los chimpancés, quienes requirieron de un entrenamiento arduo para alcanzar un uso medio de 105 signos; los orangutanes, los bonobos y un chimpancé hembra quienes alcanzaron un uso medio de 122 lexigramas de manera espontánea (sin entrenamiento). Entre los informes científicos de estos estudios no encontré índices que permitieran diferenciar si el número de lexemas que usan los grandes simios enculturados (su léxico básico) da cuenta de la existencia de un tope en la estructura intrínseca del sistema cognitivo, o bien da indicios de la magnitud del contexto cognitivo en el que éste está inmerso, tal vez a través de una medida del uso efectivo relativa a un total de lexemas propuestos por los investigadores (léxico). Tampoco hallé referencias a su léxico disponible. En suma, la variable que construí con estos datos dista de la escrupulosidad que ambicionaba al proyectarla.

En humanos hay centenares de estimaciones del tamaño del vocabulario (léxico básico). Por ejemplo, Zechmeister *et al.* (1995) calcularon que está cerca de las 9684 palabras en niños secundaria y de las 17000 en adultos. Asimismo, Murillo y Sánchez (2002) señalaron que va aumentando progresivamente entre el año y medio y los siete, edad en la que alcanza alrededor de 2500 palabras. Cualquiera que sea la cifra que asignemos al punto que corresponde a *Homo sapiens* en la variable deseada, claramente está muy por encima de cualquiera de los recuentos de lexemas que se han reportado en los grandes

simios, incluyendo a los casos extremos como Koko. Decidí usar la cantidad de palabras estimada en los niños de siete años. En la Tabla 6, en la página 122, muestro un resumen de estos estudios.

4.1.5.2 Obtención y análisis de los contrastes independientes en la filogenia homínida para las variables grado de neotenia relativo entre las especies de homínidos, promedio por especie de la edad en que las homínidas llegan a su primera reproducción, promedio por especie del porcentaje de éxito de los homínidos en las pruebas de autorreconocimiento en el espejo y promedio por especie del número de lexemas usados por los homínidos enculturados en el lenguaje humano

Obtuve los contrastes independientes para las cuatro variables con el procedimiento de Felsenstein (1985), utilizando el programa *Mesquite*⁸⁵ y el módulo *PDAP*⁸⁶, que están disponibles gratuitamente en la red. Para su instalación y uso seguí las instrucciones de *The Anthro Tree Website*⁸⁷, que están referidas en Nunn (2011). Además del cálculo veloz y preciso de los contrastes independientes para cada variable, estos programas permiten realizar los diagnósticos necesarios para garantizar el cumplimiento de los supuestos, lo cual pude hacer para todos los casos. Cada uno de los cuatro diagnósticos que se hace de los contrastes independientes de cada variable implica el análisis de una relación. Los supuestos se cumplen cuando las relaciones no son significativas. De este modo el primer diagnóstico analiza la relación entre la raíz cuadrada de las longitudes de las ramas corregidas y el valor absoluto del contraste estandarizado; el segundo, la del valor estimado del nodo basal y el valor absoluto del contraste estandarizado; el tercero lo hace con el peso corregido del nodo basal y el valor absoluto del contraste estandarizado; y finalmente, el cuarto diagnóstico verifica que no haya relación entre el peso corregido del nodo base y el valor estimado del nodo base. Los dieciséis diagnósticos que requiere mi abordaje resultaron no significativos, lo cual asegura el cumplimiento de los supuestos. Además, con tales herramientas cibernéticas también obtuve las correlaciones deseadas.

⁸⁵ Maddison W y Maddison D 1997-2014 *Mesquite* versión 3.01, *build* 658, <http://mesquiteproject.org/>.

⁸⁶ Midford PE, Garland T Jr. y Maddison WP 2010 *PDAP Package* versión 1.16. En: http://www.mesquiteproject.org/pdap_mesquite/ [Consultado el 7 oct 2014].

⁸⁷ *The Anthro Tree Website*, particularmente el apartado 7.2.1 *Calculating Independent Contrasts Using PDAP Module of Mesquite*, véase también el sitio <http://www.anthrotree.info/wiki/pages/S8i8T6Y/7.2.html>. [consultado el 7 de octubre de 2014]. La actualización de la página corresponde a 8 nov 2011.

4.1.6 Correlación entre los contrastes independientes del grado de neotenia relativo entre las especies homínidas y del promedio por especie del porcentaje de éxito de los homínidos en las pruebas de ArE

El análisis Producto momento de Pearson entre los contrastes independientes en la filogenia de *Hominidae* del grado de neotenia relativo entre las especies de homínidos y del promedio por especie del porcentaje de éxito de los homínidos en las pruebas de autorreconocimiento en el espejo indicó una correlación negativa con una probabilidad estadísticamente significativa ($r=-0.9857$, $p_{\alpha/2}=0.0010$, $N=4$, $g.l.=3$). Esto se aprecia visualmente en la Ilustración 19 en la página 141). Nótese que asigné el primer rango a la especie que resultó más neoténica, lo que provoca que la correlación sea negativa aunque indique que mientras más neoténica es una especie, mejor es su desempeño cognitivo.

4.1.6.1 Correlación entre los contrastes independientes en la filogenia homínida del promedio por especie de la edad en que las homínidas llegan a su primera reproducción y del promedio correspondiente del porcentaje de éxito de los homínidos en las pruebas de ArE

El análisis Producto momento de Pearson entre los contrastes independientes en la filogenia de *Hominidae* del promedio por especie de la edad en que las homínidas llegan a su primera reproducción y del promedio por especie del porcentaje de éxito de los homínidos en las pruebas de ArE indicó una correlación positiva con una probabilidad estadísticamente significativa ($r=0.8907$, $p_{\alpha/2}=0.0213$, $N=4$, $g.l.=3$) (véase Ilustración 20 en la página 142).

4.1.6.2 Correlación entre los contrastes independientes en la filogenia homínida del grado de neotenia relativo entre especies y el promedio correspondiente del número de lexemas usados por los individuos enculturados

Realicé el análisis de correlación de Pearson entre los contrastes independientes del grado de neotenia relativo entre las especies de homínidos y el promedio por especie del número de lexemas usados por los individuos enculturados. Éste mostró que la relación negativa entre estas variables no es estadísticamente significativa en el nivel de confianza clásico del 95% ($r=-0.7840$, $p_{\alpha/2}=0.0583$, $N=4$, $g.l.=3$) (véase Ilustración 21 en la página 143).

4.1.6.3 Correlación entre los contrastes independientes en la filogenia homínida del promedio por especie de la edad en que las homínidas llegan a su primera reproducción y el promedio correspondiente del número de lexemas usados por los individuos enculturados

Para concluir, el análisis de correlación de Producto momento de Pearson entre los contrastes independientes en la filogenia de *Hominidae* del promedio por especie en que las homínidas llegan a su primera reproducción y del promedio por especie del número de lexemas usados por los homínidos enculturados alcanzó una probabilidad estadísticamente significativa ($r=0.8437$, $p_{\alpha/2}=0.0362$, $N=4$, g.l.=3) (véase la Ilustración 22 en la página 144).

Las relaciones analizadas entre una de las variables indicadoras del grado de neotenia relativa entre las especies de homínidos vivos arrojaron resultados dispares. En efecto, el análisis de correlación entre los contrastes filogenéticamente independientes del grado de neotenia de las especies y los del respectivo porcentaje de autorreconocimiento en el espejo fueron ejemplares puesto que su significación estadística constituye un apoyo para la hipótesis de este trabajo. Sin embargo, su relación con el promedio por especie del número de lexemas aprendidos por los individuos enculturados no alcanzó tal significación. En este sentido cabe destacar que el grado relativo de neotenia, siendo una variable ordinal, probablemente no sea la mejor opción para analizar la mentada relación entre el retardo heterocrónico en el desarrollo y los alcances cognitivos de las especies de homínidos vivos. En cambio, el promedio por especie de la edad en que una hembra alcanza su primera reproducción (una variable indicadora de la duración relativa del desarrollo entre las especies estudiadas) arrojó resultados más consistentes sobre la supuesta relación evolutiva entre el desempeño cognitivo y los procesos de heterocronía.

5 Conclusiones

La filogenia de los homínidos no está bien establecida. En efecto, hay mucha discrepancia en los textos de los diversos investigadores que se han ocupado de reconstruirla, principalmente con base en datos moleculares y morfológicos. Estas discordancias, tanto en las temporalidades como en la secuencia de las divergencias, alcanzan a poner en duda cualquier análisis filogenético. Por ello, los resultados de esta investigación, aunque innegables en los términos de la metodología empleada para su obtención (sea que alcancen o no un nivel de significación estadística), no deben ser considerados axiomáticos. En este sentido, la relación que describo en esta investigación entre el desempeño cognitivo de los homínidos y los procesos de heterocronía parece ser independiente de la deriva génica que se espera conforme a un modo evolutivo continuo y gradual debido a la acumulación de mutaciones azarosas en el tiempo, pero sólo puede ser tomada como una indicación.

Al igual que los hallazgos neurológicos recientes de Somel y sus colaboradores (2009), los resultados de esta investigación apoyan la hipótesis de Gould (1977) de que el origen adaptativo de las características paedomórficas humanas bien podría ser la selección directa de las características pedopáticas⁸⁸ que le están asociadas; a la vez, dichos resultados contrastan con la idea de Lorenz (1950/1985) de que tal origen podría ser un resultado, afortunado sí, pero indirecto, de la selección de la vida social y la subsecuente necesidad de domesticación, entendida como la inhibición fisiológica de los instintos agresivos a través del mantenimiento de los rasgos morfológicos infantiles.

La duplicación de variables (tanto de las dos indicadoras de neotenia, o sea, el grado de neotenia, sobre todo morfológico, relativo entre las especies de homínidos y el promedio de edad de las hembras de una especie en su primera reproducción, así como de las dos variables cognitivas, es decir, el porcentaje promedio de individuos de una especie que pasan la pruebas de autorreconocimiento en el espejo y el promedio por especie del número de lexemas que aprenden los individuos enculturados) presenta ventajas. Por una

⁸⁸ En analogía a la distinción entre “antropomorfismo” (el conjunto de las creencias que permiten atribuir formas humanas a los animales) y “antropopatismo” (el conjunto de las creencias que permiten la atribución de estados emocionales y pasionales, así como la de sufrimientos, a los animales) que hiciera de Waal en 1997.

parte, implica que las fuentes de los datos son independientes; lo cual, vía concordancia entre resultados, puede aumentar la certeza de las conclusiones y, por otra, permite desestimar el efecto de factores externos. De hecho, los resultados aquí presentados no dan indicios del efecto de la encultura, descrito inicialmente por Call y Tomasello (1996), sobre el desempeño cognitivo no empañaría el de los procesos evolutivos de heterocronía porque son contradictorios. En efecto, una de las variables que utilicé como proxy de la neotenia (el grado de neotenia relativo) no correlaciona de manera estadísticamente significativa con una de las variables de cognición (el número promedio de lexemas); mientras que la otra (la edad promedio de las hembras en su primera reproducción), sí. En este sentido, habría sido necesario conocer la edad que tenía cada uno de los ejemplares de grandes simios cuando empezó su contacto con la cultura humana. Esta información permitiría dirimir la sospecha de efectos distintos del aculturamiento (inmigrantes en la cultura humana) con respecto del enculturamiento (nativos en la cultura humana); esto es, la posibilidad de describir un efecto potenciador en el desempeño cognitivo de los ejemplares enculturados en comparación con el de los que fueron aculturados. En el caso de los grandes simios que han vivido entre humanos, la falta de datos más allá del modo anecdótico, así como la inconsistencia de los mismos en términos metodológicos, indicaría el camino de su obtención. Sin embargo, debido a las preocupaciones éticas que me genera este tipo de empresas, doy por descartada esta recomendación, por lo menos, entre los homínidos.

A partir de todo lo anterior, la pregunta que guió esta investigación (véase el apartado 3.2 en la página 67) sobre la posibilidad de encontrar una relación entre los procesos de heterocronía y el desempeño cognitivo parece tener una respuesta afirmativa. Más particularmente, el hecho de que la hipótesis general (véase el apartado 3.3.1 en la página 68) haya encontrado tres de cuatro puntos de apoyo a través de su operacionalización en las predicciones propuestas (véase los apartados 3.3.2.1.1.1, 3.3.2.1.2.1, 3.3.2.2.1.1 y 3.3.2.2.2.1 a partir de la página 68) invita a abordar tal relación con mayor minuciosidad en futuras indagaciones con la misma metodología. Aún así es necesario hacer hincapié en las advertencias de diversos autores (véase, por ejemplo, Nunn 2011) sobre la cautela ineludible para el tratamiento de los resultados, en tanto que tal metodología sólo permite obtener correlaciones, no relaciones causales. Con esto en mente, me queda resaltar que los resultados obtenidos no consienten ningún atrevimiento indicativo de que la relación entre la heterocronía entre las especies de homínidos vivos y

sus particularidades cognitivas resulte de los procesos de selección, o sea, no puedo acusar a los procesos de selección de encauzar a los de evolución de la cognición por la vía de la heterocronía, ni tampoco puedo justificar una convergencia evolutiva entre la cognición humana y la de los orangutanes, que es lo que suele hacerse en el campo de la teoría sintética.

Pero esto no me desilusiona. Por el contrario, encuentro en esta restricción la motivación necesaria para la ejecución de futuras investigaciones desde un programa de investigación distinto, en el cual quepa el abordaje directo de la indiferenciación funcional de los sistemas neurales que atañen a la cognición a partir del alargamiento de la fase juvenil. En este sentido, me parece interesante el marco que ofrece evo-devo (véase, por ejemplo, Müller 2007), un acrónimo para *evolution and development* en alusión al campo de la biología evolutiva del desarrollo donde se trata de identificar los procesos del desarrollo implicados en el cambio evolutivo, entre los cuales se encuentran, por ejemplo, los procesos de heterocronía y de heterotropía (Hall 2003). Explícitamente, definiendo que he identificado un paralelismo en la cognición de los humanos y la de los orangutanes y, como lo mencioné al final del apartado 4.1.1.2 que incia en la página 85, me resta por definir si se trata de una homoplasia de divergencia o una de retención a partir de las recomendaciones que presento a continuación.

6 Recomendaciones

Al final de esta investigación me quedo con muchas preguntas e ideas que pueden dar paso a futuras indagaciones.

En primer lugar destaca la necesidad de repetir este análisis con la filogenia alternativa de la familia *Hominidae*, en la que los grandes simios del género *Pongo* quedan más cercanos a los del género *Homo*.

En seguida, parece indispensable realizar un conjunto de pruebas de cognición en las siete las especies de homínidos, y llevar a cabo las que faltan en las especies de *Gorilla* y de *Pongo* que no han sido estudiadas. De hecho, ante las diferencias culturales encontradas entre las subespecies de homínidos, las dos recomendaciones anteriores deberían extenderse hacia este nivel taxonómico y, ante las diferencias culturales encontradas entre las poblaciones de estos mamíferos, tales estudios deberían llevarse a cabo también en esta categoría ecológica de análisis, relacionando los datos de desarrollo, como la edad reproductiva, con los de cognición. Este abordaje, aunque implica una tarea titánica, en términos de la obtención de datos dispersos en el espacio y en el tiempo, permitiría reflexiones epistemológicas muy interesantes.

