



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Evolución de la cognición y la causalidad
multinivel en los sistemas biológicos

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

DAVID COTA MEDEL



DIRECTOR DE TESIS:
DR. MAXIMILIANO MARTÍNEZ
BOHÓRQUEZ

2012



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

1. Datos del alumno.

Cota

Medel

David

56654303

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

300202375

2. Datos del tutor.

Dr.

Maximiliano

Martínez

Bohórquez

3. Datos del Sinodal 1.

Dr.

Arturo

Bouzas

Riaño

4. Datos del Sinodal 2.

Dr.

Gabriel

Gutiérrez

Ospina

5. Datos del Sinodal 3.

Dr.

Ricardo

Noguera

Solano

6. Datos del Sinodal 4.

Biól.

Lev Orlando

Jardón

Barbolla

7. Datos del trabajo escrito.

Evolución de la cognición y la causalidad multinivel en los sistemas biológicos.

74 pp.

2012

8. Palabras clave.

evolución, cognición, adaptación, Daniel Dennett, Gerald Edelman, darwinismo neural, evo-devo, causalidad multinivel, mente.

Agradecimientos

Este trabajo de investigación fue posible gracias a que desde el bachillerato formo parte de una gran institución educativa, la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Gracias a la Facultad de Ciencias que me dio las herramientas y experiencias invaluable para mi formación como científico.

Durante mi estancia en la facultad tuve la fortuna de formar parte del taller de *Problemas históricos y filosóficos de la Biología* al que estoy agradecido profundamente. En este taller conocí a mis profesores más influyentes de la carrera: la Dra. Ana Rosa Barahona Echeverría, la M. en C. María Alicia Villela González, la Dra. Vivette García Deister, la Dra. Gisela Tamhara Mateos González y un agradecimiento especial al Dr. Carlos Alberto Ochoa Olmos quién dedicó tiempo y esfuerzo en los primeros pasos de éste trabajo.

Agradezco a mi tutor, el Dr. Maximiliano Martínez Bohórquez por brindarme su tiempo, conocimiento, grandes ideas, constante apoyo y su amistad. Es un honor que haya aceptado trabajar conmigo. Sus papers fueron fuente de inspiración para querer realizar un acercamiento y trazar el camino de esta tesis. Así mismo, agradezco su invitación a los distinguidos seminarios y talleres organizados por el departamento de *Filosofía de la Biología* de la Universidad Autónoma Metropolitana, Cuajimalpa (UAM-C).

Gracias al Dr. Arturo Bouzas Riaño, al Dr. Gabriel Gutiérrez Ospina, al Dr. Ricardo Noguera Solano y al Dr. Lev Orlando Jardón Barbolla, por aceptar formar parte del jurado y por sus comentarios que ayudaron a enriquecer este trabajo.

Tuve la satisfacción de formar parte del laboratorio de *Paleoetnozoología* de la Escuela Nacional de Antropología e Historia, INAH. Dónde conocí al Antropólogo Físico, Carlos Teutli Solano, quién es responsable de dicho laboratorio. Gracias a sus conocimientos se amplió mi visión significativamente sobre el alcance de la biología no sólo en el que hacer científico sino a nivel social. De igual forma, estoy muy agradecido por el trabajo temporal que me brindó y que me ayudó a continuar con mis estudios.

Agradezco al Dr. José Luis Díaz Gómez por la orientación y por su invitación a tomar su excelente clase de Neurociencia Cognitiva en el Instituto de Investigaciones Filosóficas (IIF), la cual fue decisiva para querer realizar éste tema de investigación. Así mismo, un profundo agradecimiento por su atención, apoyo y tiempo a la investigadora María del Pilar Chiappa Carrara del Departamento de Etología del Instituto de Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente.

A los profesores, el M. en C. Juan Carlos Zavala Olalde y la Biól. Etzel Garrido Espinoza, gracias por despejar todas mis dudas sobre evolución.

Fuera del ámbito institucional y académico quiero otorgar el agradecimiento más distinguido a mi familia. A mi mamá María Eugenia Medel, a mi papá Antonio Manuel Cota, a mi hermano Orlando Cota Medel y a Fiona, porque han sido y siempre serán mis guías y maestros de la vida. Muchas gracias por su bondad, apoyo y paciencia, por siempre creer en mí, los amo mucho. También quiero agradecer a un miembro reciente de mi familia, no por ello menos importante, a mi cuñada Erika Santiago, gracias por tu apoyo.

Agradezco a Raymundo Díaz mi hermano espiritual por todos sus excelentes consejos y apoyo, sin lugar a dudas el mejor y mi músico favorito.

Gracias a mis amigas y amigos de la facultad: Guadalupe Becerril, Ana Díaz, Miguel Angel Balleza, Dydy López, José Luis Ortega, y Tania Cortés, por hacer más leve mi estancia en la facultad.

Por último gracias a mis amigos y amigas de toda la vida: Abraham Cruz, Ana Jiménez, Marlene Medel, Iván Hernández y Flor Martínez por siempre estar ahí incondicionalmente.

*Este trabajo está entrañablemente dedicado a
mis padres Maria Eugenia Medel y
Antonio Manuel Cota,
a mi hermano Orlando Cota Medel
y a Fiona.*

Índice

Introducción general.....1-7

Capítulo 1 Daniel Dennett y el enfoque

adaptacionista de la cognición.....8-23

1.1 Introducción

1.2 Dennett y la filogenia cognitiva

1.3 La función del sistema nervioso

1.4 El efecto Baldwin y la plasticidad cerebral

Capítulo 2 El darwinismo neural:

Un enfoque ontogenético de la cognición.....24-34

2.1 Introducción

2.2 El darwinismo neural

2.3 La degeneración y los valores

2.4 El darwinismo neural como una analogía a la evolución por selección natural

2.5 Integración de los modelos evolucionistas de la cognición de Dennett y Edelman

Capítulo 3 Evo-Devo, variación y

selección de la cognición.....35-50

3.1 Introducción

3.2 Los constreñimientos del desarrollo

3.3 Variación y genes reguladores en la evolución de la estructura cerebral

3.4 Selección natural y el enfoque adaptacionista de la cognición

Capítulo 4 La causalidad multinivel en los sistemas biológicos de la cognición.....	51-62
4.1 Introducción	
4.2 La causalidad ascendente	
4.3 La causalidad descendente	
Conclusiones.....	63-66
Bibliografía.....	67-74

Introducción General

El estudio de las capacidades cognitivas desde un enfoque evolutivo se remonta a principios del siglo XIX con el naturalista francés Jean B. Lamarck. En su obra *Philosophie Zoologique* (1809), realiza una clasificación de los animales según su grado de inteligencia basada en correlatos funcionales de la estructura cerebral. Los divide en tres grandes grupos: apáticos, sensibles e inteligentes. Dentro de los apáticos incluye animales como las medusas, las esponjas y los gusanos. En los sensibles se encuentran los moluscos, crustáceos, insectos, arácnidos, y demás invertebrados. Los inteligentes son animales vertebrados como peces, reptiles, mamíferos y aves. Dividió en etapas evolutivas a los animales dependiendo de su organización neural. Concibiendo a la evolución con tendencia progresiva a la perfección, desde el sistema nervioso más ‘imperfecto’ hasta el más ‘perfecto’. La ‘perfección’ viene acompañada por mejoras funcionales y por la aparición de nuevas capacidades psicológicas (Papini 2009, p. 10). En esta progresión escalonada, el último escalón lo ocupan las aves y los mamíferos. El grado más elevado de complejidad lo ostenta el ser humano, de acuerdo con Lamarck, esta complejidad es la que permite funciones psicológicas superiores que incluyen; la atención, el pensamiento, la memoria y el juicio (*Ibid.* p. 12).

En la segunda mitad del siglo XIX, Charles Darwin también estaba interesado en la evolución de la mente y prueba de ello fue la publicación de dos libros *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (1871) y *The Expression of the Emotions in Man and Animal* (1872). En su primer libro desarrolla un relato comparativo entre las capacidades mentales del ser humano y otros animales que considera inferiores, debido a su carencia de moral. En sus argumentos enfatiza que la evolución de capacidades mentales ocurre por *variación* y *selección natural*, por ejemplo, el lenguaje, que de acuerdo a Darwin tiene un origen histórico y puede ser probado rastreando sus orígenes en animales con instintos sociales. En la segunda obra habla acerca de cómo el ser humano comparte evolutivamente con algunos primates expresiones faciales que denotan distintos estados de ánimo, desencadenados por deseos y sensaciones, así como por acciones directas del sistema nervioso.

Los argumentos evolutivos de Lamarck y Darwin fueron fuente de inspiración durante el siglo XIX para otros naturalistas en el estudio de la cognición animal. Como el caso de Alfred Giard, que comenzó a utilizar una clasificación de los organismos según su comportamiento en relación con el medio ambiente, realizando estudios de convergencia evolutiva desde un enfoque lamarckiano (Peláez del Hierro *et al.* 2002). El naturalista Douglas Spalding, publicó trabajos sobre los instintos y su modificación por la experiencia. Llegó a la conclusión de que la función de los instintos era servir de guía al aprendizaje y que las pautas de conducta pueden utilizarse de forma objetiva como evidencia de las relaciones sistemáticas entre especies (*Ibid.* p. 14). Por otro lado, el fisiólogo George Romanes se interesó en la conducta animal. En su libro *Animal Intelligence* (1892), deduce principios generales de la evolución de la mente en animales incluido el hombre, basándose en capacidades psicológicas y no en relaciones puramente físicas (Papini 2009 p. 14).

En la primera mitad del siglo XX según Peláez del Hierro y colaboradores (2002), hubo un auge en los estudios experimentales dentro de la psicología comparada. Siguiendo los principios de la evolución darwiniana científicos como Charles Otis Whitman propusieron estudiar las homologías conductuales de la misma forma que en la anatomía comparada. El psicólogo conductista Erich von Holst en los años veinte, demostró que algunas pautas del movimiento no estaban controladas por los reflejos, sino endógenamente. Su hipótesis era que en el sistema nervioso existían redes de neuronas que actuaban generando patrones rítmicos, esto es, las neuronas emitían señales al mismo tiempo mientras se realizaban conductas como andar, respirar, comer, rascarse o masticar. Posteriormente Theodore Schneirla en los años treinta, consideraba que no era ni empírica ni prácticamente útil olvidar todos los procesos intrincados en el desarrollo para explicar el origen de los instintos. Propuso la consideración de los niveles de organización de las neuronas, para la conducta social, y tipos de comunicación neural (Peláez del Hierro *et al.* 2002, p. 23).

En la segunda mitad del siglo XX, los estudios de Konrad Lorenz y Niko Tinbergen, definieron la etología moderna. Lorenz realizó trabajos de filogenias conductuales y concluyó que los instintos eran rígidos e invariantes, considerando que eran producto de la selección natural (Papini 2009, p. 18). Por otro lado, Tinbergen en su artículo *On Aims and Methods of Ethology* (1963), desarrolló sus cuatro preguntas básicas para abordar un fenómeno etológico desde la perspectiva evolucionista, éstas son las siguientes: i) ¿Cuáles son y cómo actúan los mecanismos que controlan la conducta? Es una pregunta sobre sus causas inmediatas; ii)

¿Cómo cambia la conducta a lo largo de la vida del sujeto? Es una pregunta sobre el desarrollo u ontogenia; iii) ¿Para qué sirve la conducta o cuáles son las presiones selectivas a la que esa conducta responde? Es una pregunta sobre su significado adaptativo o función y; iv) ¿Cómo cambia la conducta en la filogenia? Es una pregunta sobre su historia evolutiva. Tomadas de manera separada estas categorías son incompletas. La esencia de la etología es su integración mediante un estudio objetivo, con métodos científicos adecuados a cada uno de ellas. Los niveles de análisis de cada pregunta son distintos y por tanto, la explicación a un nivel no supone la explicación a otros niveles (Peláez del Hierro *et al.* 2002, p. 27). El énfasis que asentaron estos dos etólogos en las explicaciones evolutivas darwinianas, fue lo que impulsó a toda una línea de investigación acerca de la evolución de la conducta. Prueba de ello son los estudios de William Hamilton en *The Genetical Evolution of Social Behavior* (1964), donde incorporó principios neodarwinistas por medio de la *selección de parentesco*, explicando la evolución del altruismo y la cooperación en las sociedades. De igual forma, Edward Wilson escribió *Sociobiology: The New Synthesis* (1975), el libro definía el estudio sistemático de las bases biológicas de todo comportamiento social, mediante la integración de la demografía, genética de poblaciones, y ecología evolutiva (*Ibid.* p.29).

Actualmente el estudio evolutivo de la cognición se ha convertido en un campo muy productivo. Distintas ciencias abordan este fenómeno desde varias perspectivas como: la psicología evolutiva, la paleoantropología cognitiva, la filosofía de la mente, la ecología de la conducta, la inteligencia artificial, la neurobiología, etc. Estas ciencias utilizan sus propios métodos experimentales y de análisis para proporcionar un conocimiento más completo sobre los orígenes evolutivos de la cognición.

Después de este breve recuento histórico, lo que sigue en este escrito, es dilucidar qué se entiende por ‘cognición’. El concepto de ‘cognición’ en la actualidad es común que se asocie a un proceso de entendimiento o razonamiento. Otras veces, es entendido como sinónimo de pensamiento, mente, percepción, inteligencia y conducta. Así que, ‘cognición’ es una de esas palabras que abarcan tantas caracterizaciones que se puede utilizar bajo muchos contextos de manera acertada. En el *Diccionario de la Real Academia Española* (on-line: www.rae.es) definen ‘cognición’ como conocimiento (acción y efecto de conocer) o simplemente como conocimiento alcanzado mediante el ejercicio de las facultades mentales. Sin duda una definición muy general.

Es importante aclarar que el concepto de ‘cognición’ es distinto dependiendo la disciplina en la que se esté aplicando. De esta manera, existe un concepto sociológico, uno psicológico, uno filosófico, uno informático, etc. Por lo que interesa en este trabajo sólo abordaré el concepto biológico de cognición.

Daniel Dennett (1995), entiende ‘cognición’ simplemente como el procesamiento o manipulación de la información. Karen Neander, en una definición más elaborada dentro de un contexto biológico, nos dice que los ‘sistemas cognitivos’ son *sistemas adaptados* para producir y procesar estados internos que acarrear información, y utilizan esos estados para adaptar los cuerpos en los que están situados y viceversa (Neander 2007, p.551). Bajo las caracterizaciones de Dennett y Neander su noción puede abarcar no sólo a animales, como por lo general se piensa, sino se puede incluir a todos los seres vivos. Organismos eucariontes y procariontes no están exentos de procesar y manipular información¹. Pensemos en una bacteria, por muy simple que se ve es capaz de recibir información del medio, procesarla y actuar. Si pensamos en los hongos y las plantas que permanecen sin ‘aparente’ movimiento, también pueden obtener información del medio como por ejemplo, hacia donde está la luz, la humedad, incluso la presencia de otros organismos. Hasta ahora sabemos que todos estos procesos los hacen sin poseer una estructura específica donde se module la información, generalmente sólo decimos que tienen procesos metabólicos. Godfrey-Smith (2001) se refiere a éstos fenómenos como ‘proto-cognición’, recalando que son muy distintos a los que poseen organismos “más” complejos. Para hacer una distinción entre un proceso de ‘proto-cognición’ y uno ‘cognitivo’ en sentido estricto, Kornblith (2007) considera que los organismos auténticamente cognitivos son los que, más allá de registrar y procesar información, pueden alcanzar un sistema representacional de la información que les llega del entorno.

Otra distinción y acepción de ‘cognición’ la formaliza Diéguez (2011), divide a los organismos cognitivos en dos. Los organismos con *representaciones internas*, son los que responden a un estímulo exterior que permite a dicho organismo reaccionar frente al medio. El estado interno constituye para el propio organismo una representación de una cierta situación de su entorno, en la medida en que desempeña un papel causal en la determinación

¹ Información en este sentido entendida como: transferencia y procesamiento de señales bioquímicas a nivel molecular o por procesos metabólicos a nivel celular que tienen los organismos a causa de la interdependencia que existe con el medio.

de una conducta. Todos los seres vivos poseen este tipo de representación. Por otro lado, los organismos con *representaciones mentales* derivan de un tipo especial de *representaciones internas* en las que en la base de los estados internos son cualquier patrón de actividad neural, que dan como resultado una conducta interactuante y desacoplada, siendo exclusivos de animales con un sistema nervioso complejo. Diéguez, enfatiza que los patrones de actividad neural, pueden ser representaciones susceptibles de ser almacenados e incluso de ser reproducidos en ciertos casos de ausencia del estímulo que los provocó. Por lo que las *representaciones mentales* pueden ser recordadas y usadas en diferentes contextos. Para Diéguez animales como medusas, estrellas de mar o gusanos difícilmente se les podría atribuir *representaciones mentales*. En tales casos, el sistema nervioso se limita a coordinar una serie de movimientos simples, sin necesidad de que medie en esa conducta una representación estable del entorno y versátil en su aplicación en otras circunstancias diferentes (Diéguez 2011, p.79).

Después de dilucidar algunos conceptos de ‘cognición’ en el sentido biológico, es pertinente aclarar cómo será entendido dicho término en este trabajo. Cognición es un proceso dinámico de información resultado de la interacción entre el organismo y su ecología. La información es adquirida de forma sensitiva y a su vez es integrada o interpretada en el *sistema nervioso* y finalmente utilizada por el propio organismo. Así quedan excluidos otros tipos de cognición que ostentan seres vivos como, por ejemplo, las bacterias, archeas, plantas y hongos, lo que Godfrey-Smith y Kornblith consideran de forma errónea, a mi manera de ver, como ‘proto-cognición’. Pues dicho término puede sugerir algo primitivo o un tipo de cognición “menos avanzada”. Como hoy sabemos no es pertinente describir a los organismos en general como “más” o “menos” avanzados.

Por otro lado, una forma de entender a la ‘cognición’ es por medio de la caracterización de capacidades cognitivas, esto es, qué animales manifiestan procesos como: aprendizaje, memoria, razonamiento, comunicación, consciencia, entre otros. De esta manera es plausible que las capacidades cognitivas en los animales incluido el ser humano puedan ser estudiadas como rasgos fenotípicos dentro de la biología evolutiva. La premisa desde un enfoque *adaptativo* es que las capacidades cognitivas permiten que los organismos puedan adaptarse a su medio y, éstas habrían evolucionado a lo largo del tiempo de modo que pudieran efectuar de forma cada vez más eficiente sus funciones específicas, incrementando con ello la eficacia biológica de los organismos que las poseen.

El objetivo general de este trabajo es mostrar cómo se desarrolla y cuáles son los elementos de una explicación adaptacionista de la cognición. Haciendo una reflexión sobre los procesos evolutivos que han estado involucrados en el desarrollo de la cognición en los animales que poseen un sistema nervioso central.

Los objetivos particulares son:

1. Analizar el enfoque adaptacionista de la cognición a través de argumentos —filogenéticos y ontogenéticos.
2. Aplicar el modelo de la *causalidad multinivel* como una herramienta para entender la evolución de la cognición en el enfoque adaptacionista.

La organización de la tesis está dada de la siguiente manera: en el capítulo 1 examino que se entiende por enfoque adaptacionista. Lo hago desde los argumentos del filósofo de la ciencia Daniel Dennett. El autor ofrece un relato sobre el origen y evolución de la cognición. Trazando una narración filogenética y funcionalista donde la protagonista principal es la *selección natural*. Su relato incluye, el origen de la cognición en los primeros organismos replicadores, pasando por el origen y evolución del sistema nervioso y su función. Por último, desarrolla la importancia de la plasticidad cerebral para capacidades cognitivas como por ejemplo, el aprendizaje. De esta manera, los argumentos de Dennett se prestan de forma adecuada para ver como se construye un relato filogenético y adaptacionista de la cognición.

En el capítulo 2 muestro un acercamiento evolutivo de la cognición desde el enfoque ontogenético. Recorro a los argumentos teóricos del *darwinismo neural*, desarrollados por el neurobiólogo Gerald Edelman. La esencia de su argumento se basa en una analogía de la evolución por selección natural darwiniana pero a nivel celular. El autor, nos dice que en el sistema nervioso de algunos mamíferos se lleva a cabo un proceso de selección a nivel de grupos neurales. Este proceso se presenta en tres etapas: 1) la *selección en el desarrollo*, es la formación durante el desarrollo del cerebro de un repertorio primario de grupos neurales altamente variables que establecen la neuroanatomía; 2) la *selección en la experiencia*, con la experiencia del organismo en contacto con el ambiente se selecciona un repertorio secundario de circuitos neurales facilitados como resultado de cambios en la fuerza de las conexiones o sinapsis; y 3) la *reentrada*, un proceso de envíos de señales de reentrada a lo largo de conexiones recíprocas y entre grupos neurales distribuidos que asegure la correlación espaciotemporal de los eventos neurales seleccionados. Con estos argumentos, Edelman explica el surgimiento de fenómenos cognitivos como la percepción, la memoria y la consciencia.

En el capítulo 3 hago una narrativa de las explicaciones de la *biología evolutiva del desarrollo* (Evo-Devo), para entender el origen de las variaciones en las que opera la selección natural y comprender que peso tienen dichas variaciones en una explicación adaptacionista de la cognición. Así mismo examino el papel de la selección natural en los argumentos de la Evo-Devo y en las adaptaciones.

En el capítulo 4 me ocupo del modelo de la *causalidad multinivel*. Partiendo de la idea que los sistemas biológicos se organizan jerárquicamente en niveles, esto es, desde moléculas hasta ecosistemas. Donde los niveles superiores están limitados por los niveles inferiores, pero a su vez éstos también los influyen, lo que provoca una dependencia causal recíproca entre el nivel superior con el inferior. Desde esta perspectiva, es posible entender que la evolución de la cognición surge de una complejidad de fenómenos involucrados. Por lo que se puede hablar de genes de la ‘cognición’, patrones de desarrollo cerebral, interacción de grupos neurales, interacción ambiental, etc. Mediados por procesos evolutivos como la selección natural y constreñimientos del desarrollo. Por tanto, la *causalidad multinivel* es una herramienta que da las pautas explicativas y de integración para entender mejor el origen evolutivo de la cognición. Finalmente, en el último apartado planteo las conclusiones de mi trabajo.

1

Daniel Dennett y el enfoque adaptacionista de la cognición

1.1 Introducción

Daniel Dennett es un filósofo de la ciencia norteamericano que se ha interesado en el estudio ontológico y epistemológico de la mente, específicamente de la consciencia. Es uno de los encargados de la “naturalización de la mente”. Esto quiere decir, que cualquier capacidad cognitiva tiene un sustrato material y por lo tanto, puede ser satisfactoriamente explicado por las ciencias naturales. De esta manera, el autor recurre a fenómenos biológicos, químicos y físicos para explicar el surgimiento y función de las capacidades cognitivas en todos los animales incluido el ser humano.

Dennett advierte que los argumentos evolutivos neo-darwinistas son explicaciones muy poderosas. Que incluso pueden trascender hacia otras ciencias, como las ciencias sociales. Así concepciones como: la conciencia, la libertad, las religiones y la moral, entre otras; tienen un trasfondo en la evolución biológica capturada por los argumentos de la síntesis moderna. Por este tipo de planteamiento a Dennett se le ha dado el apelativo de *ultradarwinista*. Steven Rose (2001), deja muy clara esta visión de Dennett, principalmente por su concepción de la *selección natural* como un fenómeno universal. Una ley propia de la biología que merece un lugar a lado de los grandes universales de la física (Rose 2001, p. 213). Rose señala que esta visión de la selección natural es fácil de concebir si se sigue el silogismo esencial de Darwin:

1. Los semejantes paren a sus semejantes, con variaciones.
2. Algunas variedades son más favorables (para el criador o la naturaleza) que otras.
3. Todas las criaturas producen más descendientes que los que pueden sobrevivir para procrear a su vez.
4. Las variedades más favorecidas tendrán mayores probabilidades de sobrevivir para procrear.
5. Por lo tanto, en la generación siguiente predominará la variedad más favorecida.
6. Así, las especies tenderán a evolucionar en el tiempo (Rose 2001, p. 212-213).

Con estos enunciados Rose señala que la selección natural puede ser concebida como una ley universal siguiendo una lógica rigurosa. Si 1, 2 y 3 son verdaderos, entonces, 4, 5 y 6 son sus conclusiones inevitables (Rose 2001, p. 213). Siguiendo esta lógica Dennett construye sus teorías sobre el origen y evolución de las capacidades cognitivas como lo veremos a lo largo de este capítulo.

Charles Darwin en su libro *El origen de las especies* publicado en 1859, menciona entre otras cosas, que todos los organismos descendemos de un ancestro común. Como consecuencia muchos animales tienen la similitud de poseer un sistema nervioso. La filogenia se encarga del estudio del origen y desarrollo de las especies, estableciendo relaciones de ancestría y descendencia entre los organismos, basándose en las diferencias y similitudes compartidas por estos. Por medio de la filogenia podemos evaluar hipótesis evolutivas sobre el tiempo y el modo de evolución, también dilucidar cuándo surgieron los caracteres, los patrones de desarrollo y rastrear rasgos ecológicos. De esta forma, han surgido evidencias de la neurobiología comparada de que la evolución del sistema nervioso y de las capacidades cognitivas en realidad es más conservadora de lo que se pensaba entre distintos tipos de vertebrados. Por ejemplo, las capacidades de memoria relacionales y de aprendizaje de condicionamiento clásico son similares, basados en un patrón básico compartido de organización cerebral en diferentes grupos de vertebrados. De esto se concluye que circuitos y mecanismos cerebrales básicos aparecieron tempranamente en la evolución de los vertebrados, conservándose hasta ahora (Broglia *et al.* 2005).

La filogenia del sistema nervioso y de la cognición siempre va de la mano. El sistema nervioso es donde se procesa la información resultante de la interacción entre el organismo y la ecología en la que está situado el organismo. Desde una descripción funcionalista tenemos que el sistema nervioso guía el comportamiento de los animales para lograr resultados como: evitar depredadores, encontrar alimento, exhibiciones de apareamiento, etc. Estas condicionales favorecen la supervivencia y reproducción de los mismos, desde un marco adaptacionista. Y es por eso que a las capacidades cognitivas se les otorga una función adaptativa. Los complejos y cambiantes nichos que habitan los animales y la gran cantidad de información sensorial que se produce en ellos, trae consigo una consecuencia inevitable: la evolución de los sistemas nerviosos; sin lugar a duda una visión de determinismo ambiental.

Una idea muy controvertida es que la evolución del sistema nervioso ha sido 'progresiva'. Esto es, que desde animales con organización simple hasta los complejos

mamíferos, nuevos componentes y funciones cognitivas se han ido adquiriendo al paso del tiempo. La teoría del cerebro triuno de Paul MacLean (1973) es un claro ejemplo de esta forma ‘progresiva’ de pensar. Dicha teoría nos dice que el cerebro del humano es consecuencia de tres fases evolutivas: la primera etapa es el cerebro de reptil, se refiere a la inteligencia básica, rutinaria e instintiva; la segunda etapa es el cerebro paleo-mamífero, responsable del aprendizaje rudimentario, la conducta reproductiva y las emociones, y por último; el cerebro neo-mamífero con funciones cognitivas superiores como consecuencia de la aparición del neocórtex¹.