Debido al conservacionismo filogenético del nicho, sería necesario buscar la relación entre los procesos de heterocronía y el desempeño cognitivo en diferentes linajes. Para el caso específico de esta investigación, los otros linajes deberían elegirse por tener especies que se distinguen en cuanto a su desempeño cognitivo. De este modo, entre los linajes preferidos estarían, por ejemplo, las aves de las familias *Corvidae* y *Psittacidae*, así como los mamíferos de la familia *Cetacea* o los de las familias primates *Cebidae* y *Atelidae*. No obstante, que yo sepa, tales familias en la actualidad no cuentan con estudios de heterocronía. Por lo que sólo queda recomendar su obtención futura. Más aún, las especies domesticadas, incluyendo a las de compañía, de crianza y de experimentación, podrían constituir una fuente particularmente rica para estas comparaciones y también para las que involucren distintas fases ontogenéticas.

Me atrevo a pronosticar que cada tipo de desempeño cognitivo (o sea, los resultados de cada prueba) se especifica diferencialmente en las diversas etapas del desarrollo morfológico de la cabeza. Esto parecería obvio a la luz de la creencia de que, en cualquier

especie de ave o de mamífero, los infantes deberían tener una cognición menor que la de los adultos, justamente por falta de desarrollo y de experiencia. No obstante cabe esperar que el desempeño cognitivo no se describa con una curva en ascenso durante toda la vida, ni una curva de aprendizaje, sino con una serie de pequeñas curvas de aprendizaje referidas ambientalmente al interior de una etapa del desarrollo. En este sentido, aparece Parker (1996) como un importante antecedente empírico. Ella hizo una comparación del desarrollo entre chimpancés, macacos y humanos desde el punto de vista piagetiano, esto es, suponiendo un desarrollo en periodos sucesivos con una duración aproximada de 6 años para cada uno, excepto el último. Sus resultados mostraron que sólo los humanos alcanzamos algunas de las etapas finales y, por eso, sugirió que una evolución heterocrónica por peramorfosis, o sea la adición de un periodo al final de la ontogenia, podría explicar las diferencias cognitivas entre las especies. Debido a que tal sugerencia se contrapone directamente con la neotenia de los humanos relativa a la morfología de la cabeza en relación con la de nuestros antecesores propuesta por Gould (1977), considero necesario su análisis detallado. Al igual que en el caso anterior esta posibilidad analítica puede extenderse a otros grupos taxonómicos.

El desempeño cognitivo mejora y empeora según haya mayor o menor riqueza en el ambiente. Esto ya fue propuesto por Call y Tomasello (1986) y posteriormente modificado por Bering (2004), por Tomasello y Call (2004) y por Yáñez y Chiappa (2008). No obstante, el estudio de esta relación puede tener diferentes grados de especificación, los cuales, en caso dado, irían en función las particularidades del ambiente. Por ello, considero importante seguir explorándola.

En lo que respecta a la determinación del tipo de homoplasia involucrado, si de divergencia o bien de retención, sería necesario hacer un análisis molecular en búsqueda de una homología profunda que pueda dar cuenta de los procesos de heterocronía invocados aquí.

No puedo dejar de lado el uso racista que, en diversos momentos de la historia, ha tenido la comparación de los procesos ontogenéticos en los diferentes taxa. Gould (2002:145-205). Entre los usos más peligrosos antes de la teoría de fetalización de Bolk, están el establecimiento de un paralelismo entre las razas humanas

7 Tablas

Tabla 1. Cronología de los estudios que estimaron la temporalidad para alguna ancestría común en los homínidos vivos.

Antecesor común	Estimación (mda)	Referencia
Entre las especies del género Pan	2.5±0.5	Horai <i>et al.</i> 1992
	4.4-6.8	Arnason <i>et al.</i> 1998
	1.8	Olson y Varki 2003
	0.86-0.89	Won y Hey 2005
	1.76	Stone <i>et al.</i> 2010
	1	Locke <i>et al.</i> 2011
	3.84	Arnold <i>et al.</i> 2010
Entre las especies del género Gorilla	1	*
Entre las especies del género Pongo	7.7-11	Arnason <i>et al.</i> 1998
	2.9-4.9	Israfil <i>et al.</i> 2011
Entre los géneros Homo y Pan	6.3-7.7	Sibley y Ahlquist 1984
	4.7±0.5	Horai <i>et al.</i> 1992
	10-13	Arnason <i>et al.</i> 1998
	5.4±1.1	Stauffer <i>et al.</i> 2001
	4	Olson y Varki 2003
	4.5-6	Locke <i>et al.</i> 2011
	5.9	Finstermeier <i>et al.</i> 2013
	2.7	Arnold <i>et al.</i> 2010
Entre los géneros Gorilla, Pan y Homo	8-10	Sibley y Ahlquist 1984
	7.7±0.7	Horai <i>et al.</i> 1992
	15-17	Arnason <i>et al.</i> 1998
	6.4±1.5	Stauffer <i>et al.</i> 2001
	6-8	Locke <i>et al.</i> 2011
	8.4	Finstermeier <i>et al.</i> 2013
	6.48	Arnold <i>et al.</i> 2010
Entre los géneros Pongo, Gorilla, Pan y Homo	13-16	Sibley y Ahlquist 1984
	13	Horai <i>et al.</i> 1992
	31	Arnason <i>et al.</i> 1998
	11.3±1.3	Stauffer <i>et al.</i> 2001
	12-16	Locke <i>et al.</i> 2011
	15	Olson y Varki 2003
	15.7-19.3	Israfil <i>et al.</i> 2011
	15.2	Finstermeier <i>et al.</i> 2013
	15.13	Arnold <i>et al.</i> 2010

El valor que utilicé en este estudio está marcado con negritas. * Ninguna de las publicaciones que tengo para elaborar este apartado indica la temporalidad de esta divergencia. Sin embargo, en tres de éstas (Groves 2001 citado en Lockwood *et al.* 2004, Lockwood *et al.* 2004, Won y Hey 2005) los autores aseguraron que estas dos especies guardan más distancia entre sí que la que tienen las dos especies del género *Pan* por lo que podría dársele el mismo valor que tiene la divergencia anterior, o sea, 1 mda.

Tabla 2. Estudios de heterocronía neoténica comparativa entre los homínidos vivos

La parte superior de la matriz indica los estudios publicados que configuran la información para la construcción de la variable de pedomorfosis relativa del cráneo: I=Gould 1977; II=Leigh y Park 1998; III=Vrba 1998; IV=Penin y Berge 2001 citados en Mitteroecker *et al.* 2004; V=Rice 2002; VI=Somel *et al.* 2009; VII=Mitteroecker *et al.* 2004; VIII=Lieberman *et al.* 2007; IX=Berge y Penin 2004; X=Penin y Beylac 1999; XI=Leigh y Shea 1995; XII=Penin *et al.* 2002; XIII=Brosnan 2010. La parte inferior contiene la meta-interpretación, utilizada en este estudio. Los datos faltantes en las casillas especulares: (a) constituyen inferencias transitivas (por ejemplo, si *Pan paniscus* tiene una pedomorfosis mayor que la de su congénere *P. troglodytes*, y éste la tiene así en comparación con *Gorilla gorilla*, entonces *Pan paniscus* tiene el cráneo más paedomórfico que *Gorilla gorilla*), (b) corresponden al promedio en el nivel de género. Nótese que el rango asignado a las especies de los géneros *Gorilla* y *Pongo* es el intermedio correspondiente.

Tabla 3. Edad promedio de las hembras en su primera reproducción

Especie	Edad de las hembras en su primera reproducción	Referencia
1: <i>Homo sapiens</i> Ache, Hadza, Hiwi, !Kung	19.20	Kaplan <i>et al.</i> 2000
2: <i>Pan paniscus</i>	14.20	Kuroda 1979 en Wich <i>et al.</i> 2004, Furuichi 1987 en Wich <i>et al.</i> 2004, Takahata <i>et al.</i> 1996 en Wich <i>et al.</i> 2004, Knott 2001
3: <i>Pan troglodytes</i>	14.12	Boesch y Boesch-Achermann 2000 en Wich <i>et al.</i> 2004, Knott 2001, Sugiyama 1994, Nishida <i>et al.</i> 1990
4: <i>Gorilla beringei</i>	10.10	Watts 1991
5: <i>Gorilla gorilla</i>	9.85	Barton 1999
6: <i>Pongo abelii</i>	15.40	Wich <i>et al.</i> 2004
7: <i>Pongo pygmaeus</i>	15.70	Galdikas y Wood 1990, Tilson <i>et al.</i> 1993 en Wich <i>et al.</i> 2004

Tabla 4. Recuento de los estudios del uso de los espejos en diversas especies animales desde que se inventara la prueba de la marca (Gallup 1970, Amsterdam 1972)

Especie	Crianza	N	Edad (meses)	PM (%)	Notas	Referencia	Dato	
<i>Homo sapiens</i>	Materna		15-17	0		Amsterdam 1972		
			18-20	42				
			21-24	63				
	Materna	32	9-12	0		Brooks-Gunn y Lewis 1975		
		32	15-18	25				
		32	21-24	75				
	Materna	18	228-336	0	89	Harris 1977		
	Materna		19-24	52		Schulman y Kaplowitz 1977		
	Materna	48	18-24	81		Bertenthal y Fischer 1978		
	Materna		15	19		Lewis y Brooks-Gunn 1979		
			18	25				
			21	63				
			>24	66				
	Materna		18-20	42		Johnson 1982		
			21-23	50				
			24-26	33				
	Materna		18-24	75		Brooks-Gunn y Lewis 1984		
	Materna	52	<216	69	90	Spiker y Ricks 1984 en Gallup et al. 2002		
	Materna	103		15-16	24		Asendorpf y Baudonnière 1993	
				18-19	25			
				21-22	33			
				24-25	58			
				27-28	67			
	Materna	42	18	45		Asendorpf et al. 1996		
	Materna	12	15-16	16		Vyt 2001		
		12	18-19	25				
		12	21-22	33				
12		24-25	58					
12		27-28	66					
Materna		20	74		Harel et al. 2002			
Materna	5	15	0		Bard et al. 2006			

⁸⁹ Personas con retraso mental severo.

⁹⁰ Niños autistas.

		4	24	50				
<i>Pan troglodytes</i>	Materna	4	~36	100		Gallup 1970		
	Materna/libertad	3	~36	100		Gallup et al. 1971		
	Aislamiento	3	~36	0		Gallup et al. 1971		
	¿?	¿?	¿?	¿?		Lethmate y Ducker 1973 en Gallup 1982		
	Materna/libertad	2	>192	100		Suárez y Gallup 1981	Si	
	Libertad/materna	1	36	100		Calhoun 1983 citado en Calhoun y Thompson 1988		
	Enfermería	1	24	100		Calhoun 1983 citado en Calhoun y Thompson 1988		
	Zoológico	1	11	0		Robert 1986		
	Libertad/materna	1	48	100	91	Calhoun y Thompson 1988		
	Enfermería	1	36	100		Calhoun y Thompson 1988		
	Materna/libertad	11	>48	9		Swartz y Evans 1991 en Swartz y Evans 1994	Si	
	Enfermería	4	16-25	50		Lin et al. 1992		
	Enfermería	2	28-34	100				
	Enfermería	4	44-46	100				
	Enfermería	2	58-61	100			Si	
	Enfermería, materna/cautiverio o libertad		48	~12-60	2		Povinelli et al. 1993	
			10	~72-84	25			Si
			12	~96-180	75			Si
			20	~192-288	25			Si
			15	~300-468	26			Si
	Enfermería		4	18-24	0		Custance y Bard 1994	
			2	30	50			
			4	48	75			
			2	60	100			Si
	Zoológico	8	132-444	62.5		Hyatt y Hopkins 1994	Si	
	¿?	1	¿?	100		Swartz et al. 1999		
	Enfermería		2	24	0		Bard et al. 2006	
		5	28	20				
		5	30	40				
		2	32	100				
<i>Pan paniscus</i>	Materna/Humanizada	2	¿?	100	92	Savage-Rumbaugh citada en Hyatt y Hopkins 1994	Si	
	Zoológico	10	27.6-408	60		Hyatt y Hopkins 1994 (véase también:	Si	

⁹¹ Los chimpancés no habían tenido contacto con un espejo por más de un año. Esta prueba se hizo para demostrar la retención a largo plazo.

⁹² Son Matata y Kanzi (véase apartado 4.1.5.1.11 en la página 163 y apartado 4.1.5.1.23 en la página 168, respectivamente).

						Westergaard y Hyatt 1994)	
Mixta		4	>180	75		Walraven et al. 1995	Si
		2	96-108	50			Si
		1	25	0			
Gorilla sp.	¿?	¿?	¿?	0		Lethmate y Ducker 1973 en Gallup 1982	
	Enfermería	2	¿?	0	93	Ledbetter y Basen 1982 en Gallup 1982	
Gorilla gorilla	Materna	4	>180	0		Suárez y Gallup 1981	
	Humanizada	1	>30	100	94	Patterson 1978	Si
	Humanizada	1	>216	0		Patterson y Cohn 1994	
	Libertad	2	60-168	0		Swart y Evans 1994	
	Circo-Zoológico	1	264	100		Swart y Evans 1994	Si
	Zoológico	7	>36	14		Parker 1994	Si
	Libertad	1	312	100	95	Nicholson y Gould 1995	Si
	Humanizada	1	144-264	0		Shillito et al. 1999	
	Materna	1	204	100		Posada y Colell 2007	Si
Enfermería/santuario	1	540	100		Allen y Swartz 2008	Si	
Pongo spp.	¿?	¿?	¿?	¿?		Lethmate y Ducker 1973 en Gallup 1977	
	Materna	2	¿?	¿?		Ledbetter y Basen 1982 en Patterson y Cohn 1994	
	¿?	1	29	0		Robert 1986	
	¿?	1	¿?	100		Swartz et al. 1999	
Pongo pygmaeus	Materna/Libertad	1	264	0	96	Suárez y Gallup 1981	
	Enfermería	1	144	100		Suárez y Gallup 1981	Si
Híbrido de Pongo	Humanizado	1	>42	100	97	Miles 1994	

Las columnas indican: El nombre común y debajo de éste el nombre científico de la especie correspondiente a los individuos de un estudio, tal cual fue publicado. El orden de las especies de arriba abajo está dado, primero por una creciente distancia genética con nosotros los humanos y después por la fecha de publicación del estudio. El conteo de especies de animales que se están enlistando en esta tabla. El tipo de crianza que recibieron los individuos de un estudio, siguiendo la clasificación de Call y Tomasello (1996) en las categorías de libertad o materna, aislamiento, enfermería y humana. Los espacios en blanco son datos faltantes. El número de individuos estudiados. La presencia de auto-reconocimiento espontáneo en el espejo (ArE) explícita por parte de los autores y, en su caso, el porcentaje de individuos estudiados que lo presentaron. La referencia del estudio del que proceden los datos de un renglón. Y, finalmente, si el dato se utilizó en el análisis.

⁹³ Los autores escribieron que las conductas sociales que se presentaron en un principio, disminuyeron conforme aumentaba el tiempo de exposición al espejo.

⁹⁴ Es Koko (véase apartado 4.1.5.1.12 en la página 163).

⁹⁵ La gorila fue entrenada a localizar objetos con el espejo.

⁹⁶ Se trata de Dyak un orangután macho nacido en libertad, pero mantenido aislado en cautiverio.

⁹⁷ Se trata de Chantek (véase el apartado 4.1.5.1.21 en la página 168).

Tabla 5. Porcentaje de homínidos vivos mayores de 48 meses que muestran ArE en la prueba de la marca o alguna de sus modificaciones.

Familia	Hominidae						
Género	Homo	Pan		Gorilla		Pongo	
Especie	H. sapiens	P. paniscus	P. troglodytes	G. benengei	G. gorilla	P. abelii	P. pygmaeus
Estudios	-	4	9	0	6	0	1
%	100	71.25	58.36		46.72		100

Tabla 6. Resumen de los estudios sobre las capacidades lingüísticas en los homínidos vivos.

Familia	Hominidae						
Género	Homo	Pan		Gorilla		Pongo	
Especie	H. sapiens	P. paniscus	P. troglodytes	G. berengei	G. gorilla	P. abelii	P. pygmaeus
N	indefinido	6	16	0	1	0	1
Número de lexemas	2000	136	116		110		150

En los promedios correspondientes no consideré a Mulika, ya que la estimación se hizo cuando ella tenía 21 meses, una edad mucho menor que la del resto de los animales en consideración (véase el apartado 4.1.4.1.24 en la página 136); a Booe (véase el apartado 4.1.4.1.6 en la página 129); a Bruno puesto que no pude averiguar qué edad tenía cuando se hizo la estimación y ésta es muy inferior a la que se hizo con otros ejemplares (véase el apartado 4.1.4.1.8 en la página 130); ni a Koko, ya que lo consideré un dato extremo (véase el apartado 4.1.4.1.12 en la página 131).

8 Ilustraciones

Ilustración 1

La danza de las abejas descrita por von Frisch.

El zigzag de la abeja dentro del Panal con respecto a la posición del Sol paralela a la ubicación y la distancia entre el Panal y la fuente de alimento en relación a la posición del astro.

Elaboré la imagen a partir del video The Waggle Dance of the Honeybee, realizado por el Georgia Tech's College of Computing y disponible en <http://youtu.be/bFDGPgXtK-U>.

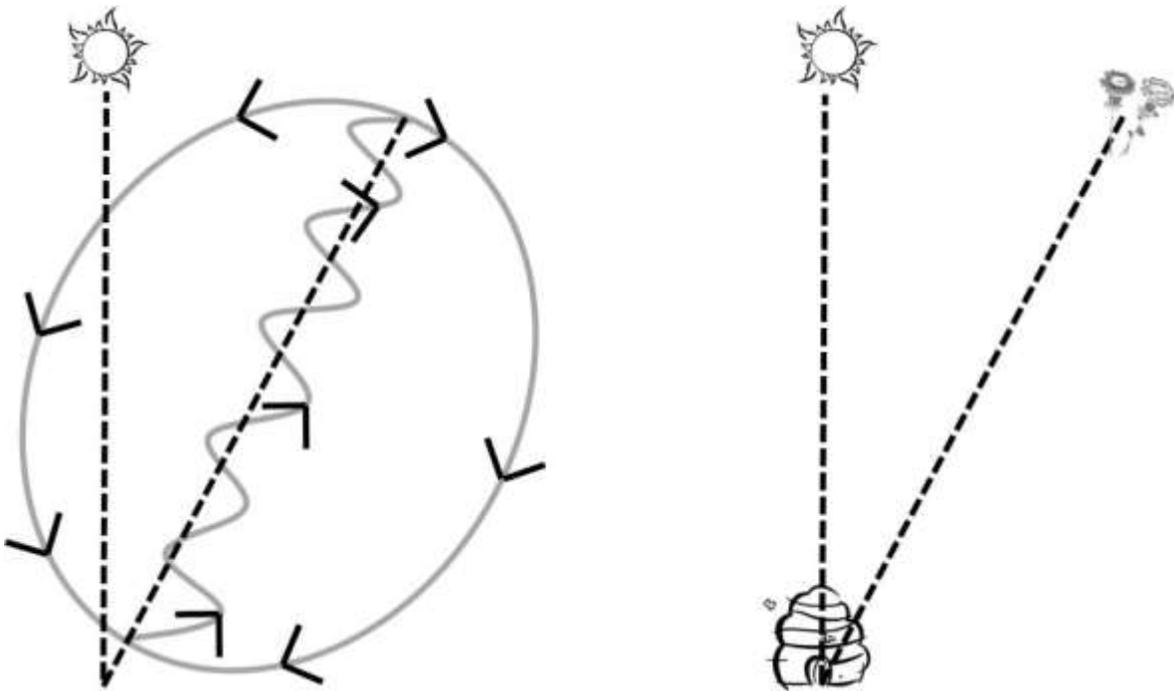


Ilustración 2

Sultán, el chimpancé estudiado por Köhler en Tenerife.

Tomé la imagen de <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/psych26/images/kohler4.jpg>.



Ilustración 3

Relaciones filogenéticas entre las especies de animales que fueron sometidas a la prueba de la marca hasta 2006 y que son relevantes para la discusión de la evolución del autorreconocimiento en el espejo.

Los números indican los millones de años que se estima han transcurrido hasta el presente desde que viviera el antecesor común de los dos linajes derivados. Construí esta filogenia con los datos de Locke et al. 2011, Finstermeier et al. 2013, Olson y Varki 2003, Sibley y Ahlquist 1984 y, finalmente, Stadler 2011.

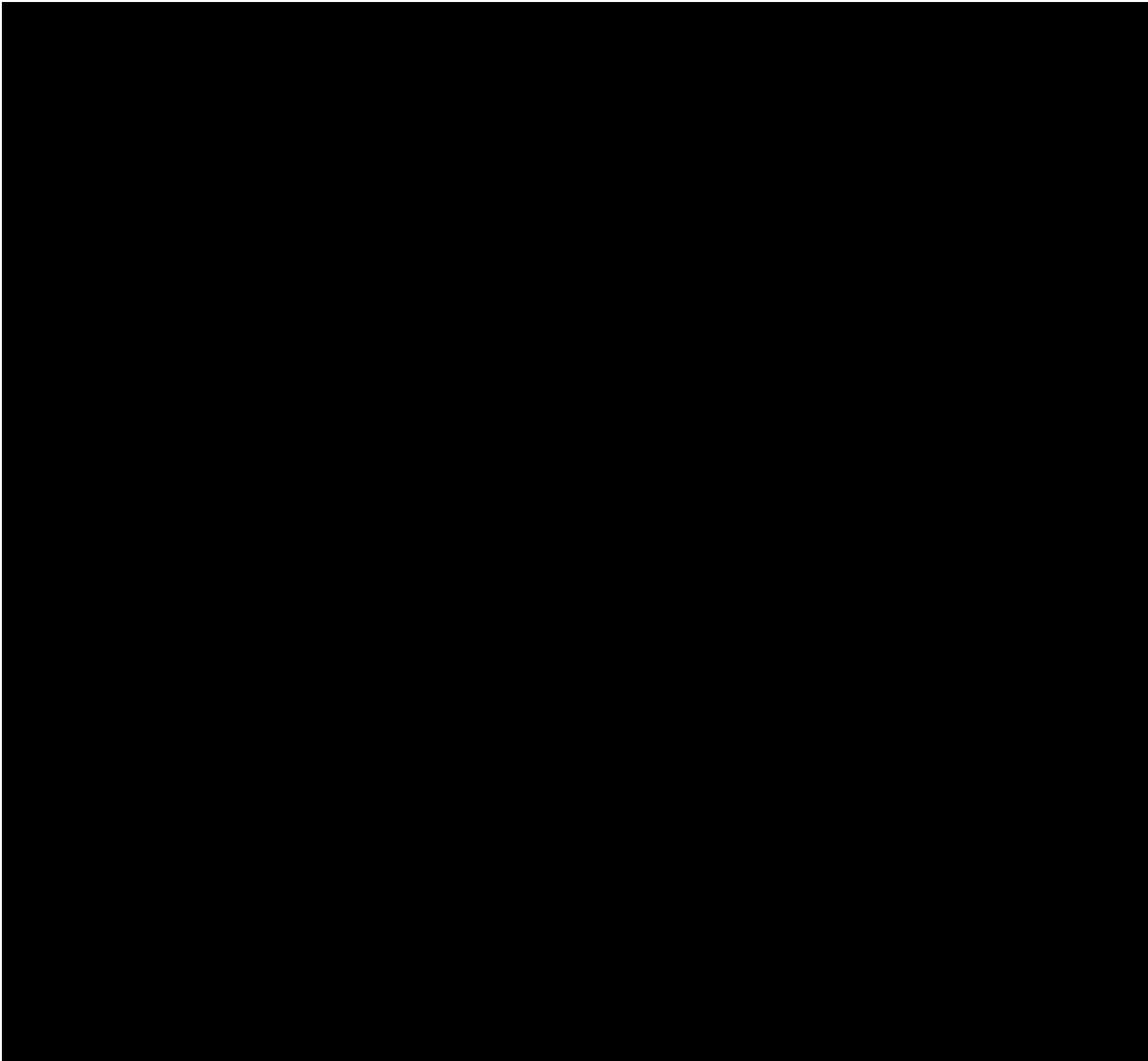


Ilustración 4

Las formas de recapitulación y sus tres principios.

A: Adición terminal; B: condensación por aceleración; y C: condensación por eliminación. Nótese que las diferencias se deben a cambios en la duración de la intogenia total, en la de sus etapas o en la cantidad de etapas.

Modifiqué la imagen de Gould 1977:75.

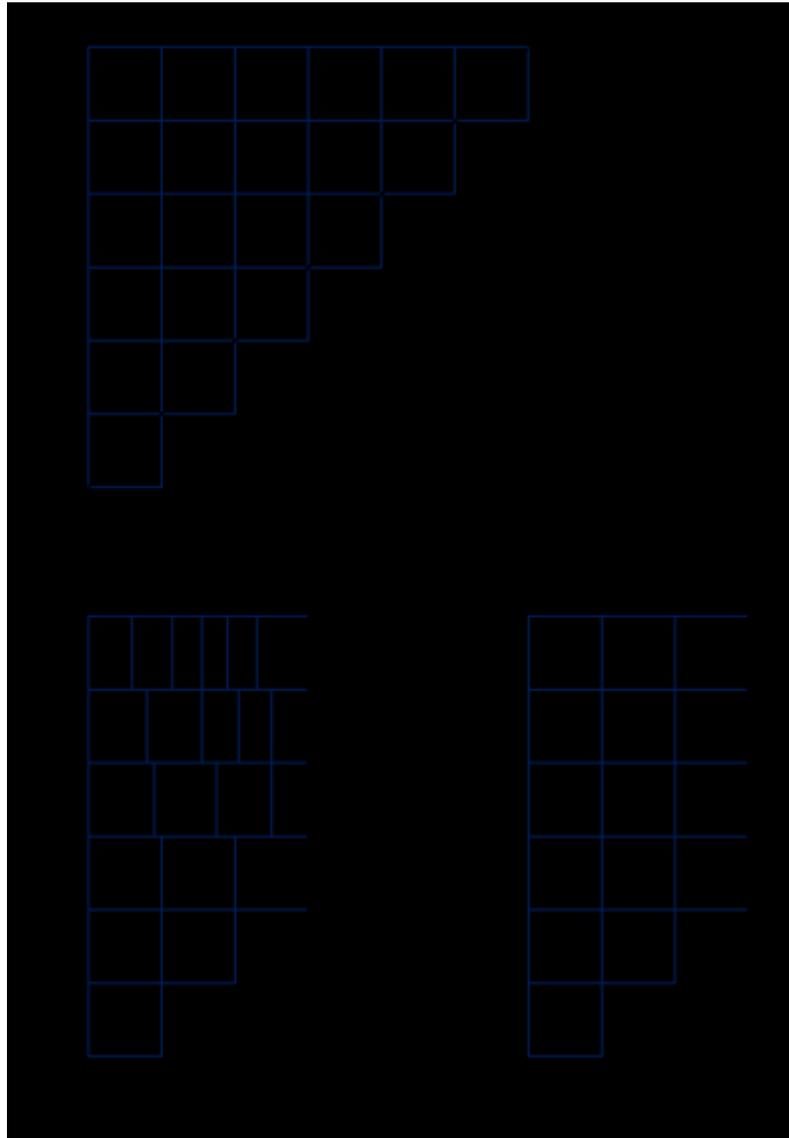


Ilustración 5

Las ocho categorías de “heterocronía” según de Beer, tomado de Gould 1977:223

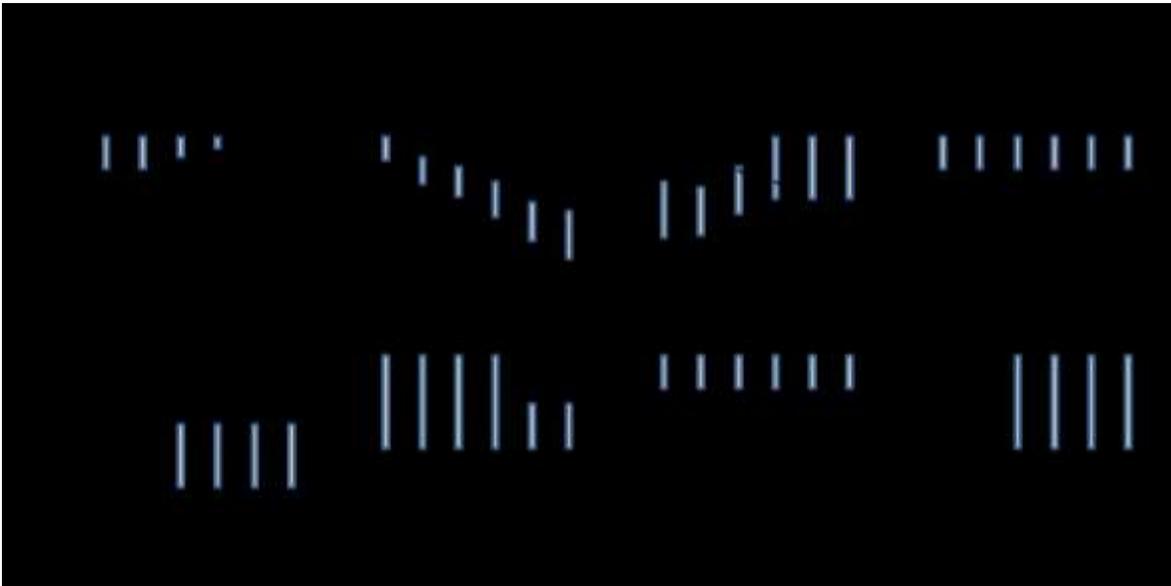


Ilustración 6

La simplificación de las categorías de heterocronía que hizo Gould.



Ilustración 7
Modelo de la métrica para la disociación de Gould (1977:257).
Elaboré la imagen a partir de la original.

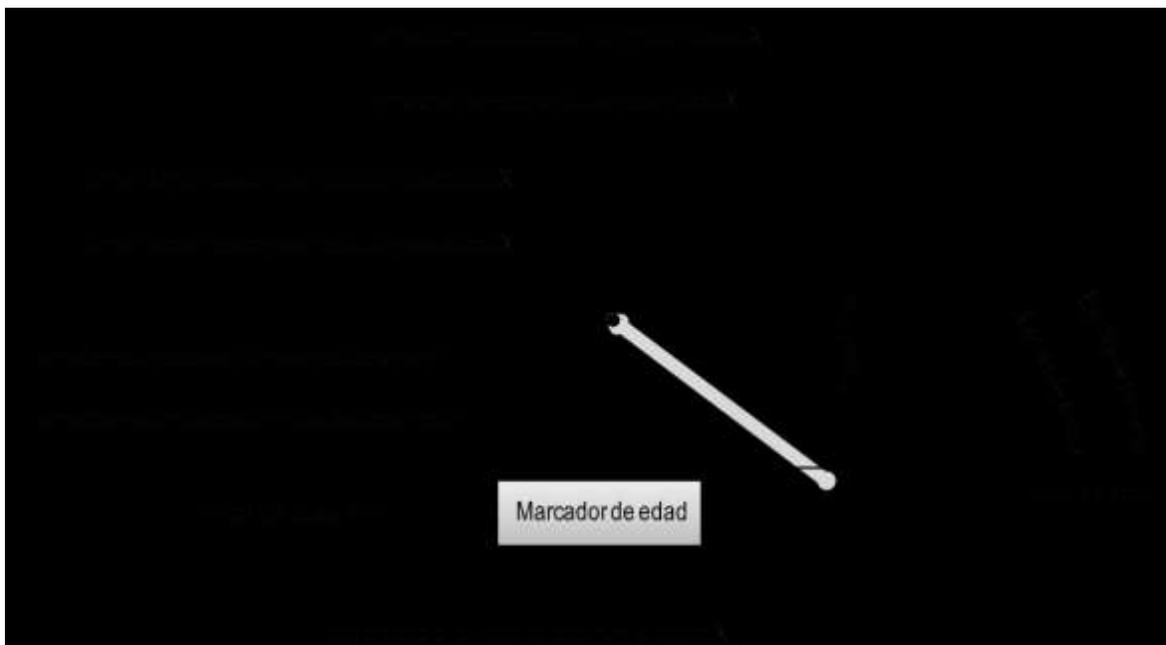


Ilustración 8

Reciente aceleración de las citas a Ontogenia y filogenia desde su publicación.