Guillermo van-Wielink (2002), realiza una clasificación sencilla de los diferentes sistemas nerviosos que ya se podían observar en el inicio de la era Paleozoica (hace 543 millones de años). Refleja las diferencias sobre la base de la morfología del sistema nervioso y de la diferenciación que ocurre durante el desarrollo del embrión. Dicha clasificación se observa en la siguiente tabla:

Tabla 1.1 Diferentes formas del sistema nervioso en diversos *phyla* (van-Wielink 2002, p. 60-61)

Sistema Nervioso	Descripción
<i>En forma de red</i>	Se presenta en los animales más primitivos como la hidra y la estrella de mar. No tienen sistema nervioso central, y las neuronas están conformadas en forma de red; están “solas”, es decir, trabajan como unidades, y realizan todas las funciones básicas como son: registrar la información sensorial, seleccionar cómo comportarse y generar una respuesta motora. Esto implica que las neuronas están poco especializadas. Estamos ante la forma más simple de un sistema nervioso, que solo cuenta con <i>inteligencia refleja</i> ² .
<i>En forma de ganglios</i>	Los animales con este tipo de sistema nervioso representan la siguiente etapa evolutiva. Dentro de esta clasificación están los artrópodos (insectos). En ellos las neuronas ya no actúan solas, y están unidas formando ganglios, cuya función es controlar el segmento del animal en que se encuentran: éstas, a su vez, están someramente comunicadas con los otros segmentos. Es por ello que si seccionamos la cabeza de un ciempiés o de una mosca, el resto del cuerpo sigue moviéndose “coherentemente” en forma prolongada. Resulta evidente que estos animales tienen mayor inteligencia que los anteriores y, además de <i>inteligencia refleja</i> , tienen <i>inteligencia instintiva</i> ³ .
<i>En forma de cuerda</i>	Los animales que tienen este plan de desarrollo en su sistema nervioso son los más avanzados. Las neuronas forman una cuerda o tubo neural (en tres dimensiones), capaz de formar estructuras tridimensionales, de miles o millones de neuronas especializadas. Sólo los animales cordados poseen inteligencias avanzadas, que son la <i>emocional</i> ⁴ , <i>sensorial</i> ⁵ y <i>kinetriz</i> ⁶ .

¹ El neocórtex o la corteza nueva, en el humano se encuentra en toda la superficie cerebral, formada por los lóbulos frontal, temporal, parietal y occipital.

Una innovación celular ocurrió en las esponjas y medusas ancestrales. En estos organismos es donde se originaron las primeras células nerviosas, el surgimiento de los canales de sodio, los potenciales de acción junto con la mielina hicieron posible la comunicación a distancia. La mielina es una membrana que rodea a los axones en el sistema nervioso central y periférico, y facilita la comunicación nerviosa rápida y de manera energéticamente eficiente. Algunos investigadores señalan que una consecuencia evolutiva es que de esta forma no habría ‘necesidad’ de aumentar exponencialmente el tamaño del cerebro (Yin *et al.* 2006). Sin embargo, existen distintos tamaños cerebrales en distintas especies, que posiblemente no tengan nada que ver con una evolución de carácter ‘progresivo’, adaptativo y funcional, esta discusión la retomaré en el capítulo 3.

En este capítulo, describiré un acercamiento adaptacionista de la cognición. En dicha teoría la explicación general es que el mecanismo evolutivo por el cual se originó una propiedad cognitiva como la consciencia fue a través de la *selección natural*. El argumento pertenece al filósofo de la ciencia y de la cognición Daniel Dennett. En su obra *Consciousness Explained* (1991), desarrolla una hipótesis filogenética sobre los fenómenos por los que

² *Inteligencia refleja*. Tiene 700 millones de años de antigüedad, y se desarrolló de la era Precámbrica a la Paleozoica temprana. Es la capacidad para generar el comportamiento, que desarrollaron los primeros animales con sistema nervioso que poblaron la Tierra. El animal que representa esta inteligencia es la lombriz de mar (*Amphioxus*). En los humanos se encuentra en la médula espinal (van-Wielink 2002, p. 19).

³ *Inteligencia instintiva*. Tiene 430 millones de años de existencia, y es la capacidad para generar el comportamiento que apareció en los peces primitivos y ha continuado evolucionando hasta hoy día. Se desarrolló en la era Paleozoica media. El animal que representa esta inteligencia es el pez con mandíbulas. En los humanos esta inteligencia se encuentra en el tallo cerebral (bulbo raquídeo, puente, cerebro medio y partes primitivas del cerebelo) [*Ibid.* p. 19].

⁴ *Inteligencia emocional*. Tiene 250 millones de años de existencia y es la capacidad para generar el comportamiento que apareció en los reptiles primitivos y en los reptiles parecidos a mamíferos y ha continuado evolucionando hasta hoy día. Se desarrolló en la era Mesozoica. Los animales que representan esta inteligencia son los reptiles primitivos como son los grandes dinosaurios. En los humanos esta inteligencia está situada en el sistema límbico (que contiene a la antigua corteza cerebral) [*Ibid.* p.19].

⁵ *Inteligencia sensorial*. Tiene 200 millones de años de existencia y es la capacidad de generar el comportamiento basado en la información que llega a la corteza cerebral procedente de los sentidos, y que apareció en los mamíferos primitivos, y ha continuado evolucionando hasta hoy día. Su desarrollo ocurrió en la era Cenozoica. Los animales que la representan son los primeros mamíferos y ha continuado en desarrollo pasando por los grandes simios, hasta llegar al hombre. En los humanos esta inteligencia está situada en la parte posterior de la cisura central de la nueva corteza cerebral (*Ibid.* p. 19).

⁶ *Inteligencia kinestésica*. Tiene 100 mil años de existencia, y es la capacidad para generar el comportamiento del *Homo sapiens* moderno. Se desarrolló durante el final de la era Cenozoica en periodo cuaternario. En los humanos esta inteligencia está situada en la parte anterior a la cisura central de la nueva corteza cerebral (*Ibid.* p.20).

se originó la cognición, específicamente la consciencia en los seres humanos. Si bien, no recurre al tiempo geológico para explicar los momentos claves en los que se originaron ciertas capacidades cognitivas, sí describe una línea de acontecimientos que pudieron ocurrir a través de las poblaciones de distintos organismos. Dennett dedica un capítulo completo a esbozar la evolución de la consciencia y hace un recuento histórico de los procesos biológicos claves que dieron origen a la consciencia humana. La primera parte del capítulo la dedica al origen de la *variación genotípica* y las ventajas de poseer un sistema nervioso, para después, develar el papel del *efecto Baldwin* en la evolución de la mente y la plasticidad cerebral. La segunda mitad del capítulo se centra en la evolución de varios aspectos de la cognición humana, tales como el origen del lenguaje, la evolución cultural y los memes⁷ de la consciencia. Para los propósitos que me ocupan en este trabajo sólo indagaré en la primera parte de la teoría evolucionista de la consciencia de Dennett.

1.2 Dennett y la filogenia cognitiva

Para Dennett (1991) las formas más primitivas de la vida que aparecieron en la tierra temprana son los llamados replicadores⁸ simples. Lo que Dennett tiene en mente son organismos unicelulares. Para que tuvieran éxito en el medio tendrían que haber cumplido algunas condiciones: buscar las cosas favorables, alejarse de las desfavorables e ignorar las neutrales en su medio. Lo describe de la siguiente manera:

Por expresarlo de manera más antropomórfica, si los replicadores simples quieren seguir replicándose, deben esperar y afanarse por conseguir varias cosas; deben evitar las cosas «malas» y buscar las cosas «buenas». Cuando aparece en escena una entidad capaz de mostrar la conducta, por muy primitiva que ésta sea, de evitar su disolución y su descomposición, ésta trae al mundo todo lo que tiene de «bueno». Es decir, crea un punto de vista desde el cual los acontecimientos del mundo pueden clasificarse en favorables, desfavorables y neutrales. Y son sus propias tendencias innatas a buscar los primeros, alejarse de los segundos e ignorar los terceros las que contribuyen de forma determinante a la definición de estas tres clases. (Dennett 1991, p.187).

⁷ Memes es una unidad de transmisión cultural o una unidad de imitación. Es una analogía de los genes. Estas unidades son más o menos inidentificables, son ideas como: construir escuelas, pasear, jugar, teorías científicas, arte, etc. Para mayores detalles véase, Dennett (1991) p. 212 en adelante.

⁸ Un replicador puede ser desde una molécula consistente en una cadena compleja formada por varios tipos de moléculas, hasta un organismo unicelular que tiene la propiedad de crear copias de sí misma. (Dawkins, 1976).

En aquel medio, entonces, ya se encontraban una variedad de replicadores simples con características de autoconservación. La pregunta ahora es ¿esta entidad llamado *replicador simple* puede ya ser considerada una unidad de evolución? Al parecer sólo si cumple con ciertas características. Jorge Soberón (1986), enuncia una serie de propiedades para que una entidad pueda ser considerada una Unidad de la Evolución (UE): i) el replicador debe tener variabilidad fenotípica ii) parte de la variabilidad fenotípica tiene que ser heredable iii) la variación fenotípica heredable puede estar correlacionada con las probabilidades de que el replicador sobreviva y se replique (adecuación). Siempre y cuando se cumplan las dos primeras condiciones es suficiente para ser considerado una UE, y cuando se cumplan las tres condiciones se considera una Unidad de Evolución Darwiniana (UED). Los replicadores de Dennett cumplen con los tres requisitos y así lo deja ver:

Si estos replicadores simples tenían que sobrevivir y replicarse, persistiendo ante una entropía creciente, su entorno debía cumplir ciertas condiciones: las condiciones propicias para la replicación debían estar presentes o ser, cuando menos, frecuentes (...) Por lo que sabemos, claro está, los pedigríes de los primeros replicadores eran todos más o menos los mismos: cada uno de ellos era el producto de una u otra serie ciega y aleatoria de selecciones. (Dennett 1991, p.187-188).

La variación de los replicadores es el resultado de los errores al momento de replicarse, y estas copias con errores se fueron propagando por el medio, de las cuales sobrevivieron las que circunstancialmente tuvieron mayor adecuación. En este sentido, ya se puede hablar de que la selección natural se encuentra actuando. La forma primaria de selección natural fue, simplemente, una selección de formas estables y un rechazo de las inestables (Dawkins 1976, p.21).

Cuando los replicadores pueden ostentar la autoconservación, se puede decir que se trata de una entidad con tendencia a su propio bienestar a expensas de otros replicadores. La conducta primitiva consiste en expresar los intereses propios todo el tiempo. Dennett ve en estas entidades un tipo de egoísmo primordial. El replicador puede “distinguir” sus límites físicos y dónde comienza el mundo exterior, aunque sea por rutinas mecánicas. Las pautas de estas rutinas están dadas por su material genético. De esta manera asumimos que dentro de la entidad no se haya una estructura física específica (como un sistema nervioso) que se encargue de tales distinciones. Por lo que podemos concluir que se está refiriendo a un egoísmo biológico. Que se distingue del egoísmo psicológico, en que estos replicadores carecen

totalmente de una mente y por lo tanto de un “yo”. Estos replicadores simples de los que habla Dennett no son más que organismos microscópicos, los cuáles conocemos como organismos unicelulares, como las bacterias o archeas. Y se distinguen por poseer una forma básica de conducta. Cuentan con dos o más opciones en su campo de acción, por ejemplo, el poder moverse o permanecer en el mismo sitio o poder disminuir o aumentar su metabolismo. Las acciones se producen con base en la información proporcionada por el medio, como detectar hacia donde se encuentra el alimento o moverse dependiendo la salinidad del medio, etc. Todas estas entradas y salidas de información dan como resultado un patrón conductual.

Podemos distinguir dos piezas evolutivas claves hasta ahora. La primera: cada vez que un organismo, por muy simple que pueda ser, cuando se reproduce puede cometer un error al duplicar su material genético. El replicador descendiente no es exactamente igual al replicador progenitor. A este mecanismo se le denomina mutación y su consecuencia es la variación genotípica. Las mutaciones se dan al azar y pueden representar una ventaja para la supervivencia del replicador. La segunda pieza es el proceso de *selección natural*. Si consideramos las variaciones en la adecuación que son heredables en los replicadores y la disposición a producir prole que pueda sobrevivir. Cuando los replicadores difieren en aspectos de adecuación, algunos dejarán más descendencia que otros. Si la adecuación es heredable, y los rasgos que determinan la diferencia de adecuación son transmitidos de los replicadores progenitores a replicadores hijos, los rasgos que revelan adecuación se tornarán más comunes. Por lo tanto, la evolución por selección natural producirá clases particulares de cambios en las poblaciones de replicadores, cambios que tienden a un mayor predominio de los rasgos de mayor adecuación.

Ahora bien, ¿podemos decir que éstos replicadores de Dennett tienen procesos cognitivos? Sólo si la noción de cognición se reduce a recoger y procesar información. Siguiendo este razonamiento, el replicador de Dennett cumple con esta noción. Si acogemos la definición de cognición de Neander (2007), la entidad está adaptada para producir y procesar estados internos que portan información y usan esta información para responder al entorno en el que está situado. Esta información no sólo se adquiere y se conserva sino que se procesa, se transforma y es elaborada por el propio replicador. Los replicadores de Dennett sólo se limitan a procesos metabólicos, los cuales crean una interdependencia con el medio. Las respuestas que producen estas entidades (conseguir cosas buenas y evitar las malas) son

provocadas por los estados internos que portan la información tanto del estado del replicador como del medio.

1.3 La función del sistema nervioso

La explicación más plausible de cómo los organismos desarrollaron complejas estructuras nerviosas, Dennett lo atribuye a la adaptación. La metodología adaptacionista no es opcional es el corazón y el alma de la biología evolutiva, manifiesta Dennett en su obra *Darwin's Dangerous Idea* (1995). Dicha metodología sirve para reconstruir o predecir acontecimientos evolutivos, en los que se asume que todos los caracteres son producto directo de la selección natural y estos caracteres son los estados más adecuados o son óptimas soluciones a un problema planteado por el medio ambiente (Dennett 1995, p.238). De esta forma, si se sabe algo del diseño (carácter) de un organismo, se puede predecir su comportamiento (la función que desempeña dicho carácter), sin tener que preocuparse acerca de la física subyacente del diseño (*Ibid.* p. 229). A lo largo de esta sección veremos como Dennett desarrolla una serie de ejemplos para entender las funciones que desempeñaban los primeros sistemas nerviosos, y como estas otorgaban eficacia biológica a quienes las poseían.

El origen y evolución de células especializadas encargadas de detectar y responder a estímulos externos y de organizar funcionalmente un complejo celular es el inicio para que más tarde se desarrolle un sistema especializado como el sistema nervioso. Las neuronas ancestrales o protoneuronas se especializaron hasta alcanzar potenciales de membrana inestables y transmitir esta inestabilidad a otras células (Dennett 1997). Las neuronas diversificaron su morfología con un aumento en las dendritas y axones, aumentando sus conexiones con otras neuronas. Aparecen así neuronas dedicadas a procesar información del ambiente, otras dedicadas a enviar órdenes a las células musculares para realizar un acto motor o conducta y, finalmente otras que tienen la capacidad de integrar y procesar información acerca de la respuesta más adecuada (Mora 2001). El agrupamiento neuronal diversificó en distintos tipos de sistemas nerviosos [ver, Tabla 1].

Dennett (1991) ve a los cerebros como máquinas de rastrear y anticipar. Las conductas que presentan estos seres primigenios sólo son capaces de predecir un futuro inmediato. Esto porque sólo poseen reflejos simples e involuntarios creados por estímulos externos. A lo que Dennett denominó: *anticipación proximal*, una vez que el animal percibe un obstáculo, responde de forma rápida o lo más rápido que sus reflejos le permiten. Esta característica aún se

conserva en los seres humanos, por ejemplo, cuando alguien nos salpica agua en la cara nuestra reacción inmediata es cerrar los ojos.

Otra característica evolutiva importante para Dennett es la *anticipación de corto alcance*. Es una característica innata⁹ al igual que la anticipación proximal. Se refiere a la capacidad del animal de producir una respuesta un tanto más elaborada que un simple reflejo. Por ejemplo, los sistemas visuales de muchos animales son sensibles a patrones con un eje de simetría vertical. Con esto quiere decir que antes de que el ser humano edificara obras simétricas, las únicas cosas que había en el mundo que mostraran ejes de simetría verticales eran otros animales. Los animales cuando se encontraban cara a cara percibían estos ejes y los sistemas de alarma se disparaban cada vez que otro animal los miraba. De esta forma, existe una ventaja para el animal al identificar un depredador a cierta distancia y poder escapar (Dennett 1991, p.192). Los dos tipos de anticipación son características que los animales tienen desde el momento de nacer, por lo tanto, estas “instrucciones” se encuentran localizadas en su genotipo. Forjando en los animales un patrón de conducta fijo, estable y fácilmente predecible.

Una conducta más que desarrollaron los primeros animales que poseían un sistema nervioso central es la *respuesta de orientación*. Esta se manifiesta a partir de actividades controladas rutinariamente. Dennett lo describe como poseer un “piloto automático”. Los animales pueden controlar con mayor precisión sus respuestas o anticipaciones. Como consecuencia usan menos sus capacidades totales, por lo que, el animal ya no estaría en alerta las veinticuatro horas del día, en lugar de eso realiza lo siguiente:

El animal deja de hacer lo que está haciendo y lleva a cabo una rápida exploración o puesta al día que concede a cada uno de los órganos de los sentidos la oportunidad de contribuir al conjunto de información disponible y relevante. Se establece un centro de control temporal a través de un aumento de la actividad neuronal, por un breve espacio de tiempo, todas las líneas permanecen abiertas. Si el resultado de esta exploración dispara una “segunda alarma”, entonces se moviliza todo el cuerpo del animal con una descarga de adrenalina. Si no es así, la actividad disminuye, y se reanuda su función de control. (Dennett, 1991, p. 193-194).

⁹ Las características innatas desde la perspectiva de Dennett, son aquellos rasgos que están determinados exclusivamente por sus genes.

La *respuesta de orientación* inició como una reacción a señales de alarma, pero fue tan útil que los animales aprendieron a entrar en el modo de orientación cada vez con más frecuencia, por lo que se convirtió en un hábito y posteriormente en una característica innata. En el siguiente apartado explicaré el mecanismo al que recurre Dennett, por el cual estas conductas aprendidas pasan a los genes y se convierten en innatas.

Los tres ejemplos anteriores a los que hace referencia Dennett evidencian que en los primeros animales con sistema nervioso, las señales procedentes del entorno pueden ser moduladas. Otorgándoles la capacidad de rastrear y anticipar los rasgos más importantes del entorno. Provocando respuestas conductuales flexibles y la posibilidad de aprender de experiencias previas. En conjunto son considerados por Dennett, como caracteres altamente adaptativos, que contribuyen a la supervivencia de los organismos que los poseen. Una vez que obtuvieron estos caracteres, el coste de ponerlos en funcionamiento con mayor frecuencia, era muy pequeño, sino nulo, y en cambio resultaba beneficioso al mejorar la información sobre el estado del entorno o sobre el estado del propio animal (Dennett 1991, p. 194).

No obstante el acercamiento funcionalista de Dennett para explicar las conductas primigenias que poseían los primeros animales con sistema nervioso, sólo nos dice que se encuentran equipados para resolver problemas ecológicos. Las herramientas cognitivas que aparecieron desde épocas muy tempranas y que poseemos todos los animales en la actualidad como los reflejos, la capacidad de reconocer objetos y orientarse. Sólo son una cara de la moneda de lo que realmente se puede deducir del origen y evolución de la cognición. Pues el relato de Dennett nos debe respuestas a preguntas como: ¿Bajo qué contextos ecológicos se dan estas presiones selectivas? ¿Estos animales tenían la capacidad de elegir o crear sus propios nichos? ¿Sólo eran criaturas instintivas o ya manifestaban emociones? Preguntas claves para abordar el fenómeno evolutivo de la cognición.

En el siguiente apartado veremos la selección de genotipos determinados (combinaciones de genes) que probablemente han dado lugar a individuos mejor adaptados (fenotipos) que los genotipos alternativos. Los organismos que tienen la suerte de tener una buena configuración en el momento de su nacimiento tienden a tener proles con más altos índices de supervivencia, de modo que las buenas configuraciones se extienden entre las poblaciones. (Dennett 1991, p. 195).

1.4 El efecto Baldwin y la plasticidad cerebral

El efecto Baldwin o también conocido como *selección orgánica*¹⁰, fue propuesto por James Baldwin en el siglo XIX y consiste en que la plasticidad fenotípica que posee un organismo es el factor crucial por el cual se puede adaptar de forma dinámica al ambiente. Tal efecto implica que organismos dotados de plasticidad fenotípica pueden producir, ante necesidades ambientales, adaptaciones susceptibles de llegar a ser hereditarias (Longa 2009a, p. 36). Es básicamente un acelerador de la evolución por selección natural, al permitir guiar, amplificar y acelerar su actuación (Longa 2009b p. 2).

Baldwin entendía que los comportamientos de los organismos podían modificar el entorno en el que se desarrollaban y, como agentes activos, también lograban interferir en el curso de su evolución. En palabras del propio Baldwin:

Durante su vida, los animales aprenden hábitos que favorecen su supervivencia y, en consecuencia su reproducción. Estos hábitos no se transmiten genéticamente, pero se pueden perpetuar por otros medios como el aprendizaje individual recurrente o la imitación. En la medida en que esto ocurra, las variaciones genéticas que surjan aleatoriamente y de las cuales sean portadores los organismos que se han aprendido esos hábitos se transmitirán de unas generaciones a otras y, en caso de que favorezcan la ejecución de dichos hábitos, potenciarán el efecto adaptativo de éstos. Además, serán seleccionadas otras variaciones que al principio no favorecen la ejecución del hábito pero que, a largo plazo, los organismos pueden aprovechar adaptativamente, en ocasiones reforzando también la eficacia del hábito inicial. (Baldwin 1896, citado por Loredó 2004, p. 188).

El efecto Baldwin se divide en dos etapas según Víctor Longa (2009): i) el organismo tiene que poseer plasticidad conductual que permita desplegar diferentes conductas en condiciones imprevistas y ii) la conducta aprendida es reemplazada posteriormente por un componente no plástico (genético) basado en la herencia de tipo neo-darwinista. Para Dennett (1991) está claro que los animales tienen un diseño que no siempre podrá ser óptimo en todas las condiciones a las que se enfrenten. Sin embargo, los animales que sean capaces de rediseñarse circunstancialmente serán los que sobrevivan y se reproduzcan. Por lo tanto, existe al momento de nacer un grado de variación al que podemos recurrir durante nuestra vida dependiendo de las eventualidades que surjan. A esta característica se le denomina plasticidad fenotípica.

¹⁰ Para mayores detalles, véase Loredó 2004.

Según Dennett, la selección natural se ha encargado de diseñar la cognición, actuando sobre las variaciones de sistemas nerviosos que han existido, quedando sólo aquellos que respondieron de forma eficaz a las interacciones ambientales y que pudieron heredar las características que ayudaron a sobrevivir a sus portadores. Dennett intenta determinar de qué manera puede producirse un proceso de fijación posnatal del diseño:

El cerebro plástico es capaz de reorganizarse a sí mismo adaptativamente en respuesta a determinadas novedades que encuentra al organismo en su entorno, y el proceso mediante el cual el cerebro hace esto es, con toda certeza, un proceso mecánico muy parecido al de la selección natural. Éste es el primer nuevo medio de evolución: la fijación posnatal del diseño en cerebros individuales. Los candidatos para la selección son ciertas estructuras cerebrales que controlan o influyen en la conducta y la selección se lleva a cabo a través de un proceso mecánico de eliminación, que a su vez está genéticamente instalado en el sistema nervioso. (Dennett 1991, p. 197).

De esta forma, Dennett (1991) apela a los argumentos del efecto Baldwin para explicar cómo procesos cognitivos como el aprendizaje son producto de la evolución por selección natural. Aquellos organismos que poseen plasticidad cerebral tienen una clara ventaja frente a los que no la tienen y ser plástico puede acelerar el proceso de evolución por selección natural. Para entender cómo opera el efecto Baldwin, Dennett, se vale del siguiente ejemplo:

Supóngase que hay diez puntos en el cerebro de cada animal donde se puede conectar un «cable» de dos maneras distintas, A o B. Supóngase que el buen truco es el diseño cuya configuración es AAABBBAAAA, y que las demás configuraciones son, desde el punto de vista de la conducta, igual de poco interesantes. Dado que todas estas conexiones son plásticas, cada animal, en el curso de su vida, puede intentar cualquiera de las 210 combinaciones distintas en la configuración de A y B. Aquellos animales que han nacido en estados tales como BAABBBAAAA están a un paso del buen truco (aunque es evidente que pueden perderse en una serie de intentos erróneos). Otros, cuya configuración inicial es BBBAAABBBB necesitan un mínimo de diez pasos (en el supuesto de que nunca se equivoquen al reconfigurar) antes de dar con el buen truco. Aquellos animales cuyos cerebros empiezan más cerca del objetivo tendrán una ventaja en cuanto a su supervivencia frente a los que empezaron más lejos, incluso en el caso de que no exista ninguna *otra* ventaja selectiva por haber nacido con una configuración «que falla por poco» frente a haber nacido con una configuración «que falla por mucho» (...). Así, la población de la siguiente generación tenderá a contener un mayor número de individuos con configuraciones próximas al objetivo (y, por tanto, más capaces de alcanzarlo en el tiempo de su vida), y el proceso seguirá hasta que toda la población haya fijado *genéticamente* el buen truco. Por lo tanto, un buen truco

«descubierto» así por los individuos de una población puede pasar con relativa rapidez a las generaciones futuras. (Hinton y Nowlan 1987, citado por Dennett 1991, p. 199).

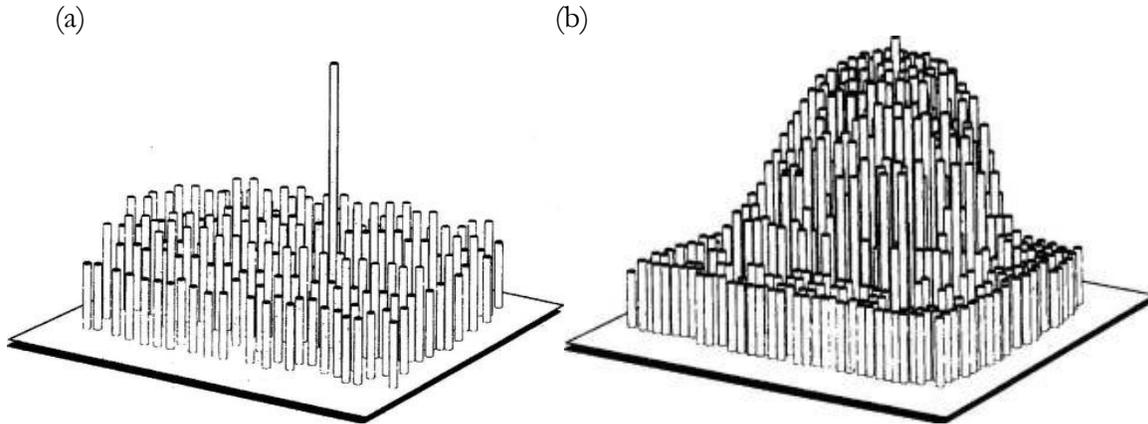


Figura 1.1 Paisajes adaptativos (a) Sólo una de las configuraciones es la favorecida; las otras, no importa lo «cercas» que estén de la configuración buena, tienen un grado de idoneidad casi idéntico. Una aguja en el pajar cómo esta puede ser prácticamente invisible para la selección natural. Incluso si algunos individuos afortunados poseen esta configuración, las probabilidades de que su suerte se extienda por la población de generaciones siguientes pueden ser ínfimas *a menos que* haya plasticidad de diseño en los individuos (Dennett 1991, p. 198). [Tomada de la Figura 7.1 de Dennett 1991. *La Conciencia Explicada*. cap. 7, p. 198].