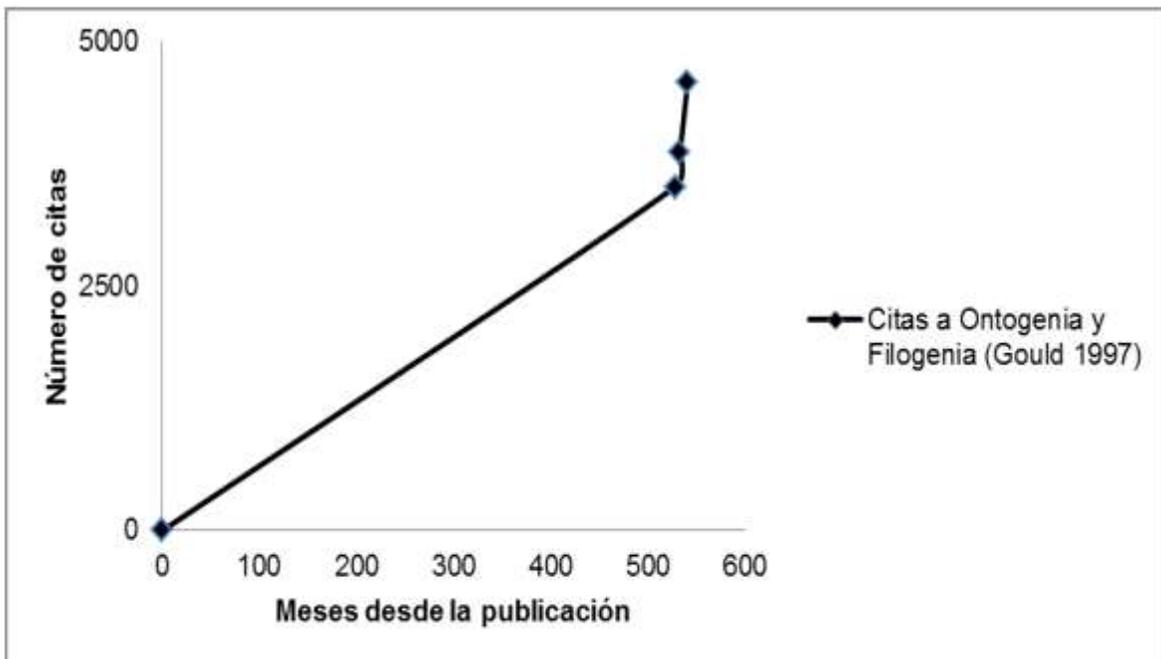


Ilustración 9
Reproducción de la figura 8 de Felsenstein (1985).

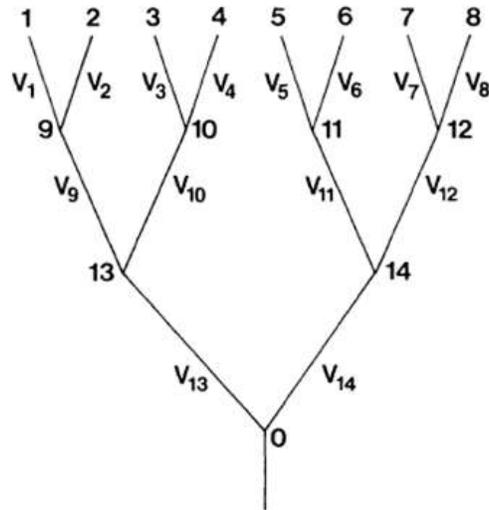


FIG. 8.—An example of a phylogeny, assumed known, from which we can define independent contrasts between taxa. This tree is highly symmetric, so that $v_1 = v_2 = v_3 = v_4 = v_5 = v_6 = v_7 = v_8$, $v_9 = v_{10} = v_{11} = v_{12}$, and $v_{13} = v_{14}$.

Ilustración 10

Árbol filogenético de las siete especies vivas familia *Hominidae*.

Los triángulos representan nodos ancestrales y su posición vertical está aproximada al tiempo (en millones de años atrás) que se estima ha transcurrido desde el inicio de la separación entre las especies vivas.



Ilustración 11

Relaciones filogenéticas al interior del Orden Primates.

Desde el centro de la ilustración, la primera división refiere a los Subórdenes, Strepsirrhini (en azul) y Haplorhini, que comprende dos Infraórdenes, Tarsiiformes (en marrón) y Simiiformes, entre los cuales se distinguen dos Parvórdenes, Platyrrhini (en amarillo) y Catarrhini, donde se diferencian dos Superfamilias, Cercopithecoidea (en verde) y Hominoidea (en magenta). En la ilustración se consideran algunas formas extintas, como Homo sapiens neanderthalensis.

La ilustración proviene del sitio http://10ktrees.fas.harvard.edu/Primates/archive_Version1_dataset.html.

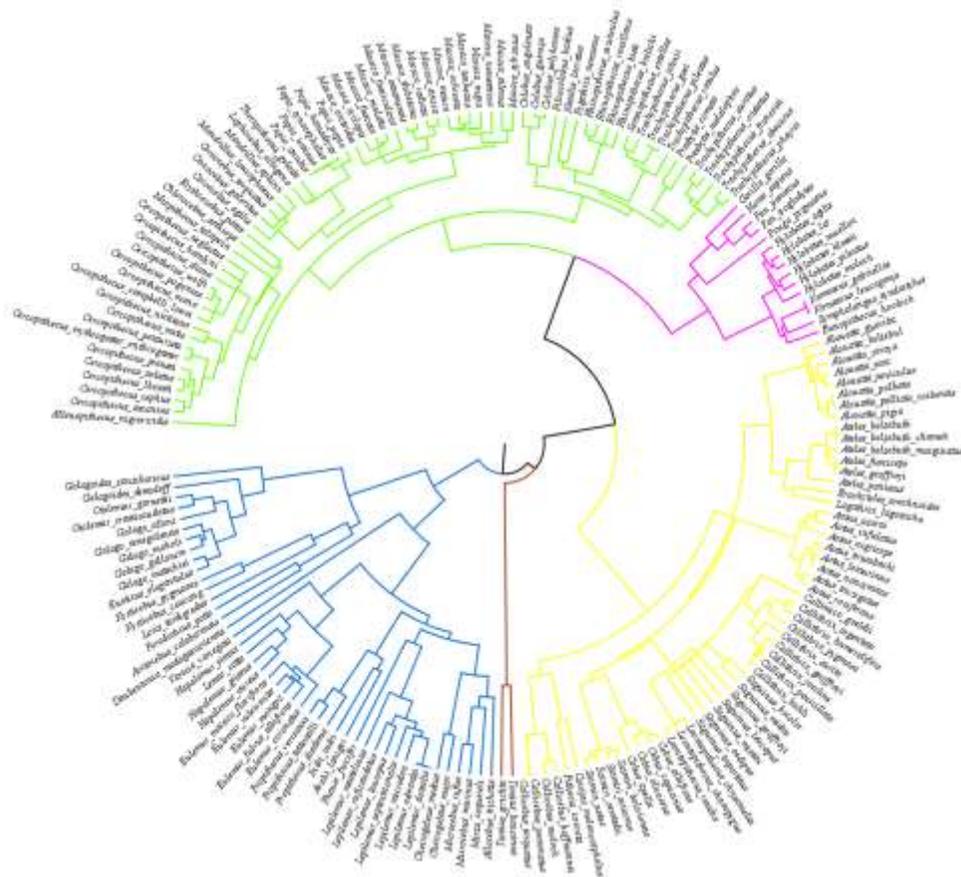


Ilustración 12
Relaciones filogenéticas más aceptadas entre los géneros de *Hominidae* (véase, por ejemplo, Fleagle 2013).

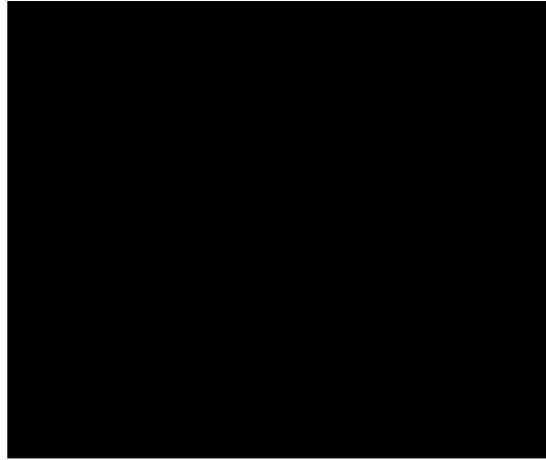


Ilustración 13

Clasificación sistemática de la familia *Hominidae*. Modificada a partir de Wilson y Reeder (2005) y de Moyà-Solà *et al.* (2009:S1-5).



Ilustración 14
Anatomía vocal en tres especies de antropoides.
Tomé la imagen de Fitch (2000:260).

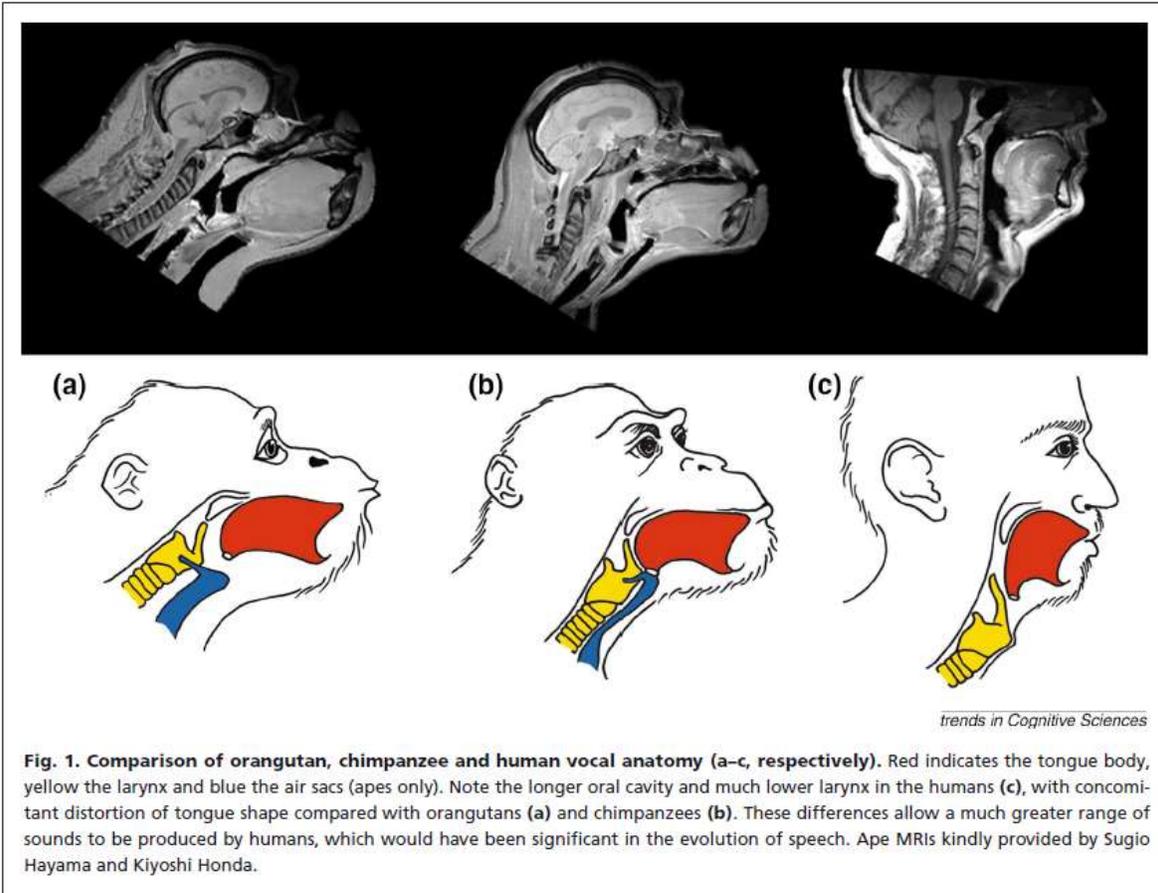


Ilustración 15
Un ejemplo del uso que Sarah daba a las figuras.
Tomé la imagen de Premack (1972).

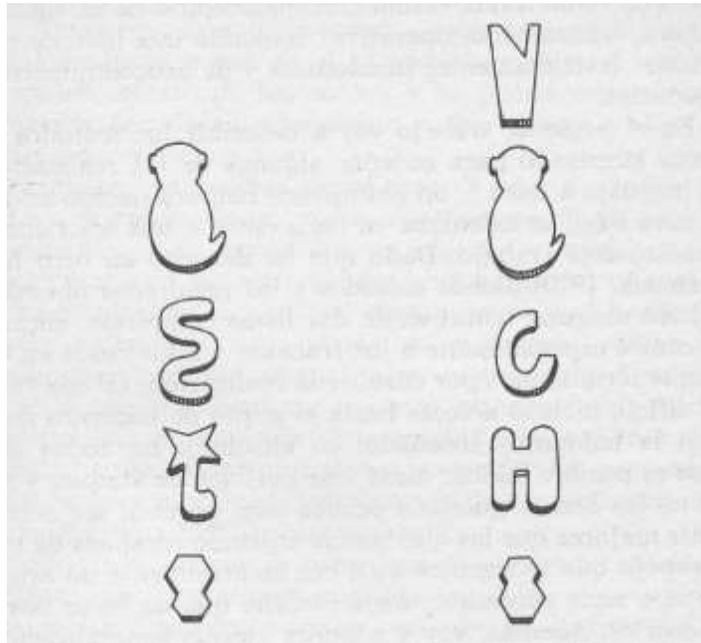


Ilustración 16

Lana, usando sus lexigramas.

Tomé la foto del sitio de *The Language Research Center* (<http://www2.gsu.edu/~wwwlrc/3476.html>).



Ilustración 17

Esta pintura de Michael que ilustra el perro de la foto y que está certificada por Francine Patterson está a la venta.

La imagen fue tomada de <http://www.koko.org/gorilla-art-0>.