(b) La aguja en un pajar de la figura (a) se convierte en la cumbre de una colina que la selección puede escalar [figura (b)] (...). Si se descubre una configuración vencedora determinada, tal descubrimiento creará una nueva presión selectiva: los organismos que en el paisaje adaptativo, estén más cerca de este descubrimiento tendrán una clara ventaja de aquellos que estén más lejos. Ello significa que las especies con plasticidad tenderán a evolucionar más deprisa (y con mayor “lucidez”) que las que no la tienen. Así pues la evolución en el primer medio, la plasticidad fenotípica, puede potenciar la evolución en el segundo medio, la variación genética. (Dennett 1991, p. 199-200). [Tomada de la Figura 7.2 de Dennett 1991. *La Conciencia Explicada*. cap. 7, p. 200].

Es oportuno aclarar un punto que Dennett pasa por alto en el ejemplo anterior. Esto es, que no todos los “buenos trucos” que aprenden los animales a lo largo de su vida son relevantes para su supervivencia y reproducción. Por lo tanto, no se puede aseverar que estos hayan sido un producto de la selección natural. Por ejemplo, que un chimpancé aprenda a utilizar una herramienta para alimentarse, esto no le asegura que se convertirá en el macho alfa de la manada y pueda reproducirse. Al igual que en los seres humanos, aprender cosas como resolver ecuaciones diferenciales, no le asegura su supervivencia y reproducción. Entonces reformulando, diríamos que, como menciona Diéguez (2011), la selección natural actúa en individuos con tendencia a tener determinadas capacidades cognitivas. La selección se habría producido por la *disposición para aprenderlos*. Así, el aprendizaje de los “buenos trucos” habría pasado fácilmente a la siguiente generación de forma no-genética, porque la *disposición para aprenderlos* ha pasado a la siguiente generación de forma genética.

El efecto Baldwin podría causar cierta confusión por su “parecido” con la teoría de la herencia de los caracteres adquiridos de Jean B. Lamarck. (1809) en la que: 1) las modificaciones del entorno provocan modificaciones del organismo (uso y desuso), y 2) esos rasgos adaptativos adquiridos en vida de un organismo e inducidos ambientalmente son heredados directamente por la descendencia (herencia de caracteres adquiridos)[Longa 2009a, p.38]. No obstante, el efecto Baldwin y la teoría de la herencia de los caracteres adquiridos de Lamarck son dos mecanismos de herencia distintos: en el efecto Baldwin nada de lo que el individuo aprende es transmitido genéticamente a su prole. Se trata simplemente del hecho de que los individuos que son lo bastante afortunados como para nacer más cerca a un buen truco ‘aprendible’ en el espacio de exploración de diseño, tenderán a tener mayor descendencia, y ésta, a su vez, tenderá a estar más cerca del buen truco. (Dennett 1991 p. 199-200). La asimilación genética de los trucos aprendidos depende de la aparición de mutaciones que surgen fortuitamente en los individuos. La probabilidad de que acaezca una mutación concreta no se ve en ningún caso afectado por lo beneficiosa o útil que ésta pudiera resultar (Futuyma 1998).

Existen varias críticas hacia el Efecto Baldwin. La principal se basa en que dicha teoría no cuenta con evidencias empíricas (French y Messenger 1994; Downes 2003; Longa 2009a). La única evidencia empírica que se le atribuye es el mecanismo de asimilación genética de Waddington que formuló en 1953. Se trata de experimentos realizados en *Drosophila melanogaster* y de forma breve estos consistieron en exponer a las moscas a distintos factores ambientales como altas temperaturas. El resultado fue que las crisálidas expuestas a altas temperatura (40°C) presentaban rasgos fenotípicos distintos a los de sus progenitores como la ausencia de venas cruzadas en las alas (crossveinlessness). Eligiendo este carácter Waddington realizó el entrecruzamiento entre moscas con el mismo fenotipo y las expuso siempre a la misma temperatura de 40°C por varias generaciones. Finalmente teniendo un control en la temperatura, después de 14 generaciones, comenzaron a nacer moscas con ausencia de venas cruzadas sin ser expuestas a la temperatura de 40°C. Por tal motivo, el rasgo fenotipo llegó a fijarse genéticamente y pudo ser heredado independientemente de las condiciones ambientales (Longa 2009a). Por esta última razón se considera como una evidencia que apoya el efecto Baldwin. Sin embargo, son dos fenómenos totalmente distintos, Longa lo explica así:

No es posible interpretar el fenómeno descubierto por Waddington como una evidencia empírica del efecto Baldwin, pues la asimilación genética implicada en ambos casos es de tipo muy diferente. El mecanismo de Waddington depende de una variación genética preexistente aunque oculta, que bajo condiciones de *stress* inusual es revelada y canalizada para producir un fenotipo alternativo. Por el contrario, en el efecto Baldwin son las propias mutaciones las que convierten el rasgo en innato. Es, pues, una paradoja que se emplee la asimilación genética de Waddington para apoyar el efecto Baldwin cuando el propio Waddington se refirió claramente a la inequivalencia entre ambos procesos. Si se rechaza esa equiparación, la evidencia empírica del efecto Baldwin queda prácticamente en la nada. Y debe tenerse en cuenta, adicionalmente, que en realidad los casos explicados con el proceso de asimilación genética de Waddington no tiene nada que ver con el hecho de que el aprendizaje pueda guiar la evolución, respecto a este último es que presenta el verdadero interés del efecto Baldwin: ejemplos como el fenómeno de ausencia de venas cruzadas en las alas, o las callosidades de diferentes organismos, son puramente fisiológicos. (Longa 2009, p. 44).

Como respuesta a la crítica que hace Longa en el párrafo citado es posible decir que Dennett habla sobre el aprendizaje en términos que pueden ser explicados como fenómenos fisiológicos. Es más, en su argumento determinista para él todos los fenómenos mentales son producidos por fenómenos fisiológicos (redes neuronales). También podemos decir que el *efecto Baldwin*, si bien, no cuenta con pruebas empíricas, puede ser por la falta de trabajo al respecto, pero la línea de investigación se encuentra abierta; sólo podemos esperar que estudios futuros se centren en explicar la plasticidad cerebral como una adaptación y sobre su base genética y heredabilidad. De esta forma podemos obtener una mejor comprensión de las condiciones bajo las cuales la plasticidad cerebral evoluciona.

Dentro del efecto Baldwin se podría plantear la siguiente cuestión. En momentos pareciera que los organismos con sus 'trucos aprendidos' podrían ser considerados como agentes activos en el ambiente y por medio de sus comportamientos pueden establecer nuevas presiones de selección, contraria a la visión darwiniana. En la versión darwinista la selección natural opera en la variación preexistente, que ha surgido por el azar. En pocas palabras los organismos vistos como agentes pasivos en el proceso selectivo.

Por otro lado, Deacon (2000) en lo que respecta a la plasticidad cerebral, menciona que durante el periodo de embriogénesis los genes son los que van a determinar la distribución de los distintos tejidos cerebrales, y también van a ser responsables de la coordinación de los procesos que después tendrán lugar en la formación del embrión, incluidas las estructuras básicas del cerebro. Después del nacimiento, la genética irá dando paso a otros mecanismos de

estructuración del cerebro que dependerán en gran medida del entorno tanto el interno como el externo de las mismas estructuras cerebrales (Tubino 2004, p.44). Esto explica lo que Dennett (1991) nos dice, de cómo nacemos con ciertos patrones innatos de actividad neuronal dados por nuestra genética, pero finalmente estos no son definitivos, ya que gracias a la plasticidad cerebral estos patrones se pueden ir modificando en el transcurso de nuestra vida. De ésta forma, los patrones de actividad neuronal más exitosos son lo que llevan a los individuos que los poseen a sobrevivir y reproducirse y así heredar sus patrones innatos.

En resumen, la explicación evolutiva de Dennett, nos dice que la cognición es producto de la selección natural, ésta se ha encargado de actuar sobre las variaciones existentes en las distintas estructuras (sistemas nerviosos) que se encargan de producir los fenómenos cognitivos. Los animales que poseen plasticidad cerebral, son lo que han podido evolucionar hacia una cognición ‘más compleja’. La complejidad cognitiva lleva a los que la poseen a no sólo registrar y procesar información, también pueden tener un sistema representacional de la información que les llega del entorno, esto es, pueden ser capaces de tener creencias y deseos sobre dicho entorno. El efecto Baldwin es un modelo que hasta el momento no cuenta con evidencia empírica, que trata de explicar cómo un proceso como la selección natural puede ser acelerado y cómo las mutaciones que se producen al azar pueden provocar un patrón de conexión neural (innato). De esta manera, los individuos heredan una variabilidad de conexiones neurales innatas. Finalmente, con la plasticidad cerebral se pueden formar conexiones neurales nuevas, desencadenadas por las experiencias que tienen los individuos a lo largo de su vida, contribuyendo así a su supervivencia y reproducción. En el siguiente capítulo esbozaré el modelo ontogenético de Edelman, denominado el *darwinismo neural*. A partir de entonces quedarán más claros procesos tales como las conexiones neuronales innatas, la plasticidad cerebral y el origen de las capacidades cognitivas a través de las interacciones entre grupos neurales.

2

El darwinismo neural: Un enfoque ontogénico de la cognición

2.1 Introducción

La ontogenia, es entendida como la historia de vida del organismo, desde el momento de su concepción hasta la muerte del mismo. A lo largo de la trayectoria de vida de los organismos éstos sufren cambios en su estructura física y en sus comportamientos. Este continuo cambio está influenciado tanto por factores externos (el ambiente de interacción) como por factores internos (epigenéticos). Los nuevos rasgos pueden surgir ya sea a partir en cambios de genes estructurales (mutaciones) o de variaciones en la regulación que producen nuevos efectos morfológicos (epigenética) [Gould 2004]. Esta discusión la retomaré en el siguiente capítulo. Por ahora sólo interesa cómo se construyen las capacidades cognitivas a partir de las estructuras cerebrales a lo largo de la vida de los individuos.

Una aproximación ontogenética de la cognición la desarrolla el biólogo Gerald Edelman (1987) en su *teoría de selección de grupos neurales* o *darwinismo neural*. Esta teoría es un relato acerca de cómo surge en cada individuo la conciencia primaria (distintiva de algunos mamíferos incluyendo seres humanos) y la conciencia de orden superior (exclusiva de los seres humanos). Las funciones cognitivas y su sustrato explicativo se halla en las estructuras biológicas, específicamente en el cerebro. Propiedades como la percepción y la memoria, entre otras, son fundamentales para algunas conductas que se encuentran sujetas por la selección natural a lo largo de la vida del individuo. La percepción es crucial para elegir pareja. Una hembra confía en las señales que percibe realizando una inspección de las características sexuales de los machos disponibles. Como el caso de los pavoreales, la hembra elige al macho que ostenta la cola más grande. En cuanto a la memoria, es crucial para la supervivencia. Por ejemplo, algunas aves tienen que recordar el lugar exacto donde escondieron las semillas, para poder alimentarse durante el invierno.

En este capítulo examinaré el *darwinismo neural* de Edelman y que desarrolló de forma más amplia junto con Giulio Tononi en la obra *A Universe of Consciousness: How Matter Becomes Imagination* (2000). La premisa del modelo es que los principios de la teoría darwiniana de la *selección natural*, pueden encajar perfectamente en las explicaciones de las funciones cerebrales. Cumpliendo con varios puntos, entre ellos, la variación. Las variaciones se extienden por todos los niveles de organización cerebral, desde la bioquímica molecular hasta a la macromorfología del sistema nervioso (Edelman y Tononi 2000, p.105).

Los principios fundamentales del *darwinismo neural* son: i) la formación durante el desarrollo del cerebro de un repertorio primario de grupos neurales altamente variables que establecen la neuroanatomía (selección en el desarrollo), ii) la selección con la experiencia de un repertorio secundario de circuitos neurales facilitados como resultado de cambios en la fuerza de las conexiones o sinapsis (selección en la experiencia), y, iii) un proceso de envíos de señales de reentrada a lo largo de conexiones recíprocas y entre grupos neurales distribuidos que asegure la correlación espaciotemporal de los eventos neurales seleccionados. (Edelman y Tononi, 2000, p. 103).

Cabe aclarar que dicha teoría recurre a la evolución por *selección natural* aplicándola a un nivel distinto del que vimos en el capítulo anterior. Esto es, Dennett habla de la selección actuando en poblaciones de individuos y para Edelman actúa también en poblaciones de células (neuronas). En este capítulo me propongo ayudar a entender y vincular éstas explicaciones evolutivas sobre las propiedades cognitivas que en conjunto ofrecen un panorama más amplio y complementario sobre el origen histórico y del desarrollo de la cognición.

2.2 El darwinismo neural

Si ningún individuo resultado de la reproducción sexual es idéntico, entonces, no existen dos cerebros iguales. Cada cerebro tiene su propio proceso de desarrollo y se encuentra en constante cambio durante su período de vida. Edelman y Tononi (2000), señalan que durante el proceso de selección natural puede ocurrir el fenómeno de *variación correlativa*¹ donde un carácter primario puede ser altamente seleccionado y posteriormente puede sufrir cambios que son utilizados más adelante por medio de otros sucesos selectivos. Por ejemplo, la selección de

¹ Para mayores detalles véase, Darwin 1859, p. 150 en adelante.

una estructura cerebral agrandada para facilitar la percepción puede venir acompañada del agrandamiento de otras regiones vecinas en el cerebro y posteriormente estas regiones pueden resultar seleccionadas para realizar otra función, como la memoria.

La selección somática es un punto de partida para Edelman y Tononi, utilizándola como evidencia de que la organización cerebral puede ser explicada por principios de selección darwiniana. Los anticuerpos del sistema inmune es un ejemplo claro al cual recurre:

El sistema inmune funciona por selección somática. La base para el reconocimiento molecular para un número ingente de formas moleculares extrañas es la variación somática en los genes de los anticuerpos de cada individuo, que conduce a la producción de un vasto repertorio de anticuerpos, cada uno con un lugar de unión distinto. El encuentro entre el enorme repertorio de anticuerpos con una molécula extraña viene seguida de la selección y crecimiento de las células que poseen los genes de los anticuerpos que se ajustan adecuadamente a la estructura química extraña del antígeno, aunque se tratase de una molécula que nunca hubiese existido sobre la faz de la Tierra. Aunque los mecanismos y la escala temporal de los eventos de selección obviamente difieren en la evolución y en la inmunidad, los principios son los mismos – los procesos darwinistas de variación y selección. (Edelman y Tononi, 2000, p. 107).

Edelman (1998), desde la perspectiva de la variación poblacional, explica que el surgimiento de la mente en el individuo es resultado de dos procesos conjuntos: la selección natural y la selección somática. Lo que queda seleccionado son grupos neurales en la morfología del cerebro. La teoría del *darwinismo neural* abarca los dos tipos de selección en distintos enfoques: el evolutivo, el de desarrollo, la estructura y función cerebral. El proceso de selección a nivel neural se realiza en las siguientes dos etapas más el papel de la reentrada.

a) *Selección en el desarrollo.* Es la etapa que está constreñida por los genes y la herencia de cada individuo. Toda la señalización y movimientos celulares que implica la neurogénesis, incluyendo procesos epigenéticos como la migración de los precursores neuronales y su posterior diferenciación hasta la formación primaria de conexiones nerviosas. Se integran distintas señales moleculares para determinar que neuronas sobreviven y cuáles no, también dónde y cuántas sinapsis se forman y si son retenidas. Las neuronas se extienden y ramifican en todas direcciones. Este patrón de ramificación genera una gran variabilidad en los patrones de conexión y se crea un repertorio inmenso y diverso de circuitos neurales. Los circuitos neurales que su actividad eléctrica se desencadena al mismo tiempo son las conexiones que quedan

juntas y por tanto son los grupos de neuronas que quedan vinculadas (Edelman 1987, Edelman 1998 y Edelman y Tononi 2000).

b) *Selección en la experiencia*. Se da durante todo el desarrollo hasta la muerte del organismo. La actividad neural es producida por interacciones con el mundo exterior. Es toda la reorganización neural que se da como consecuencia de la experiencia y aprendizaje, estos pueden influir en la cantidad y el patrón de las conexiones sinápticas. Estas conexiones se encuentran limitadas por la morfología de cada animal: dependiendo de la parte corporal involucrada en alguna tarea es como se va dando el patrón de conexión neural (Edelman 1987, Edelman 1998 y Edelman y Tononi 2000).

c) *La reentrada*. Es lo que permite la integración de la selección en el desarrollo y la selección en la experiencia. Son las conexiones recíprocas entre los distintos mapas de los grupos de neuronas que se disparan juntas y abarca varias regiones cerebrales. Forman toda una red de conexiones que es la clave para que un animal pueda categorizar al mundo. La sincronización de estos mapas es lo que da como resultado una coordinación espaciotemporal y una respuesta coherente tanto sensorial como motora (Edelman 1998, Edelman y Tononi 2000).

La *reentrada* también se encarga de construir nuevas propiedades de respuesta como resultado de interacciones de distintos mapas, por ejemplo, las áreas cerebrales del movimiento auditivo con las áreas del movimiento visual, de esta forma podemos discriminar que tan lejos puede estar un automóvil. También se pueden conectar áreas como la discriminación de un color respecto a un movimiento, y así, por ejemplo, podemos diferenciar las manchas de un leopardo entre la vegetación de la selva. (Edelman y Tononi 2000).

Todo este repertorio conocido como darwinismo neural, es la base para entender cómo es que se desarrolla la cognición en cada individuo. Existen otros elementos que complementan dicha teoría y que considero a continuación.

2.3 La degeneración y los valores

La *degeneración* es la capacidad de componentes estructuralmente distintos de producir resultados parecidos. Esta es una propiedad de organización que puede ser vista a distintos niveles. Por ejemplo, a nivel genético donde las combinaciones de distintas bases pueden conducir a un mismo aminoácido². En el sistema inmune, anticuerpos de estructura distinta pueden reconocer con la misma facilidad a la misma molécula extraña. En el cerebro, un gran

número de circuitos cerebrales distintos puede llevar a la misma acción o resultado motor. (Edelman y Tononi, p. 111-112).

Para Edelman y Tononi la propiedad de *degeneración* es un carácter esencial, de una gran importancia evolutiva, tanto en los sistemas seleccionales (circuitos cerebrales ó grupos neurales) como en el mecanismo de selección. Las presiones de selección pueden generar estructuras diferentes para realizar funciones muy parecidas, de esta manera, cuando el individuo se enfrenta a un cambio en el entorno pueda responder de forma favorable. En pocas palabras la degeneración hace posible la plasticidad cerebral. Edelman y Tononi lo ejemplifican así:

Por ejemplo, si la selección se produce en relación con nuestra habilidad para caminar de un modo determinado, es probable que con el tiempo se modifiquen las conexiones en múltiples estructuras cerebrales y entre estas, así como las conexiones con el aparato musculoesquelético. Además de la locomoción, se verán afectadas muchas otras funciones, como la habilidad para mantenerse erguido o para saltar, a consecuencia de la degeneración de los circuitos neuronales (Edelman y Tononi 2000, p. 112).

Si bien la *degeneración* puede mantener flexible una función determinada, ésta tiene limitaciones. Si consideramos una serie de circuitos neuronales fenotípicos seleccionados durante la historia evolutiva, es decir, los circuitos innatos que han sido heredados, éstos sirven como constreñimientos para la degeneración. Por ejemplo, el simple hecho de poseer una mano de forma determinada y con una propensión a agarrar de cierta manera y no de otra favorece enormemente la selección de sinapsis y de patrones neurales de actividad que conducen acciones apropiadas (Edelman y Tononi 2000, p.112-113). Estos constreñimientos es lo que Edelman y Tononi denominan *valores*.

² El código aminoácido es un código degenerado, en el sentido de que hay más de un vocablo de código para la mayoría de los aminoácidos. Degenerado no quiere decir imperfecto, pues no existe un solo vocablo de código que especifique a más de un aminoácido.

Lo sorprendente es que la degeneración no sea uniforme. Así el código de la arginina, de la leucina y de la serina tienen una degeneración séxtuple, es decir, que hay seis vocablos de código genético para cada una de ellas, mientras que el código para los otros aminoácidos como por ejemplo el ácido glutámico, la tirosina, la histidina y otros varios, tienen sólo una degeneración doble. Entre todos los aminoácidos, solamente el triptófano y la metionina poseen un único vocablo de código. (Lenhninger 1993, p. 974-975).

Los *valores* en los vertebrados superiores, son grupos pequeños de neuronas que envían señales continuas y difusas por todo el cerebro. Estas señales acarrean información sobre el estado conductual actual del organismo. Estados como el sueño, vigilia, exploración, acicalamiento, etc. Así como estímulos como el dolor, placer o recompensas. También los *valores* se disparan cuando pasan eventos importantes como la exploración de un entorno nuevo (Edelman y Tononi 2000).

Los *valores* conducen a un repertorio limitado de respuestas conductuales. Sin embargo, procesos como la memoria y el aprendizaje hacen posible modificar las respuestas conductuales innatas impuestas por los *valores* (Edelman y Tononi 2000). Por ejemplo, cuando a distintos individuos se les enseña a desempeñar una cierta función. No todos los individuos la aprenden igual y como consecuencia no desempeñan igual la misma función. Esto porque cada individuo hereda distintos *valores*. Si hacemos una correlación entre los *valores* que son heredados y la plasticidad cerebral. La plasticidad cerebral depende de, por un lado, que tanto pueda modificar un animal los sistemas de *valores* a lo largo de su vida, y por otro, de las mutaciones en los *valores* que puedan resultar beneficiosas y convertirse en un carácter adaptativo.

2.4 El darwinismo neural como una analogía a la evolución por selección natural

Para tener más clara la analogía a la que recurre Edelman, darwinismo neural versus evolución darwiniana, es necesario realizar una comparación entre ambos postulados. Los cuatro postulados básicos que desarrolló Darwin en *El origen de las especies* (1859) son: i) existen variaciones entre los individuos que forman las especies; ii) algunas de éstas variaciones son heredadas a los descendientes; iii) en cada generación se engendran más descendientes de los que consiguen sobrevivir, y; iv) la supervivencia y reproducción no son al azar, porque los individuos con variaciones más favorables son *seleccionados* de manera *natural* (por la selección natural).

Siguiendo los cuatro postulados de Darwin realizaré la extrapolación con el *darwinismo neural*. i) Las variaciones: las neuronas vistas como individuos forman grupos neurales (poblaciones), existiendo diferencias entre ellas, en la bioquímica, morfología, etc. En el sistema nervoso central (SNC) de los vertebrados existen tres tipos de agregaciones neurales. El primero son la distribución de *somas celulares*, que se caracterizan por tener neurotransmisores muy específicos, con agregaciones celulares bastante organizadas y funcionalmente diferentes.

Los segundos son los *núcleos*, son grupos celulares con límites anatómicos claros y que en su estructura interna incluye un esquema laminar establecido por la alineación en capas de los cuerpos celulares. El tercer tipo son las *cortezas*, son hojas laminares ubicadas en la periferia del SNC y que a su vez incluye distintos tipos de capas celulares (Papini 2009, p.415).

ii) Las variaciones son heredables: en éste postulado no existe una analogía con la evolución darwiniana. Recordemos que el darwinismo neural como se especifica en su nombre se lleva a cabo a nivel celular. . Edelman y Tononi pasan por alto este error y lo que se percibe es que éste postulado lo toman en un nivel de organización distinto, a nivel de individuo. Los individuos son los que se reproducen y heredan parte del patrón básico y rígido de la neurogénesis. Sin embargo, si Edelman y Tononi hubieran considerado los argumentos de la regeneración neural durante el desarrollo y las investigaciones sobre regeneración neural en el estado adulto (Kempermann *et al* 1997, 1998; Gould *et al* 1998, 1999; Ericksson *et al* 1998, Gage y Kempermann 1999; Gage *et al* 2002), tal vez la analogía podría ser correcta.

iii) Durante la *selección en el desarrollo*, las millones de neuronas en el cerebro, establecen desde unas pocas hasta miles de conexiones sinápticas con otras neuronas y con tejido periférico, formando grupos neurales. De las miles de grupos que se generan no todos se preservan (sobreviven) pues son selectivamente eliminadas. De esta manera la analogía del postulado se cumple.

iv) Durante la *selección en la experiencia*, sólo sobreviven los grupos neuronales que son reforzados por la experiencia. Las neuronas necesitan determinados factores de crecimiento para sobrevivir, puesto que los niveles de estos factores son muy bajos, las neuronas “compiten” por ellos, de tal manera, que si no pueden conseguirlos, mueren. Este fenómeno se denomina muerte celular natural (Papini 2009). Los grupos neurales que sus conexiones se estén reforzando constantemente por la experiencia son los que consiguen con mayor facilidad los factores de crecimiento. Por lo que este proceso no se lleva a cabo al azar.

Una vez cometida la extrapolación de la evolución darwiniana con el *darwinismo neural*, observamos que en el segundo postulado la analogía se rompe. Sin embargo, esta no es la única observación negativa que se le puede encontrar al darwinismo neural. Por ejemplo, el biólogo Steven Rose (2001), no está de acuerdo con el nombre otorgado por Edelman de *darwinismo neural*. Rose considera que no es un proceso homólogo ni suficientemente análogo a la selección natural darwiniana. Considerando al *darwinismo neural* sólo como una metáfora

(Rose 2001, p.172). Inclusive Rose está de acuerdo con Francis Crick en llamarlo 'edelmismo neural'.

El argumento más fuerte de Rose en contra del *darwinismo neural*, es que, la sobreproducción y posterior selección de neuronas y sinapsis, en realidad es un proceso cooperativo más que un proceso de competencia. La migración de las células y el crecimiento de los axones a través de largas distancias, sólo es posible, por las señales remotas y locales entre las mismas neuronas. Si estas señales no hubieran estado presentes durante el periodo de crecimiento y migración. Difícilmente un solo axón hubiera llegado a su destino. Por lo que las células no "compiten" entre ellas, más bien puede ser visto como un proceso "cooperativo" (Rose 2001, p.180).