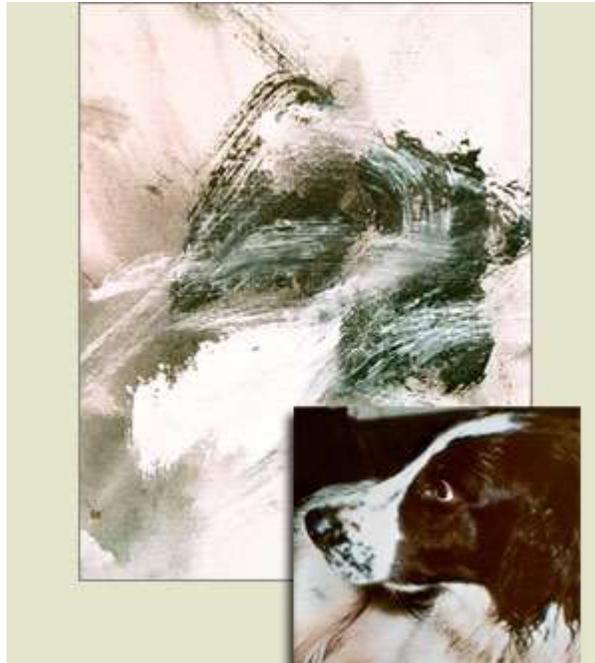


Ilustración 18

Cronograma de las relaciones filogenéticas entre las especies de los géneros *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* y *Homo* que se usó para el análisis de esta investigación.

Los triángulos representan nodos ancestrales y su posición vertical indica el tiempo (en millones de años atrás) que se estima ha transcurrido desde el inicio de la separación entre las especies vivas.

Los datos temporales provienen de Arnold et al. 2010 (véase Tabla 1 en la página 116).

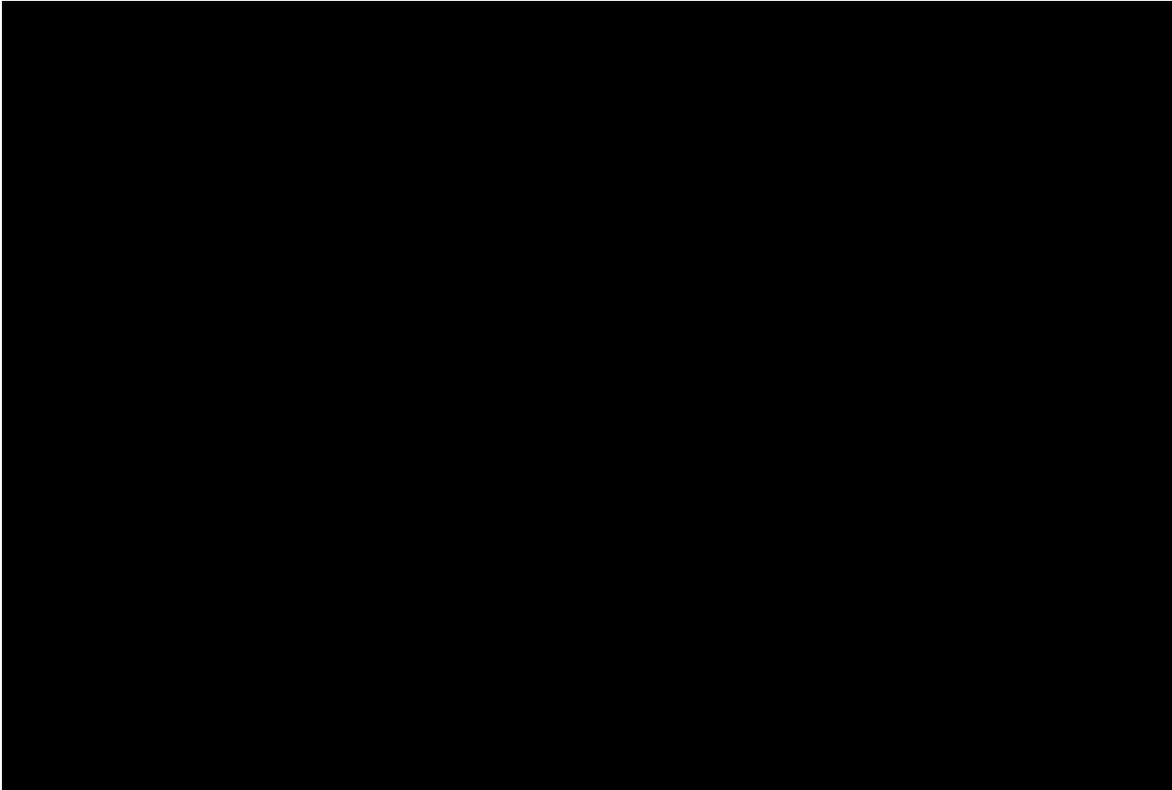


Ilustración 19

Modelo gráfico de la relación entre el grado de neotenia relativo entre las especies de homínidos y el promedio correspondiente del porcentaje de éxito en las pruebas de autorreconocimiento en el espejo.

El análisis de correlación producto momento de Pearson entre los contrastes de Felsestein resultó significativo ($r=-0.9857$, $p\alpha/2=0.0010$, $N=4$, $g.l.=3$).

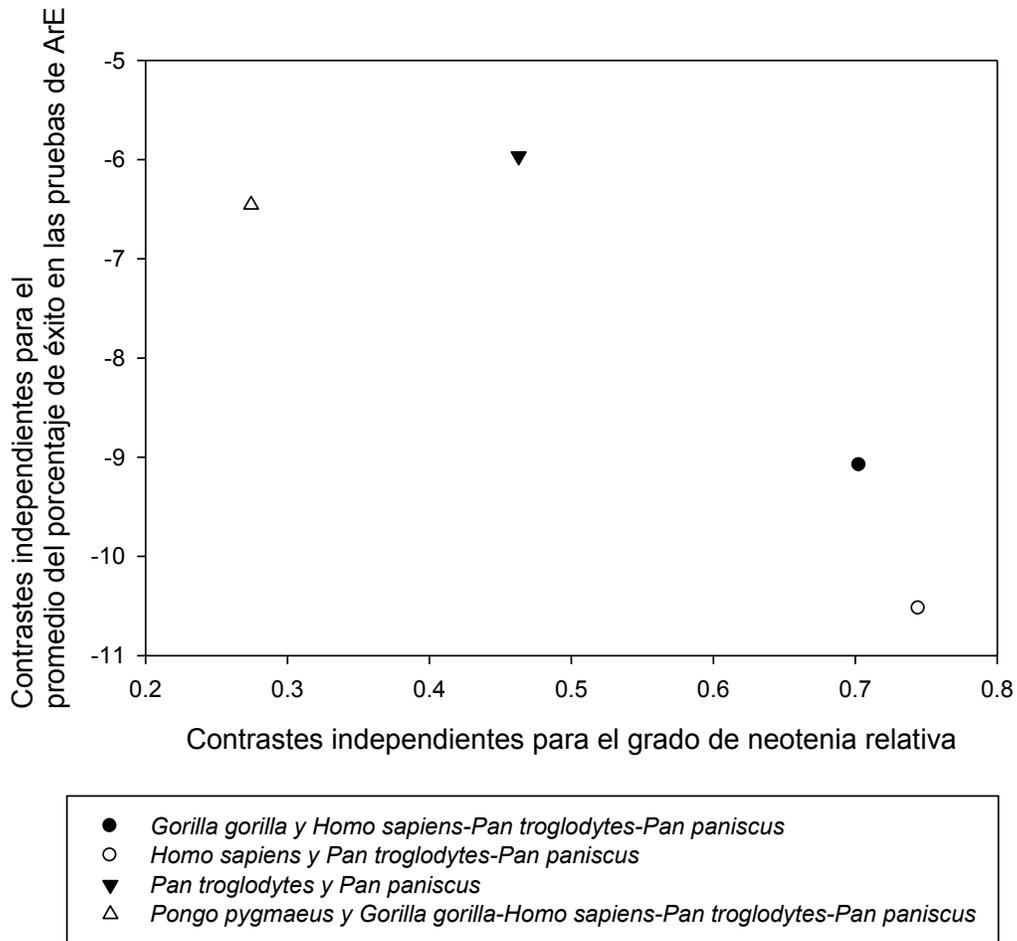


Ilustración 20

Modelo gráfico de la relación entre el promedio por especie de la edad en que las homínidas llegan a su primera reproducción y el correspondiente promedio del porcentaje de éxito en las pruebas de autorreconocimiento.

La correlación entre los contrastes de ambas variables resultó significativa ($r=0.8907$, $pa/2=0.0213$, $N=4$, $g.l.=3$).

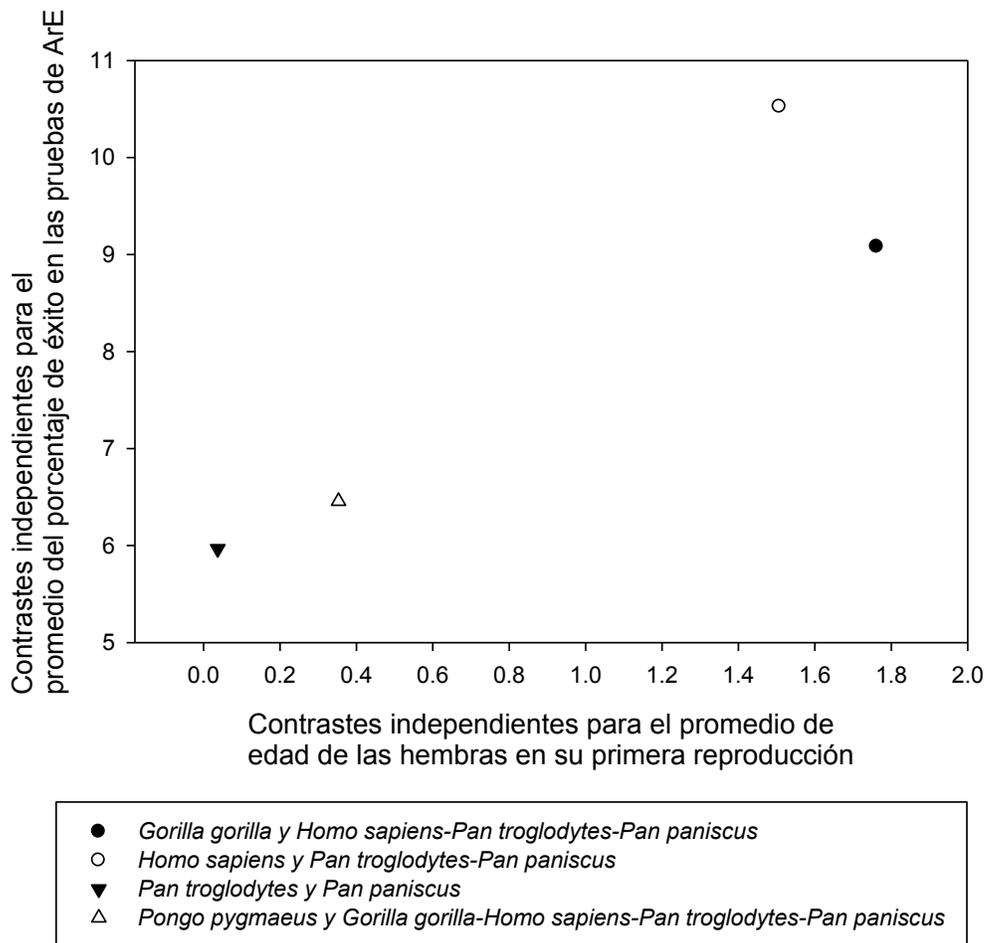


Ilustración 21

Modelo gráfico de la relación entre el grado de neotenia relativo entre las especies de homínidos y el promedio correspondiente del número de lexemas usados por los individuos enculturados.

La correlación entre los contrastes no resultó significativa ($r=-0.7840$, $p\alpha/2=0.0583$, $N=4$, $g.l.=3$).

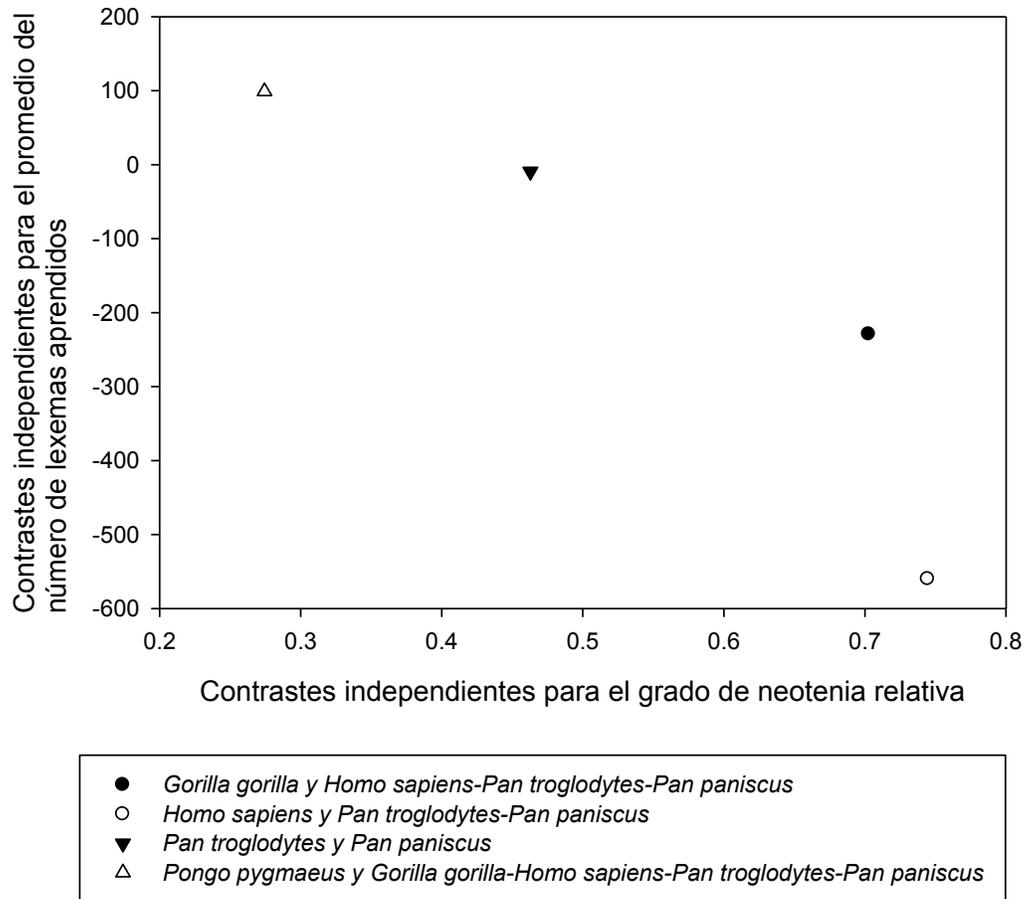
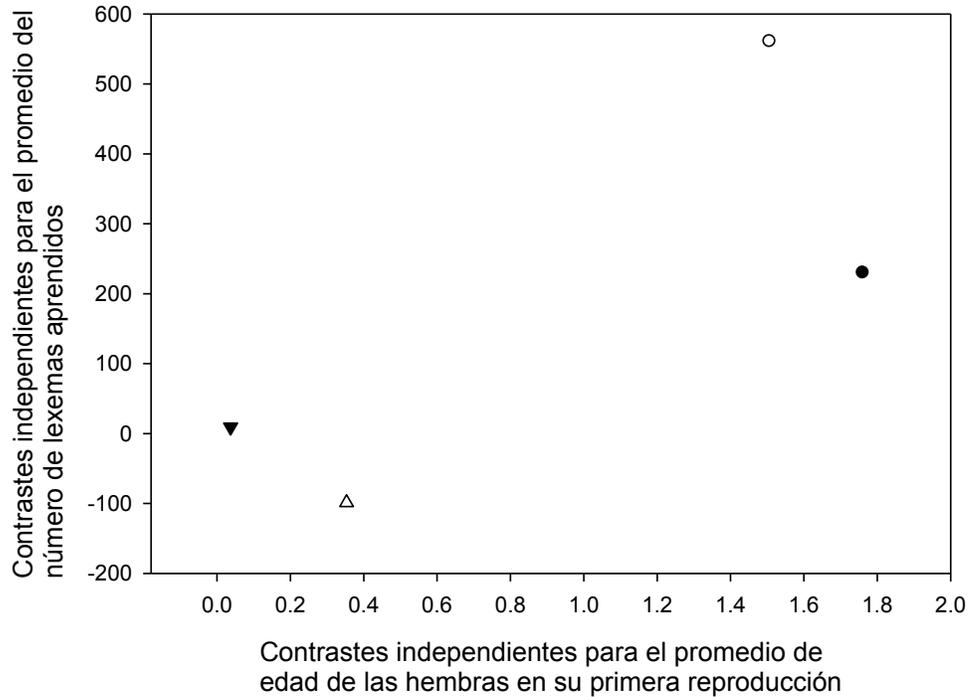


Ilustración 22

Modelo gráfico de la relación entre el promedio por especie de la edad en que las homínidas llegan a su primera reproducción y el promedio correspondiente del número de lexemas usados por los individuos enculturados.

La correlación entre los contrastes resultó significativa ($r=0.8437$, $pa/2=0.0362$, $N=4$, $g.l.=3$)



- *Gorilla gorilla* y *Homo sapiens*-*Pan troglodytes*-*Pan paniscus*
- *Homo sapiens* y *Pan troglodytes*-*Pan paniscus*
- ▼ *Pan troglodytes* y *Pan paniscus*
- △ *Pongo pygmaeus* y *Gorilla gorilla*-*Homo sapiens*-*Pan troglodytes*-*Pan paniscus*

9 Referencias bibliográficas, hemerográficas y electrónicas

- Allen C, 2011 Animal Consciousness. En: Zalta EN (ed.): *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Winter 2011 Edition). <<http://plato.stanford.edu/archives/win2011/entries/consciousness-animal/>> [25 de octubre de 2013].
- Amsterdam B, 1972 Mirror self-image reactions before age two, *Developmental Psychobiology* 5:297-305.
- Anderson JR, 1984 The development of self-recognition: a review. *Developmental Psychobiology* 17:35-49.
- Anderson JR, 1986 Mirror-mediated finding of hidden food by monkeys (*Macaca tonkeana* and *M. fascicularis*). *Journal of Comparative Psychology* 100:237-242.
- Argüelles San Millán JM y Vergara Ortega J, 2006 *Morfogénesis, ontogenia y evolución*. Tesis de Licenciatura en Antropología física. Escuela Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México.
- Arnason U, Gullberg A y Janke A, 1998 Molecular timing of primate divergences as estimated by two nonprimate calibration points. *Journal of Molecular Evolution* 47:718-727.
- Arnold CL, Matthews J y Nunn CL, 2010 The 10kTrees Website: a new online resource for primate phylogeny, *Evolutionary Anthropology* 19:114-118.
- Arora N, Nater A, van Schaik CP, Willems EP, van Noordwijk MA, Goossens B, Morf N, Bastian M, Knott C, Morrogh-Bernard H, Kuze N, Kanamori T, Pamungkas J, Perwitasari-Farajallah D, Verschoor E, Warren K y Krützen M, 2010 Effects of Pleistocene glaciations and rivers on the population structure of Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:21376-21381.
- Atlanta Fulton County Zoo, Inc., 2014 *Chantek*, <http://zooatlanta.org/meet_the_orangutans#ff_s=nWNrk> [4 de mayo de 2014].
- Baars BJ y Gage NM, 2013 *Fundamentals of cognitive neuroscience: a beginner's guide*, Elsevier Academic Press, Waltham.
- Bacon K, 2002 A Study of sign language in chimpanzees, *Nebraska Anthropologist 1 Paper 70*, <<http://digitalcommons.unl.edu/nebanthro/70>> [26 junio 2014].
- Barton R, 1999 The evolutionary ecology of the primate brain. En: Lee PC (ed.) *Comparative primate socioecology*, Cambridge University Press, Cambridge.

- Bayart F y Anderson JR, 1985 Mirror-image reactions in a tool-using, adult male *Macaca tonkeana*, *Behavioural processes* 10:219-227.
- Bekoff M, Allen C y Burghardt GM, 2002 *The cognitive animal: empirical and theoretical perspectives on animal cognition*, MIT Press, Cambridge.
- Berge C y Penin X, 2004 Ontogenetic allometry, heterochrony, and interspecific differences in the skull of African apes, using tridimensional procrustes analysis, *American Journal of Physical Anthropology* 124:124-138.
- Bering JM, 2004 A critical review of the “enculturation hypothesis”: the effects of human rearing on great ape social cognition, *Animal Cognition* 7:201-212.
- Boesch C, 1991 Teaching among wild chimpanzees, *Animal Behaviour* 41:530-532.
- Boesch C, 2002 Cooperative hunting roles among Tai chimpanzees, *Human Nature* 13:27-46.
- Boesch C, y Boesch H, 1989 Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park, *American Journal of Physical Anthropology* 78:547-573.
- Boesch C y Boesch-Achermann H, 2000 *The chimpanzees of the Tai Forest: behavioural ecology and evolution*, Oxford University Press, Oxford.
- Bogin BA, 1997 Evolutionary hypotheses for human childhood, *Yearbook of Physical Anthropology* 40:63–89 (1997)
- Brooks SL, 2012 *Long-term memory of American Sign Language in a chimpanzee (Pan troglodytes)*, Thesis in Master of Science, San Diego State University. <http://sdsu-dspace.calstate.edu/bitstream/handle/10211.10/1936/Brooks_Summer.pdf?sequence=1> [13 de junio de 2013].
- Brosnan SF, 2010 Behavioral development: timing is everything, *Current Biology* 20:R98-R100.
- Buirski P, Plutchik R y Kellerman H, 1978 Sex differences, dominance, and personality in the chimpanzee. *Animal Behaviour* 26:123-129.
- Byrne RW, 1995 Primate cognition: comparing problems and skills, *American Journal of Primatology* 37:127–141.
- Byrne RW, 2000 Evolution of primate cognition, *Cognitive Science* 24:543-570.
- Byrne RW y Whiten A, 1988 *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*, Oxford University Press, Oxford.

- Call J y Tomasello M, 1996 The effect of humans on the cognitive development of apes. En: Russon AE, Bard KA y Parker ST (eds.), *Reaching into thought*, Cambridge University Press, Nueva York.
- Chance MRA y Mead AP, 1953/1998 Social behavior and primate evolution. En: Byrne RW y Whiten A (eds.), *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*, Oxford University Press, Oxford.
- Chiappa P, 2011 Los primates no humanos en el espejo del antropólogo físico. En: Barragán-Solís A y González-Quintero L (eds.), *La complejidad de la antropología física*, Escuela Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México.
- Chiappa P, en prensa Psicología evolucionista: estado actual. En: Díaz JL, Muñoz-Delgado JI y Moreno C (eds.), *Salud mental y teoría evolutiva*, Herder, Ciudad de México.
- Chiappa P, Arenas-Rosas RV, Buenrostro-Alba JR, Castro-Loredo C y Escamilla-Ivanauscaite C, 2001 *Ana en el Espejo I*, I Congreso Mexicano de Primatología, septiembre 2-5, Mérida.
- Chiappa P, Yáñez B y Mondragón-Ceballos R, en preparación During the expectancy violation procedure, spider monkeys use approximate magnitude representations up to three items.
- Colell Mimó M, 2002 A través del espejo: la búsqueda de los orígenes de la autoconciencia. En: Martínez Contreras J y Veá JJ (eds.), *Primates: evolución, cultura y diversidad, homenaje a Jordi Sabater Pi*. Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano, Ciudad de México.
- Collard M y Wood B, 2000 How reliable are human phylogenetic hypotheses?, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:5003–5006.
- Conant LL, 1896 *The number concept: its origins and development*, Mc Millan Company, Nueva York.
- Cowart M, 2004 Embodied cognition. En: Fieser J y Dowden B *Internet Encyclopedia of Philosophy*, <http://www.iep.utm.edu/embodcog/> [12 de febrero de 2011].
- Czeschlik T, 1998 Editorial: animal cognition – the phylogeny and ontogeny of cognitive abilities, *Animal Cognition* 1:1–2.
- Damuth J, 2001 Scaling of growth: plants and animals are not so different, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:2113-2114.
- Darwin C, 1844/2006 Ensayo. En: Pardos F, Charles Darwin y Alfred Russel Wallace: la teoría de la evolución de las especies, Crítica, Barcelona.

- Darwin CR, 1872 *The expression of the emotions in man and animals*, John Murray, Londres. (<http://darwin-online.org.uk>)
- de Haan M, Pascalis O y Johnson MH, 2002 Specialization of neural mechanisms underlying face recognition in human infants, *Journal of Cognitive Neuroscience* 14:199-209.
- de Waal FBM, 1982/tr.1986 *La política de los chimpancés*, Alianza, Madrid.
- de Waal FBM, 1995 Bonobo Sex and Society The behavior of a close relative challenges assumptions about male supremacy in human evolution, *Scientific American* 272:82-88.
- de Waal FBM, 1999 *Good Natured: The Origins of Right and Wrong in Humans and Other Animals*, Harvard University Press, Cambridge.
- Dennett DC, 1996/1995 *Darwin's dangerous idea*, Touchstone, New York.
- Díaz JL, 2007 *La conciencia viviente*, Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México.
- Doncell Rasillo C, 2002 *Antropología social y cultural: glosario*, http://www.conchadoncel.com/Contenidos/Antropos/Glosario_antscCDR.pdf [3 de agosto de 2014]
- Doorey M, 1994 Hinde, Robert A, (1923-) En: Hinde Corsini RJ (ed.), *Encyclopedia of psychology* (2a ed), V. 4, John Wiley & Sons, Nueva York. Disponible en línea en: <http://psychology.jrank.org/pages/305/Robert-Aubrey-Hinde.html#ixzz39uJ8Qkvp> [14 de diciembre de 2010]
- Dukas R, 1998 *Cognitive ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Dunbar RIM, 1992 Neocortex size as a constraint on group size in primates, *Journal of Human Evolution* 20:469-493.
- Ember CR, Ember M y Peregrine PN, 2004 *Antropología*, Pearson Educación, Madrid.
- Essock-Vitale S, 1987 Intelligence and social cognition. En: Smuts BB, Cheney D, Seyfarth R, Wrangham WR y Struhsaker T, *Primate Societies*, University of Chicago Press, Chicago.
- Falk D, 1975 Comparative anatomy of the larynx in man and the chimpanzee: implications for language in Neanderthal, *American Journal of Physical Anthropology* 43:123-132.

- Farroni T, Johnson MH, Menon E, Zulian L, Faraguna D y Csibra G, 2005 Newborns' preference for face-relevant stimuli: effects of contrast polarity, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:17245-17250.
- Feagle JG, 1999 *Primate adaptation and evolution* (second edition), Academic Press, San Diego.
- Feagle JG, 2013 *Primate adaptation and evolution* (third edition), Academic Press, San Diego.
- Feigenson L, Carey S y Hauser M, 2002 The representations underlying infants' choice of more: object files *versus* analog magnitudes, *Psychological Science* 13:150-156.
- Felsenstein J, 1985 Phylogenies and the comparative method, *American Naturalist* 125:1-15.
- Finstermeier K, Zinner D, Brameier M, Meyer M, Kreuz E, Hofreiter M y Roos C, 2013 A mitogenomic phylogeny of living primates, *PLoS ONE (Public Library of Science ONE)* 8:e69504.
- Fisher JA, 1991 Disambiguating anthropomorphism: an interdisciplinary review. En: Bateson P y Klopfer P (eds.), *Perspectives in Ethology, vol. 9, Human understanding and animal awareness*, Plenum, Nueva York.
- Fisher JA, 1990/1996 The myth of anthropomorphism. En: Bekoff M y Jamieson D (eds), *Readings in animal cognition*, MIT Press, Cambridge.
- Fouts R y Mills ST, 1997/tr.1999 *Primos hermanos: lo que me han enseñado los chimpancés acerca de la condición humana*, Ediciones Grupo Zeta, Barcelona.
- Fouts RS, Fouts DH y Van Cantfort TE, 1989 The infant Loulis learns signs from cross-fostered chimpanzees. En: Gardner RA, Gardner BT y Van Cantfort TE (eds.), *Teaching sign language to chimpanzees*, State University of New York Press, Albany.
- Frank MC, Everett DL, Fedorenko E y Gibson E, 2008 Number as a cognitive technology: evidence from Piraha □ language and cognition, *Cognition* 108:819-824.
- Freckleton RP, Harvey PH y Pagel M, 2002 Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence, *The American Naturalist* 160:712-726.
- Furness W, 1916 Observations on the mentality of chimpanzees and orang-utans, *Proceedings of the American Philosophical Society* 55:281-290.
- Furuichi T, 1987 Social interactions and the life history of female *Pan paniscus* in Wamba, Zaire, *International Journal of Primatology* 10:173-197.

- Galdikas BFM y Wood JW, 1990 Birth spacing patterns in humans and apes, *American Journal of Physical Anthropology* 83:185-191.
- Gallup GGJr, 1968 Mirror image stimulation, *Psychological Bulletin* 70:782-793.
- Gallup GGJr, 1970 Chimpanzees: self-recognition, *Science* 167:86-87.
- Gallup GGJr, 1977 Self recognition in primates: A comparative approach to the bidirectional properties of consciousness, *American Psychologist* 32:329-338.
- Gallup GGJr, 1982 Self awareness and the emergence of mind in primates, *American Journal of Primatology* 2:237-248.
- Gallup GGJr, 1991 Toward a comparative psychology of self-awareness: species limitations and cognitive consequences. En: Goethals GR y Strauss J, *The self: an interdisciplinary approach*, Springer-Verlag, Nueva York.
- Gallup GGJr y Suarez SD, 1986 Self-awareness and the emergence of mind in humans and other primates. En: Suls J y Greenwald AG (eds.), *Psychological perspectives on the self, vol. 3*, Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale.
- Gallup GGJr, Wallnau LB y Suarez SD, 1980 Failure to find self-recognition in mother-infant and infant-infant rhesus monkey pairs, *Folia Primatologica* 33:210-219.
- Gardner RA, Gardner BT y Van Cantfort TE, 1989 *Teaching sign language to chimpanzees*, SUNY Press, Albany.
- Giacobini G. y Giraudi R, 1986 E l'uomoincontró la scimmia, *KOS* 23:14-37.
- Goodall J 1977, Infant killing and cannibalism in free-living chimpanzees, *Folia primatologica* 28: 259-282.
- Goodall J y Berman P, 2000 *Reason for hope: a spiritual journey*, Warner Books Inc, Nueva York.
- Gordon P, 2004 Numerical cognition without words: evidence from Amazonia, *Science* 306:496-499.
- Gould SJ, 1977 *Ontogeny and phylogeny*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Gould SJ, 1980/1994 *El pulgar del panda*, Crítica, Barcelona.
- Gould SJ, 1989/1999 *La vida maravillosa*, Crítica, Barcelona.
- Gould SJ, 2000 Of coiled oysters and big brains: how to rescue the terminology of heterochrony, now gone astray, *Evolution & Development* 2:241-248.