En resumen, el *darwinismo neural* trata de explicar cómo emergen algunas capacidades cognitivas a nivel celular. El *darwinismo neural* es una analogía incompleta al proceso histórico de la selección natural darwiniana. La diferencia es la escala de tiempo y las unidades de selección. Lo que se selecciona son grupos neurales. La primera etapa de selección se da durante el desarrollo embrionario del individuo. Éste primer patrón de conexiones entre grupos neurales son los otorgados por los sistemas de *valores*. La segunda etapa es la selección en la experiencia, se da durante la etapa postnatal y hasta la muerte del individuo. El contacto con el entorno va creando modificaciones entre las distintas conexiones de los grupos neurales con características *degenerativas* y como consecuencia otorga una propiedad flexible o plástica a los grupos neurales. Finalmente el proceso de reentrada son todas las conexiones recíprocas que se distribuyen a lo largo del cerebro, lo que marca la coherencia para producir los fenómenos cognitivos.

2.5 Integración de los modelos evolucionistas de la cognición de Dennett y Edelman

Veamos qué se propondría si tomamos los trabajos de Dennett y Edelman como complementarios. Los primeros seres vivos que habitaron la Tierra eran organismos unicelulares. Organismos parecidos a las bacterias actuales. Tenían la capacidad de recoger información de su entorno, incluyendo información de otros organismos similares (transferencia horizontal de genes³). Procesaban la información y respondían con base en esta, valiéndose únicamente de su material genético y su maquinaria metabólica. Tenían la facultad de replicarse. La forma en la que se reproducían era por fisión binaria, esto es, el organismo se dividía en dos, originando dos organismos idénticos al progenitor. Cuando acontecía este

proceso muchas veces ocurrían errores de replicación. Por lo tanto, se generaban organismos distintos al progenitor. Estas diferencias obtenidas por errores de replicación generaban una gran variedad de organismos distintos. Entre esta variedad de organismos, había unos que mostraban una mejor respuesta al entorno que otros. Como consecuencia, los organismos que podían sobrevivir más tiempo son los que se podían replicar con mayor frecuencia. A todo este proceso se le conoce como: *selección natural*.

Posteriormente, el origen y desarrollo de organismos pluricelulares posibilitó la especialización celular. Siguiendo con la lógica del párrafo anterior, los organismos que fueron respondiendo mejor al entorno dinámico que habitaban, tenían mayores posibilidades de sobrevivir y dejar descendencia (Figura 2.1). Organismos que podían desplazarse para cubrir sus necesidades, son los que tenderían a desarrollar un sistema especializado para controlar sus movimientos en respuesta al medio. Así la complejidad de estos sistemas aumentaría con el paso del tiempo hasta el origen y desarrollo de un sistema nervioso.

La selección natural es el proceso histórico que fue determinando a través de muchas generaciones la evolución de la cognición. Sin embargo, un proceso análogo ocurría al mismo tiempo en los individuos que poseían un sistema nervioso central. Esta vez, lo que se encontraba en proceso de selección eran las células que forman los cerebros. Las neuronas forman grupos que actúan en conjunto. Las variedades de estos grupos neurales forman conexiones recíprocas entre sí y a lo largo de todo el cerebro. Muchas conexiones quedan constreñidas por leyes epigenéticas y patrones de desarrollo que fueron heredados por sus progenitores. Pero otras son más flexibles y sus interconexiones cambian dependiendo de la experiencia del individuo con su entorno durante toda su vida. De esta manera, las señales procedentes del entorno pueden ser moduladas, las respuestas conductuales pueden ser más flexibles y la posibilidad del aprendizaje y la memorización puede hacer que se reaccione de formas distintas ante la nueva aparición de los mismos estímulos experimentados en ocasiones previas. El individuo puede tener representaciones abstractas de su entorno y responder con conductas a estímulos tanto internos como externos, gracias a las conexiones recíprocas entre los distintos grupos neurales que se distribuyen a lo largo del cerebro.

³ La transferencia horizontal de genes es el proceso por el que un organismo transfiere material genético a otro organismo que no es su descendiente.

Todos los animales que poseen un sistema nervioso central gozan de plasticidad cerebral. El grado en el que puedan manifestar dicha plasticidad depende de la herencia y su entorno. Para que un animal, por ejemplo, pueda aprender y memorizar con mayor eficacia está determinado por sus genes y por el ambiente en el que se desarrolle. Si su ambiente es social, con esto me refiero, a que los individuos interactúan entre sí, para asegurar su supervivencia, tienen un comportamiento grupal y existe un empalme entre distintas generaciones. Cabe la posibilidad de que en una especie tal el aprendizaje y la memoria tengan un alto valor adaptativo. Por lo que se ve reflejado en su supervivencia y reproducción diferencial. La plasticidad cerebral de estos animales otorga un plus para poder aprender y memorizar mejor. Aquellos animales que nazcan con la habilidad innata de poder aprender o memorizar un poco mejor que sus vecinos tendrán mayor adecuación y por consiguiente podrán heredar sus habilidades innatas. Es importante remarcar que este proceso es “circunstancial”. Con esto me refiero, a que en la siguiente generación puede nacer otro individuo que no esté emparentado con el individuo que heredó las habilidades innatas y que por una simple mutación azarosa nazca con la habilidad de poder aprender o memorizar un poco mejor que el resto. De esta manera es como un carácter se va fijando en el genoma del animal hasta convertirse en un rasgo innato. Otra consecuencia de este efecto es que se crea una presión selectiva muy fuerte y como consecuencia la selección natural es acelerada.

Finalmente los caracteres cognitivos altamente adaptativos que poseen los individuos se encuentran sujetos por procesos de selección. Con el tiempo estos caracteres innatos se extenderán en todos los demes o poblaciones. Cuando los demes diverjan se distinguirán en la especie y así sucesivamente hasta llegar a los clados. De esta forma es como se va trazando una línea filogenética de la cognición impulsada por las características ontogénicas individuales (Figura 2.2).

En el siguiente capítulo hago una descripción, de la Evo-Devo, los constreñimientos del desarrollo y la evolución de los genes de la cognición. La evolución neodarwiniana nos habla de un proceso evolutivo que ocurre por cambios en el código genético. Analizaré en que sentido se afirma que los genes pueden moldear la cognición y cuál es el argumento evolutivo de dicha afirmación. Por otro lado, examinaré que tanto peso tienen los constreñimientos del desarrollo en una explicación adaptacionista de la cognición como la que traté en estos primeros capítulos. Y por último, expondré de qué forma la variación y la selección natural pueden jugar un papel importante en la Evo-Devo de la cognición.

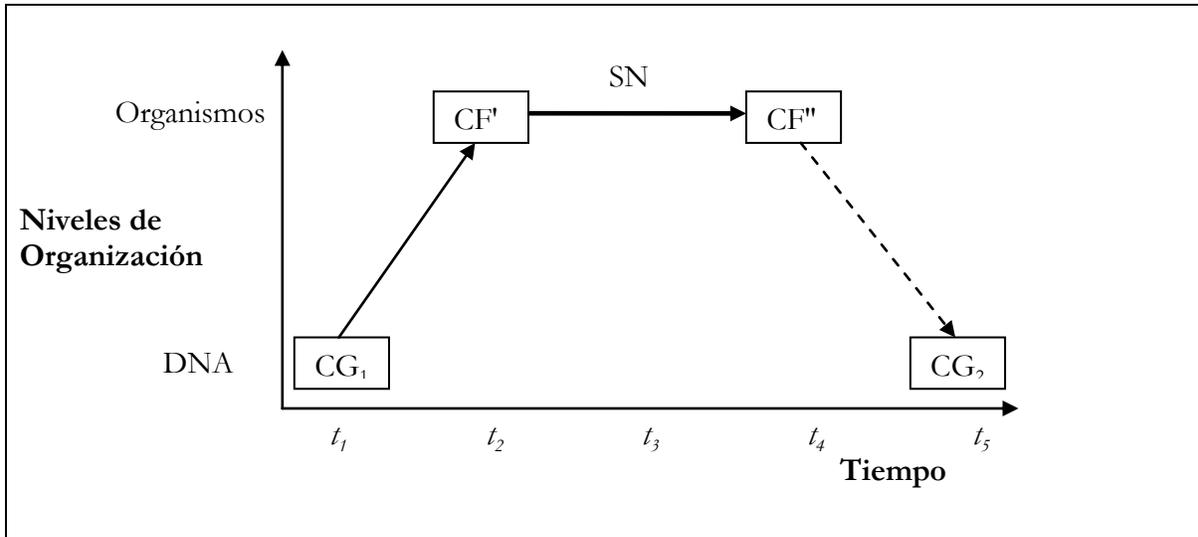


Figura 2.1 Una configuración genética particular (CG_1) en una población (con leyes epigenéticas) se construye un fenotipo particular (CF') (representado por la flecha sólida en dirección ascendente). Algunos de estos fenotipos, una vez desarrollados, serán seleccionados por la selección natural (SN) en función de su adecuación (flecha negra y ancha). Los fenotipos seleccionados (CF'') serán los que dejen descendencia y transmitan sus genes específicos (a través de las leyes de la herencia genética) a la siguiente generación (representado por la flecha de trazos en dirección descendente), produciendo la nueva configuración genética particular (CG_2). Esta nueva configuración, en turno, será la que construya los nuevos fenotipos. [Tomada y traducida de la Figura 1 de Martínez y Moya 2001, p. 8.]

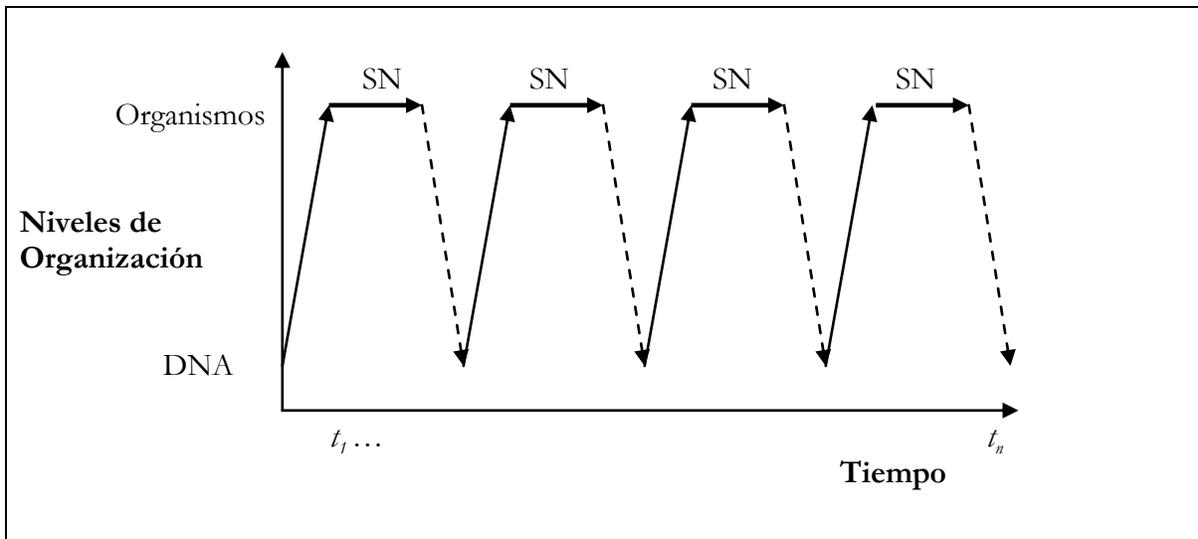


Figura 2.2 Interacción del proceso presentado en la **Figura 2.1**. Esto ilustra una secuencia de varias generaciones de organismos a través de una relación causal con la reproducción. Las flechas sólidas representan la construcción en función de la configuración genotípica en un tiempo t_x , de fenotipos particulares, en un proceso típico de causalidad descendente. Cualquier fenotipo producido a nivel de organismos, interactuará con otros fenotipos y el medio ambiente (alimentación, apareamiento, etc), estando sujetos a la selección natural de acuerdo a su adecuación (flechas negras horizontales). Durante el proceso de selección se 'elige' que fenotipos pasan sus genes a la siguiente generación (es). Las flechas de trazos representa la influencia descendente de la selección, en un tiempo t_y , con los arreglos del ADN que construirán los nuevos fenotipos. [Tomada y traducida de la Figura 2 de Martínez y Moya 2011, p. 9.]

3

Evo-Devo, variación y selección de la cognición

3.1 Introducción

La *Biología Evolutiva del Desarrollo* o Evo-Devo (abreviación en inglés de *Evolutionary Developmental Biology*), ofrece explicaciones sobre el origen y evolución de los diseños naturales (filogenia) basadas en la heredabilidad de las alteraciones producidas en las pautas de desarrollo individual de los organismos (ontogenia) [Balari y Lorenzo 2008, p. 1]. Al parecer, cuando se estaba gestando la *Nueva Síntesis* en la primera mitad del siglo XX la biología del desarrollo quedó excluida, debido a que fue eclipsada por el impulso de la genética de poblaciones. La simplicidad y eficacia de los modelos utilizados en la genética para explicar la variación y la herencia relegó a la biología del desarrollo a ocuparse sólo de estudios enfocados en los procesos de regeneración, fertilización, inmunología y biología celular (García 2005). Posteriormente, en la década de 1970 comenzaron a aparecer trabajos sobre genética del desarrollo, estudios que se centraban en los genes y la inducción de mutaciones que afectan al desarrollo en animales como *Drosophila melanogaster*. El estudio de los genes homólogos¹, en distintas especies terminó por sellar la conexión entre la genética, la biología del desarrollo y la evolución. La evidente diversidad morfológica entre taxones requería, pese a la gran conservación genética, la existencia de variaciones a nivel del tiempo y lugar de expresión de los genes. Estas variaciones producirían a lo largo del desarrollo diferencias morfológicas y funcionales entre taxones sobre las que la selección natural operaría adaptando los organismos al entorno y generando la enorme biodiversidad pasada y presente (Baguña 2003). Finalmente, la Evo-Devo contemporánea es una disciplina que surge en la biología a finales de la década de 1990 y principios de la década pasada (Robert 2001, García 2005 y Martínez, 2009). Los objetivos principales en los que descansa la Evo-Devo como una disciplina, según García, (2005) son los siguientes:

¹ Genes homólogos son genes que tienen un mismo origen evolutivo o presentan el mismo origen evolutivo de la estructura o función que regulan.