- Gould SJ, 2002 *The structure of evolutionary theory*, The Belknap Press of the Harvard University Press, Cambridge.
- Grehan JR, 2006 Mona Lisa smile: the morphological enigma of human and great ape evolution, *The Anatomical Record* 289B:139-157.
- Grehan JR y Schwartz JH, 2009 Evolution of the second orangutan: phylogeny and biogeography of hominid origins, *Journal of Biogeography* 36:1823-1844.
- Hall BK, 2003 Evo-devo: evolutionary developmental mechanisms, *International Journal of Developmental Biology* 47:491-495.
- Hamilton WD, 1964 The Genetical Evolution of Social Behavior, *Journal of Theoretical Biology* 7:1-52.
- Harvey PH y Pagel MD, 1991 *The comparative method in evolutionary biology*, Oxford University Press, Oxford.
- Hauser MD, 2000a What do animals think about numbers?, *American Scientist* 8:144-151.
- Hauser MD, 2000b *Wild minds: what animals really think*, Henry Holt and Company, Nueva York.
- Hauser MD y Carey S, 2003 Spontaneous representations of small numbers of objects by rhesus macaques: examinations of content and format, *Cognitive Psychology* 47: 367-401.
- Hauser MD, Carey S y Hauser LB, 2000 Spontaneous number representation in semi-free-ranging rhesus monkeys, *Proceedings of the Royal Society of London B* 267:829-833.
- Hauser MD, Macneilage P y Ware M, 1996 Numerical representations in primates, *Proceedings of National Academy of Sciences* 93:1514-1517.
- Hayes C, 1951 *The ape in our home*, Harper, Nueva York.
- Hayes KJ y Hayes C, 1951 The intellectual development of a home-raised chimpanzee, *Proceedings of the American Philosophical Society* 95:105-109.
- Hayes KJ y Hayes C, 1952 Imitation in a home-raised chimpanzee, *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 45:450.
- Hayes KJ y Hayes C, 1967 Imitation in a home-raised chimpanzee. En: Riopelle AJ (ed.), *Animal problem solving: selected readings, vol. 7*, Penguin modern psychology, Penguin Books, Londres.
- Heyes CM, 1998 Theory of mind in nonhuman primates, *Behavioral and Brain Sciences* 21:101-114.

- Hill SD, Bundy RA, Gallup GG Jr y McClure MK, 1970 Responsiveness of young nursery-reared chimpanzees to the mirrors, *Proceedings of the Louisiana Academy of Sciences* 33:77-82.
- Hillix WA y Rumbaugh DM, 2004 Animal bodies, human minds: ape, dolphin, and parrot language skills, Kluwer Academic/Plenum, Nueva York.
- Hinde RA, 1966/1970 Animal behavior: a synthesis of ethology and comparative psychology, McGraw-Hill Book, New York.
- Horai S, Satta Y, Hayasaka K, Kondo R, Inoue T, Ishida T y Takahata N, 1992 Man's place in Hominoidea revealed by mitochondrial DNA genealogy, *Journal of Molecular Evolution* 35:32-43.
- Horner V y Whiten A, 2005 Causal knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and children (*Homo sapiens*), *Animal Cognition* 8:164-181.
- Humphrey NK, 1976 The social function of intellect. En: Bateson P y Hinde R (eds.), *Growing points in ethology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Huxley J Sir, 1932(1ª ed.)/1972(2ª ed.) Problems of relative growth, Dover Publications, Nueva York.
- Israfil H, Zehr SM, Mootnick AR, Ruvolo M y Steiper ME, 2011 Unresolved molecular phylogenies of gibbons and siamangs (Family: *Hylobatidae*) based on mitochondrial, Y-linked, and X-linked *loci* indicate a rapid Miocene radiation or sudden vicariance event, *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58:447-455.
- Itakura S, 1987a Mirror guided behavior in Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*), *Primates* 28:149-161.
- Itakura S, 1987b Use of a mirror to direct their responses in Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*), *Primates* 28:343-352.
- Joffe TH, 1997 Social pressures have selected for an extended juvenile period in primates, *Journal of Human Evolution* 32:593-605.
- Jolly A, 1966 Lemur social behavior and primate intelligence, *Science* 153:501-506.
- Kafka F, 1917/2011 *Informe para una Academia y otros textos*, Segovia J y Beck V (trads.), Maldoror ediciones, Unión Europea. http://www.maldororediciones.eu/pdfs/maldororediciones_kafka_informe_para_una_academia.pdf [29 abril 2014].

- Kaplan H, Hill K, Lancaster J y Hurtado AM, 2000 A theory of human life history evolution: diet, intelligence, and longevity, *Evolutionary Anthropology Issues News and Reviews* 9:156-185.
- Kellogg WN y Kellogg LA, 1933/(Facsímil)1967 The ape and the child: a comparative study of the environmental influence upon early behavior, Hafner Publishing Company, New York.
- King JE y Figueredo AJ, 1997 The five-factor model plus dominance in chimpanzee personality, *Journal of Research in Personality* 31:257-271.
- Klingenberg CP, 1998 Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny, *Biological Review* 73:79-123.
- Knott CD, 2001 Female reproductive ecology of the apes: implications for human evolution. En: Ellison PT (ed.), *Reproductive ecology and human evolution*, Walter de Gruyter, New York.
- Köhler W, 1921/1989 Experimentos sobre la inteligencia de los chimpancés, Debate, Madrid.
- Kuroda S, 1979 Grouping of the pygmy chimpanzees, *Primates* 20:161-183.
- Lameira AR, Hardus ME, Kowalsky B, de Vries H, Spruijt BM, Sterck EH y Wich SA, 2013 Orangutan (*Pongo* spp.) whistling and implications for the emergence of an open-ended call repertoire: a replication and extension, *The Journal of the Acoustical Society of America* 134: 2326-2335.
- Leigh SR y Shea BT, 1995 Ontogeny and the evolution of adult body size dimorphism in apes, *American Journal of Primatology* 36:37-60.
- Lieberman DE, Carlo J, Ponce de Leon M y Zollikofer CPE, 2007 A geometric morphometric analysis of heterochrony in the cranium of chimpanzees and bonobos, *Journal of Human Evolution* 52(6):647-662.
- Lieberman P, 1973/tr.1976 Un enfoque unitario de la evolución del lenguaje. En: Sánchez de Zavala U (comp.), *Sobre el lenguaje de los antropoides*, Siglo XXI, México.
- Lipton JS y Spelke ES, 2003 Origins of number sense: large-number discrimination in human infants, *Psychological Science* 14:396-401.

Locke DP, Hillier LDW, Warren WC, Worley KC, Nazareth LV, Muzny DM, Yang S-P, Wang Z, Chinwalla AT, Minx P, Mitreva M, Cook L, Delehaunty KD, Fronick C, Schmidt H, Fulton LA, Fulton RS, Nelson JO, Magrini V, Pohl CG, Graves TA, Markovic C, Cree A, Dinh HH, Hume J, Kovar CL, Fowler GR, Lunter G, Meader S, Heger A, Ponting CP, Marques-Bonet T, Alkan C, Chen L, Cheng Z, Kidd JM, Eichler EE, White S, Searle S, Vilella AJ, Chen Y, Flicek P, Ma J, Raney B, Suh B, Burhans R, Herrero J, Haussler D, Faria R, Fernando O, Darré F, Farré D, Gazave E, Oliva M, Navarro A, Roberto R, Capozzi O, Archidiacono N, DellaValle G, Purgato S, Rocchi M, Konkel MK, Walker JA, Ullmer B, Batzer MA, Smit AFA, Hubley R, Casola C, Schrider DR, Hahn MW, Quesada V, Puente XS, Ordoñez GR, López-Otín C, Vinar T, Brejova B, Ratan A, Harris RS, Miller W, Kosiol C, Lawson HA, Taliwal V, Martins AL, Siepel A, Choudhury AR, Xin M, Degenhardt J, Bustamante CD, Gutenkunst RN, Mailund T, Dutheil JY, Hobolth A, Schierup MH, Ryder OA, Yoshinaga Y, deJong PJ, Weinstock GM, Rogers J, Mardis ER, Gibbs RA y Wilson RK, 2011 Comparative and demographic analysis of orang-utan genomes, *Nature* 469:529-533.

Lockwood CA, Kimbel WH y Lynch JM, 2004 Morphometrics and hominoid phylogeny: support for a chimpanzee–human clade and differentiation among great ape subspecies, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:4356–4360.

Lorenz K, 1950/1985 El todo y las partes en las sociedades animal y humana. Un examen metodológico. En: Lorenz K, *Sobre las conductas animal y humana*, Obras maestras del pensamiento contemporáneo, Editorial Planeta-De Agostini, Barcelona.

Lorenz K, 1965/1985 *Sobre las conductas animal y humana*, Editorial Artemisa, Ciudad de México.

Lorenz K, 1966/2005 *Sobre la agresión: el pretendido mal*, Siglo XXI, Ciudad de México.

MacLean EL, Matthews LJ, Hare BA, Nunn CL, Anderson RC, Aureli F y Wobber V, 2012 How does cognition evolve? Phylogenetic comparative psychology, *Animal Cognition* 15:223-238.

Maestriperi D, 2003 *Primate Psychology*, Harvard University Press Cambridge Massachussets.

Marino L, Reiss D y Gallup GGJr, 1994 Mirror self-recognition in bottlenose dolphins: implications for comparative investigations of highly dissimilar species. En: Parker ST, Mitchell RW y Boccia ML (eds.), *Self-awareness in animals and humans: developmental perspectives*, Cambridge University Press, Cambridge.

Marsh J, 2011 *Project Nim*, BBC Films, Red Box Films y Passion Films.

Martin RD, 1981 Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates, *Nature* 293:57-60.

- Matsuzawa T, 1996 Chimpanzee intelligence in nature and in captivity: isomorphism of symbol use and tool use. EN: McGrew WC, Marchant LF y Nishida T (eds.), *Great ape societies*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Matsuzawa T, 2003 The Ai project: historical and ecological contexts. *Animal Cognition* 6:199–211.
- McKinney ML y McNamara KJ, 1991 *Heterochrony: the evolution of ontogeny*, Plenum Press, Nueva York.
- McKone E, Crookes K y Kanwisher N, 2009 The cognitive and neural development of face recognition in humans, *The Cognitive Neurosciences* 4:467-482.
- McKone E, Crookes K, Jeffery L y Dilks DD, 2012 A critical review of the development of face recognition: experience is less important than previously believed, *Cognitive Neuropsychology* 29:174-212.
- Miles HL, 2004 Communication in gorillas and orangutans. En: Parker ST, Mitchell RW y Miles HL, *The mentalities of Gorillas and orangutans: comparative perspectives*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Miles HLW, 1978 *Conversations with apes: the use of sign language by two chimpanzees*, Doctoral Dissertations, University of Connecticut.
- Milton K, 1981 Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development, *American Anthropologist* 83:534-548.
- Mitteroecker P, Gunza P, Bernhanda M, Schaefera K y Booksteina FL, 2004 Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans, *Journal of Human Evolution* 46:679–698.
- Morgan LLC, 1898 *An introduction to comparative psychology*, Walter Scott, Londres.
- Morin PA, Moore JJ, Chakraborty R, Jin L, Goodall J y Woodruff DS, 1994 Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of chimpanzees, *Science* 265:1193-1201.
- Morris D, 1977 *Man watching. A field guide to human behavior*, Harry N. Abrams Inc. Publishers, Nueva York.
- Morton J y Johnson MH, 1991 CONSPEC and CONLERN: a two-process theory of infant face recognition, *Psychological review* 98:164.
- Mosby's Medical Dictionary 8th edition, 2009 *Functional differentiation*, Elsevier <http://medical-dictionary.thefreedictionary.com/functional+differentiation> [11 de agosto de 2014].

- Müller GB, 2007 Evo-devo: extending the evolutionary synthesis, *Nature Reviews Genetics* 8:943-949.
- Murillo Rojas M y Sánchez Corrales V, 2002 *Léxico básico de los niños preescolares costarricenses*, Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José.
- Nakamura M e Itoh N, 2005 hand clasp grooming chimp: notes on the behavior of a newly immigrated female chimpanzee to the mahale M group, *Pan Africa News* 12:20.
- Nakamura M y Uehara S, 2004 Proximate factors of different types of grooming hand-clasp in Mahale chimpanzees: implications for chimpanzee social customs, *Current Anthropology* 45:108-114.
- Nishida T, Takasaki H, Takahata Y, 1990 Demography and reproductive profiles. En: Nishida T (ed.), *The chimpanzees of the Mahale mountains*, University of Tokyo Press, Tokyo.
- Nobel Prize, 1973 *Presentation Speech*, http://www.nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/laureates/1973/presentation-speech.html [4 julio 2012].
- Nunn CL, 2011 *The comparative approach in evolutionary anthropology and biology*, University of Chicago Press, Chicago.
- Olson MV y Varki A, 2003 Sequencing the chimpanzee genome: insights into human evolution and disease, *Nature Reviews Genetics* 4:20-28.
- Pagel M, 1999 Inferring the historical patterns of biological evolution, *Nature* 401:877-884.
- Parker ST, 1991 A developmental approach to the origins of self-recognition in great apes, *Human Evolution* 6:435-449.
- Parker ST, 1994 Incipient mirror self-recognition in zoo gorillas and chimpanzees. En: Parker ST, Mitchell RW, Boccia ML (eds.), *Self-awareness in animals and humans: developmental perspectives*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Parker ST, 1996 Using cladistic analysis of comparative data to reconstruct the evolution of cognitive development in hominids. En: Martins EP, *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*, Oxford University Press, Oxford.
- Parker ST, Mitchell RW y Boccia ML, 1994 *Self-awareness in animal and humans: developmental perspectives*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Patterson FGP, 1978 Conversation with a gorilla, *National Geographic* 154:438-465.

- Patterson FGP y Cohn RH, 1994 Self-recognition and self-awareness in lowland gorillas. En: Parker ST, Mitchell RW y Boccia ML (eds.), *Self-awareness in animals and humans: developmental perspectives*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Penin X y Baylac M, 1999 Comparaison tridimensionnelle des cranes de *Pan* et *Pongo* par superpositions procrustéennes, *Life Sciences* 322:1099–1104.
- Penin X, Berge C y Baylac M, 2002 Ontogenetic study of the skull in modern humans and the common chimpanzees: neotenic hypothesis reconsidered with a tridimensional Procrustes analysis, *American Journal of Physical Anthropology* 118:50-62.
- Pepys S, 1661 Sin título. En: Bright (transc.) y Wheatley (ed.), *The Diary of Samuel Pepys*, Project Gutenberg E-text, <http://www.archive.org/stream/diaryofsamuelpep04131gut/old/sp16g10.txt> [12 de junio de 2013].
- Perelman P, Johnson WE, Roos C, Seuánez HN, Horvath JE, Moreira MAM, Kessing B, Pontius J, Roelke M, Rumpler Y, Schneider MPC, Silva A, O'Brien SJ y Pecon-Slattey J, 2011 A molecular phylogeny of living primates, *Public Library Of Science Genetics* 7:1-17.
- Phyllysyn Z, 1999/2003 ¿Qué hay en la mente? En: Lepore E y Pylysyn Z (eds.), Madrigal Hernández V (tr.), *¿Qué es la ciencia cognitiva? Una visión multidisciplinaria*, Oxford University Press, Ciudad de México.
- Pianka ER, 1970 On r- and K-Selection, *The American Naturalist* 104:592-597.
- Platt MM y Thompson RL, 1985 Mirror responses in a Japanese macaque troop (Arashiyama West), *Primates* 26:300-314.
- Plotnik JM, de Waal FBM y Reiss D, 2006 Self-recognition in an Asian elephant, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:17053–17057.
- Posada S y Colell M, 2007 Another gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) recognizes himself in a mirror, *American Journal of Primatology* 69:576-583.
- Povinelli DJ, 1987 Monkeys, apes, mirrors and minds: the evolution of self-awareness in primates, *Human Evolution* 2:493-507.
- Povinelli DJ, 1993 Reconstructing the evolution of mind, *American Psychologist* 48:493-509.
- Povinelli DJ, Nelson KE y Boysen ST, 1992 Comprehension of role reversal in chimpanzees: evidence of empathy?, *Animal Behaviour* 43:633-640.

- Povinelli DJ, Rulf AB, Landau KR y Bierschwale DT, 1993 Self-recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*): distribution, ontogeny, and patterns of emergence, *Journal of Comparative Psychology* 107:347-372.
- Premack D, 1971/tr.1976 Algunas características generales de un método para enseñar el lenguaje a los organismos que normalmente no lo adquieren. En: Sánchez de Zavala V (comp.), *Sobre el lenguaje de los antropoides*, Siglo XXI, México.
- Premack D y Premack AJ, 1983 *The mind of an ape*, Norton, Nueva York.
- Premack D y Woodruff G, 1978 Does the chimpanzee have a theory of mind?, *Behavioral and Brain Sciences* 1:515-526.
- Premack D y Woodruff G, 1979 Intentional communication in the chimpanzee: the development of deception, *International Journal of Cognitive Psychology* 7:333-362.
- Prior H, Schwarz A y Güntürkün O, 2008 Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): evidence of self-recognition, *PLOS B (Public Library of Science Biology)* 6:e202.
- RAE (Real Academia de la Lengua Española), 2003 *Diccionario de la Lengua Española* 23ª Ed., <http://www.rae.es/rae.html> [26 de mayo de 2011].
- Rajala AZ, Reininger KR, Lancaster KM y Populin LC, 2010 Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) do recognize themselves in the mirror: implications for the evolution of self-recognition, *PLOS One (Public Library of Science One)* 5: e12865.
- Reiss D y Marino L, 2001 Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: A case of cognitive convergence, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98(10):5937–5942.
- Rilling JK, 2006 Human and nonhuman primate brains: are they allometrically scaled versions of the same design?, *Evolutionary Anthropology* 15:65–77.
- Rivas ECM, 2003 *GIMME GIMME GIMME: the recent signing behaviour of chimpanzees (Pan troglodytes) in interactions with longtime human companions*, Tesis doctoral, Proefschrift Katholieke Universiteit Nijmegen, <http://repository.uibn.ru.nl/handle/2066/76506> [5 de junio de 2014].
- Robertson DS, 1991 Feed-back theory and Darwinian evolution, *Journal of Theoretical Biology* 152:469-484.
- Romanes GJ, 1882/1884/2012 *Animal Intelligence*, The International Scientific Series, vol. XLIV, Project Gutenberg, eBook #40459, <http://www.gutenberg.org/files/40459/40459-h/40459-h.htm> [3 abril 2011].

- Rowe N, 1996 *The pictorial guide to the living primates*, Pogonias Press, New York.
- Rumbaugh DM, Beran MJ y Savage-Rumbaugh ES, 2003 Language. En: Maestriperi D (ed.), *Primate Psychology*, Harvard University Press, Cambridge.
- Russon AE, Bard KA y Parker ST, 1999 *Reaching into thought: the minds of the great apes*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Santos LR, Barnes JL y Mahajan N, 2005 Expectations about numerical events in four lemur species (*Eulemur fulvus*, *Eulemur mongoz*, *Lemur catta* and *Varecia rubra*), *Animal Cognition* 8:253–262.
- Sarringhaus L A, McGrew WC y Marchant LF, 2005 Misuse of anecdotes in primatology: lessons from citation analysis, *American Journal of Primatology* 65:283-288.
- Savage-Rumbaugh ES y Lewin R, 1996 *Kanzi P: the ape at the brink of the human mind*, John Wiley & Sons, Nueva York.
- Savage-Rumbaugh ES, Murphy J, Sevcik RA, Brakke KE, Williams SL, Rumbaugh DM y Bates E 1993 Language comprehension in ape and child, *Monographs of the Society for Research in Child Development* 58:i+iii+v-vi+1-252.
- Savage-Rumbaugh S y McDonald K, 1988/2002 Deception and social manipulation in symbol-using apes. En: Byrne R y Whiten A (eds.), *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*, Clarendon Press, Oxford.
- Savage-Rumbaugh S, McDonald K, Sevcik RA, Hopkins WD y Rubert E, 1986 Spontaneous symbol acquisition and communicative use by pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*), *Journal of Experimental Psychology* 115:211-235.
- Savage-Rumbaugh S, Stuart GS y Taylor JT, 1998 *Apes, language, and the human mind*, Oxford University Press, Nueva York.
- Semendeferi K y Damasio H, 2000 The brain and its main anatomical subdivisions in living hominoids using magnetic resonance imaging, *Journal of Human Evolution* 38:317–332.
- Semendeferi K, Lu A, Schenker N, Damasio H, 2002 Humans and great apes share a large frontal cortex, *Nature Neuroscience* 5: 272–276.
- Shaner DE y Hutchinson RD, 1990 Neuroplasticity and temporal retardation of development (paedomorphic morphology) in human evolution: a consideration of biological requirements for the plasticity of human cognition and the potential acquisition of culturally dependent ethical world views, *Human Evolution* 5:175-191.

- Shanker SG y King BJ, 2002 The emergence of a new paradigm in ape language research: beyond interactionism, *Behavioral and Brain Sciences* 25:646-651.
- Shea BT, 1983 Allometry and heterochrony in the African apes, *American Journal of Physical Anthropology* 62:275-289.
- Sibley CG y Ahlquist JE, 1984 The phylogeny of the hominoid primates, as indicated by DNA-DNA hybridization, *Journal of Molecular Evolution* 20:2-5.
- Smith KK, 2003 Time's arrow: heterochrony and the evolution of development. *International Journal of Developmental Biology* 47:613-621.
- Somel M, Franz H, Yan Z, Lorenc A, Guo S, Giger T, Kelso J, Nickel B, Dannemann M, Bahn S, Webster MJ, Weickert CS, Lachmann M, Pääbo S y Khaitovich P, 2009 Transcriptional neoteny in the human brain, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:5743–5748.
- Spencer H, 1860/1891 Bain on the emotions and the will, *The British and foreign Medico-chirurgical Review or Quarterly Journal of Practical Medicine and Surgery* XXV (January - April) Review V:42-52. <http://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=mdp.39015024483615;view=1up;seq=56> [9 de noviembre de 2013].
- Stanford CB, 1996 The hunting ecology of wild chimpanzees: implications for the evolutionary ecology of Pliocene hominids, *American Anthropologist* 98:96-113.
- Stauffer RL, Walker A, Ryder OA, Lyons-Weiler M y Hedges SB, 2001 Human and ape molecular clocks and constraints on paleontological hypotheses, *The American Genetic Association* 92:469–474.
- Stone AC, Battistuzzi FU, Kubatko LS, Perry GH, Trudeau E, Lin H y Kumar S, 2010 More reliable estimates of divergence times in *Pan* using complete mtDNA sequences and accounting for population structure, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:3277-3288.
- Sugiyama Y, 1994 Age-specific birth rate and lifetime reproductive success of chimpanzees at Bossou, Guinea, *American Journal of Primatology* 32:311-328.
- Swartz KB y Evans S, 1994 Social and cognitive factors in chimpanzee and gorilla mirror behavior and self-recognition. En: Parker ST, Mitchell RW y Boccia ML (eds.), *Self-awareness in animals and humans: developmental perspectives*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Takahata Y, Ihobe H y Idani G, 1996 Comparing copulations of chimpanzees and bonobos: do females exhibit proceptivity or receptivity? En: McGrew W, Nishida T, Marchant L (eds.), *Great ape societies*, Cambridge University Press, Cambridge.

- Tennie C, Call J y Tomasello M, 2006 Push or pull: imitation vs. emulation in great apes and human children, *Ethology* 112:1159-1169.
- Terrace HS, Petitto LA, Sanders RJ y Bever TG, 1979 Can an ape create a sentence?, *Science* 206:891-902.
- The gorilla foundation, 2014 *Home* › *PROJECT KOKO* › *Progress & Plans*. <http://www.koko.org/progress-plans> [26 de junio de 2014].
- Thomas H, 2009 Discovering Lightner Witmer: a forgotten hero of psychology, *Journal of Scientific Psychology* 3-13. http://www.psyencelab.com/images/Discovering_Lightner_Witmer.pdf [19 de noviembre de 2013].
- Tinbergen N, 1963 On aims and methods of ethology, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20:410-433.
- Tomasello M, 1999 *The cultural origins of human cognition*, Harvard University Press, Cambridge.
- Tomasello M y Call J, 2004 The role of humans in the cognitive development of apes revisited, *Animal Cognition* 7:213-215.
- Tornow MA Skelton RR, 2011 A priori assumptions about characters as a cause of incongruence between molecular and morphological hypotheses of primate interrelationships, *Primates* 53:83-96.
- Trivers RL, 1971 The evolution of reciprocal altruism, *Quarterly Review of Biology* 46: 35-57.
- Trivers RL, 1974 Parent-Offspring Conflict, *American Zoologist* 14:249-264.
- Uller C, Hauser M y Carey S, 2001 Spontaneous representation of number in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*), *Journal of Comparative Psychology* 115: 248-257.
- Uller C, Jaeger R, Guidry, G y Martin C, 2003 Salamanders (*Plethodon cinereus*) go for more: rudiments of number in an amphibian, *Animal Cognition* 6:105-112.
- Varela FG, Maturana HR y Uribe R, 1974 Autopoiesis: the organization of living systems, its characterization and a model, *Biosystems* 5:187-196.
- Vera Cortés JL, 1989 *Neotenia y evolución humana*, Tesis de Licenciatura en Antropología física, Escuela Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México.
- Wake DB, 1978 Shape, form, development, ecology, genetics, and evolution, *Paleobiology* 4:96-99.

- Wallauer B, 2013 *Chimpanzee Central - Waterfall Displays*, The Jane Goodall Institute <http://www.janegoodall.org/chimp-central-waterfall-displays> [20 junio 2012].
- Wasserman EA, 1993 Comparative cognition: beginning the second century of the study of animal intelligence, *Psychological Bulletin* 113:211-228.
- Watts DP, 1991 Mountain gorilla reproduction and sexual behavior, *American Journal of Primatology* 24:211-226.
- Weiss A, King JE y Figueredo AJ, 2000 The heritability of personality factors in chimpanzees (*Pan troglodytes*), *Behavior genetics* 30:213-221.
- Whiten A y Boesch C, 2001 The cultures of chimpanzees, *Scientific American* 284:48-55.
- Wich SA, Utami-Atmoko SS, Setia TM, Rijksen HD, Schürmann C, Van Hooff JARAM, van Schaik CP, 2004 Life history of wild Sumatran orangutans (*Pongo abelii*), *Journal of Human Evolution* 47:385-398.
- Wilson EO, 1975/tr.1980 *Sociobiología: la nueva síntesis*, Editorial Omega, Barcelona.
- Wilson RA y Foglia L, 2011 Embodied Cognition. En: Zalta EN (ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Fall 2011 Edition). <http://plato.stanford.edu/archives/fall2011/entries/embodied-cognition/> [20 enero de 2014].
- Won YJ y Hey J, 2005 Divergence Population genetics of chimpanzees, *Molecular Biology and Evolution* 22:297-307.
- Wynn K, 1992 Addition and subtraction by human infants, *Nature* 358:749-750.
- Xu F, 2003 Numerosity discrimination in infants: evidence for two systems of representations, *Cognition* 89:B15–B25.
- Xu F y Arriaga RI, 2007 Number discrimination in 10-month-old infants, *British Journal of Developmental Psychology* 25:103–108.
- Xu F y Spelke ES, 2000 Large number discrimination in 6-month old infants, *Cognition* 74:B1–B11.
- Yáñez B y Chiappa P, 2008 *La influencia de los humanos en la resolución de pruebas cognitivas en chimpancés*, III Jornadas de Antropología física, Escuela Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México.
- Yáñez B y Chiappa P, 2011 ¿Sabe el mono araña el resultado de una suma o entiende la acción de poner?, *Cuicuilco* 18:9-25.

Yerkes RM, 1934 Modes of behavioral adaptation in chimpanzee to multiple choice problems, *Comparative Psychology Monographs X*, The Johns Hopkins Press, Baltimor.

Zechmeister EB, Chronis AM, Cull WL, D'Anna CA y Healy NA, 1995 Growth of a functionally important lexicon, *Journal of Reading Behavior 27:201-212*.

Zyinski J M, 1985 Why Galileo's research program superseded rival programs, *Specola Vaticana 24-27:137-148*.

10 Anexo 1. Cronología de autores referidos nacidos antes del inicio del siglo XX

Aristóteles, quien nació en Estagira durante el 384 aC y murió en Calcis durante el 322 aC.

Pepys Samuel, quien nació en Londres el 23 de febrero de 1633 y murió en Clapham el 26 de mayo de 1703.

Linæus Carl Nilsson, quien nació en Råshult el 23 de mayo de 1707 y murió en Uppsala el 10 de enero de 1778.

Lamarck Jean-Baptiste-Pierre-Antoine de Monet de, quien nació en Picardía el 1 de agosto de 1744 y murió en París el 18 de diciembre de 1829.

von Baer Karl Reinhold Ernst, quien nació en Piibe el 17 de febrero de 1792 y murió en Dorpat el 26 de noviembre de 1876.

Bain Alexander, quien nació en Aberdeen el 11 de junio de 1818 y murió ahí mismo el 18 de septiembre de 1903.

Spencer Herbert, quien nació en Derby el 27 de abril de 1820 y murió en Londres el 8 de diciembre de 1903.

Haeckel Ernst Heinrich Philipp August, quien nació en Potsdam el 16 de febrero de 1834 y murió en Jena el 9 de agosto de 1919.

Hyatt Alpheus, quien nació en Washington DC el 5 de abril de 1838 y murió en Cambridge el 15 de enero de 1902.

Morgan C. Lloyd, quien nació en Londres el 6 de febrero de 1852 y murió en Hastings el 6 de marzo de 1936.

Cope Edward Drinker, quien nació en Filadelfia el 28 de julio de 1840 y murió allí mismo el 12 de abril de 1897.

Romanes George John, quien nació en Kingston el 20 de mayo de 1848 y murió en Oxford el 23 de mayo de 1894.

Furness William Henry, III, quien nació en Boston el 10 de Agosto de 1866 y murió en Filadelfia el 11 de agosto de 1920.

Witmer Lightner, quien nació en Filadelfia el 28 de junio de 1867 y murió en Julio de 1956.

Thorndike Edward Lee, quien nació en Williamsburg el 31 de agosto de 1874 y murió en Montrose el 9 de agosto de 1949.

Yerkes Robert Mearns, quien nació el 26 de mayo de 1876 y murió el 3 de febrero de 1956.

Huxley Julian Sorell, quien nació en Londres el 22 de junio de 1887 y murió en Hampstead el 14 de febrero de 1975.

Watson John Broadus, quien nació en Greenville el 9 de enero de 1878 y murió en Nueva York el 25 de septiembre de 1958.

von Frisch Karl R, quien nació en Viena el 20 de noviembre de 1886 y murió en Múnich el 12 de junio de 1982.

Köhler Wolfgang, quien nació en Tallinn el 21 de enero de 1887 y murió en Enfield el 11 de junio de 1967.

de Beer Gavin Rylands, Sir, quien nació en New Malden el 1 de noviembre de 1899 y murió en Alfriston el 21 de junio de 1972.