1. Evolución del desarrollo. Estudio comparativo de características a diferentes niveles de la jerarquía biológica (como genes, redes genéticas, patrones de expresión, tejidos, etc.).

2. Establecimiento de homologías. Los patrones de expresión génica pueden resolver los problemas que se presentan en el reconocimiento de homologías.

3. Mapa genotipo-fenotipo. Para entender la dinámica de la adaptación es necesario entender la arquitectura del desarrollo a nivel genético. Las diferencias entre especies pueden explicarse por medio de su diferente arquitectura de desarrollo.

4. Patrones de evolución fenotípica. Los mecanismos de desarrollo pueden constreñir o facilitar el cambio evolutivo. Un objetivo de la Evo-Devo desde sus orígenes es determinar si las constricciones de desarrollo influyen en la diversificación evolutiva.

5. Innovaciones evolutivas. La Evo-Devo trata de dar cuenta de los mecanismos del desarrollo responsables del origen de nuevos rasgos.

La Evo-Devo nos dice que el diseño al que responde un organismo no está prefigurado totalmente en su genotipo. Los genes no son considerados como los únicos agentes causales del desarrollo. El papel de los genes en el desarrollo y en la evolución no se encuentra por encima del de los restantes factores que intervienen en tales procesos (Balari y Lorenzo 2008, p. 9). Cada estadio del desarrollo es un proceso que responde a interacciones complejas entre múltiples factores ambientales y epigenéticos. A diferencia de la idea canónica de la Síntesis Moderna donde el genotipo y sus cambios juegan un papel central en este sentido. Balari y Lorenzo, nos ofrecen tres puntos que sintetizan el marco teórico de la Evo-Devo:

(1) ciertas pautas de desarrollo se caracterizan por su carácter extremadamente conservador, en el sentido de que se manifiestan, relativamente inmodificadas, a lo largo de dominios específicos muy distantes en términos de parentesco evolutivo. Uno de los rasgos más significativos de la evolución es la reutilización de tales pautas en diferentes contextos de desarrollo, con resultados que pueden dar lugar a divergencias fenotípicas muy acusadas; (2) las modificaciones que operan sobre las pautas de desarrollo a lo largo del tiempo responden a tipos característicos y fácilmente identificables: desplazamientos en el momento de inicio y finalización, modificaciones en las tasas de crecimiento, alteraciones del estado terminal, cambios en el plan de ejecución, etc. (...). En la medida en que tales modificaciones parecen conformar inventarios finitos y relativamente limitados, su capacidad para canalizar los procesos de evolución resulta evidente; y (3) la persistencia tanto de este tipo de pautas de desarrollo como del tipo de modificaciones a que típicamente responden se revelan como fuerzas capaces de contrapesar las presiones ejercidas por el ambiente. Cabe concederles, por tanto, un poder creativo a la par, o incluso superior, al de la propia selección natural (Balari y Lorenzo 2008, p. 10-11).

Balari y Lorenzo (2008), hacen una precisión acertada con respecto al papel de la selección natural. Nos aclaran que la Evo-Devo no cuestiona a la selección natural como una fuerza evolutiva. Sino que existe una discusión para delimitar hasta a que grado la selección natural se le puede considerar creativa, relativo a las constricciones impuestas por los principios que rigen el desarrollo. Esta discusión la retomaré en un apartado más adelante en este mismo capítulo.

Por otra parte, desde hace ya bastante tiempo se tienen claros diversos detalles de los patrones de desarrollo del sistema nervioso. Existe mucha información sobre las distintas etapas de formación del cerebro; desde su inicio como un simple conjunto de células indiferenciadas que enseguida crece y se convierte primero en una lámina y después en una especie de tubo. Posteriormente, de ese tubo salen tres abultamientos. Uno se divide en una serie de segmentos que en conjunto componen el rombencéfalo, evolutivamente muy antiguo, que contribuye a procesos como la respiración, el equilibrio y la alerta. Otro da origen al mesencéfalo, que coordina reflejos visuales y auditivos y controla funciones como los movimientos oculares. Por último, la superficie de otro abultamiento da lugar al precursor del prosencéfalo, esencial para la razón y toma de decisiones. (Marcus 2005, p.74).

Las células cerebrales deben especializarse y migrar a sus ubicaciones finales. Si las células del cerebro no migran o lo hacen a sitios equivocados, pueden producir defectos de nacimiento como parálisis cerebral. Al principio, en ciertas regiones cerebrales el cuerpo fabrica más células de las necesarias en última instancia, y entonces, en una especie de estrategia darwiniana de lucha por la supervivencia, se seleccionan las que consiguen integrarse en algún sistema más grande (Marcus 2005). En buena medida la complejidad es guiada por la expresión genética, por lo que, los genes establecen y ajustan los circuitos neurales. De esta manera la estructura cerebral como sustrato cognitivo es resultado en las transformaciones en la ontogenia de los organismos. Por otro lado, los constreñimientos como causas del desarrollo cerebral juegan un papel crucial y entran en el campo de estudio de la Evo-Devo.

Todos estos procesos forman parte del desarrollo del cerebro y, como veremos en los siguientes apartados, juegan un papel importante en la evolución de la cognición. Los estudios de la Evo-Devo nos permiten precisar qué peso tienen los constreñimientos del desarrollo en modelos evolucionistas de la cognición como los que presenté en el capítulo anterior. A continuación reconstruyo una narrativa de los constreñimientos del desarrollo como factores de evolución en el contexto de la cognición. Partiendo desde la explicación de la Síntesis

Moderna que considera a las mutaciones y la selección natural como las únicas fuentes de variación irrestrictas (Martínez y Andrade, trabajo en prep.). Esto me permite ubicar a los constreñimientos del desarrollo cerebral en contraposición como variaciones restringidas. En la última sección de éste capítulo examinaré el papel de la selección natural y las adaptaciones en el proceso de la evolución de la cognición tomando en cuenta los constreñimientos del desarrollo.

3.2 Los constreñimientos del desarrollo

Hoy en día existe controversia y confusión respecto al concepto de *constreñimiento del desarrollo*². Quiero evitar discutir interpretaciones sobre la controversia que pueden desviar el objetivo inicial de este capítulo y me voy a limitar a definir los constreñimientos con base a la propuesta de Martínez (2009). Existen dos clases que se pueden identificar claramente: a) universales o estructurales (ontogenéticos) y b) locales o históricos (filogenéticos). Los primeros se refieren a la influencia directa de las leyes de la física y la química en los procesos de desarrollo. Aplican a todos seres vivos y no dependen de ninguna característica particular de los organismos. Los segundos son los que dan identidad a un taxón, que surgen como consecuencia de alguna característica particular fijada filogenéticamente en dicho grupo (Martínez y Andrade, trabajo en prep.).

Ejemplos de constreñimientos estructurales del desarrollo son los impuestos por las leyes físicas y químicas. Los seres vivos como organismos materiales estamos sujetos a las leyes de la física y la química. Como efectos gravitacionales, la termodinámica, la entropía, etc. Otros ejemplos son la auto-organización y propiedades como la inhibición, adhesión y movilidad a nivel de proteínas, células y tejidos (Martínez 2009, 2011, Martínez y Andrade trabajo en prep). Estos constreñimientos determinan algunas de las “reglas de construcción” de los fenotipos.

Un ejemplo de constreñimiento histórico son los dos grandes grupos de animales clasificados en invertebrados y vertebrados. Los invertebrados como los artrópodos, desarrollan un esqueleto externo y muy pesado que restringe el crecimiento del sistema nervioso. Los vertebrados desarrollan un esqueleto interno y su sistema nervioso es en forma de tubo o cuerda. De esta manera, un vertebrado no podrá desarrollar un sistema nervioso en

² Para mayores detalles ver, Martínez 2009. *Los Constreñimientos del Desarrollo y la Integración EvoDevo: Precisiones y Distinciones en Torno al Tema.*

forma de ganglios como el de un invertebrado. Desde las primeras etapas del desarrollo embrionario, tanto los vertebrados como los invertebrados tomaron rumbos distintos, aunque compartieron en un inicio la misma forma de desarrollo, lo que adicionalmente nos habla de un ancestro común muy lejano (Van-Wielink 2002).

Tomando en cuenta estos constreñimientos, es inevitable pensar que son relevantes para el proceso de evolución. Son relevantes en el sentido de que las alteraciones en la ontogenia son producidas durante el mismo proceso ontogenético y los cambios en éste proceso pueden generar un producto totalmente viable (Amundson 2001). De esta forma, estas alteraciones son las que producen las variaciones en las que posteriormente la selección natural actuará. La Evo-Devo reconoce que estos constreñimientos y direccionamientos no sólo limitan, sino también ordenan el camino evolutivo produciendo un sesgo en los fenómenos evolutivos que no puede explicarse citando exclusivamente los factores evolutivos clásicos (Caponi 2009).

Un ejemplo de constreñimientos que pueden hacer una diferencia en las capacidades de la cognición entre distintos grupos de animales es el estudio realizado por Parker y colaboradores (1999). Ellos hicieron una comparación del desarrollo cerebral entre seres humanos y monos, donde encontraron que la fase de crecimiento fetal del cerebro humano dura 25 días más que la de los monos *Rhesus*. La mielinización del neocórtex se extiende en los humanos hasta los 12 años, mientras que en los monos sólo dura 3.5 años. Finalmente el crecimiento dendrítico se prolonga en los seres humanos hasta los 20 años, estos son muchos más años que cualquier otra especie. Todos estos factores influyen en las diferencias de capacidades cognitivas, como la memoria y el aprendizaje, entre humanos y monos. De esta forma, las variaciones ocurridas durante el desarrollo son las que limitan el fenotipo cerebral de cada individuo, por lo tanto, el rango de variación se ve reducido.

En el siguiente apartado expondré cómo existen constreñimientos en la variación de los sistemas nerviosos de distintos grupos de animales. Dichos constreñimientos: ¿Pueden ser los verdaderos responsables de la variación de las capacidades cognitivas? ¿Está en juego la posición de las mutaciones junto con la selección natural como las únicas responsables de dicha variación? Trataré de responder estas preguntas en lo que resta del capítulo.

3.3 Variación y genes reguladores en la evolución de la estructura cerebral

En el primer capítulo veíamos que bajo el modelo de Dennett, todas las variaciones en los sistemas nerviosos surgían por mutación. La síntesis moderna nos dice que la recombinación genética y las mutaciones son la materia prima de la evolución. Las mutaciones puntuales, las inversiones cromosómicas, duplicaciones genéticas y la poliploidia, entre otras, son de gran importancia evolutiva. Sin embargo hacer copias adicionales puede o no ser ventajoso. Por ejemplo, tener un cromosoma de más en el par 21 es la causa del síndrome de Down. En otro caso, una copia de un gen puede provocar a la larga una función nueva (co-opción). Algunas moléculas utilizadas hace más de mil millones de años por bacterias ancestrales para coordinar la información y la acción permanecen con nosotros en forma de canales iónicos. Los canales especializados en el flujo de potasio seguramente fueron los primeros en aparecer, posteriormente se duplicaron y divergieron, originando nuevas clases de canales (Marcus 2003, p.114).

Los *genes reguladores* son aquellos que están involucrados en mantener activa o inhibir la expresión de otros genes. En el desarrollo del cerebro de distintos animales los *genes reguladores* son los actores principales porque producen proteínas que regulan la activación y la desactivación de otros genes. Por ejemplo, la regulación de genes como, *Otx* y *Emx*: *Emx2* determina el equilibrio entre el hipocampo y la corteza frontal y *Otx2* controla el equilibrio entre el mesencéfalo y el rombencéfalo. Este último, si es activado en una región más extensa de lo habitual, el mesencéfalo se agranda a costa del rombencéfalo. Y si es desactivado en un área más pequeña, sucede lo contrario: a más rombencéfalo menos mesencéfalo. Al modificar la distribución de las proteínas por medio de los genes reguladores que las controlan, la evolución adaptó diferentes animales a distintos entornos, otorgándoles, por ejemplo, más hipocampo si era más importante la memoria para la ubicación espacial (como sucede con ciertas aves que esconden comida) o más prosencéfalo si era especialmente importante el razonamiento complejo y la toma de decisiones (como para los primates) [Marcus 2003, p. 119]. De esta forma, los patrones de expresión de los *genes reguladores* pueden generar una variedad de complejos morfo-funcionales en los sistemas nerviosos de distintas clases de vertebrados, que comparten los mismos genes del desarrollo cerebral.

Emery y Clayton en 2004, concluyeron que algunas aves como los cuervos y los primates presentan similitudes cognitivas pese a sus diferencias cerebrales. Esto porque han tenido que enfrentarse a problemas adaptativos similares, como por ejemplo, localizar

alimentos perecederos en una amplia distribución espacial y temporal. Ambos animales pueden usar y fabricar algunas herramientas simples, tienen una conducta flexible y poseen una imaginación muy desarrollada. Estas características permiten a los primates simular mentalmente ciertas situaciones y a los cuervos les otorga gran capacidad de navegación en rutas nuevas. De igual forma poseen habilidad prospectiva, esto es, los cuervos vuelven a esconder alimentos cuya ocultación fue observada por otros cuervos. De esta forma, si los primates y los cuervos comparten dichas características cognitivas a pesar de que sus cerebros difieren mucho, cabría la posibilidad de establecer homologías en base a la expresión de sus *genes reguladores* en el desarrollo cerebral.

Marcus, nos ofrece ejemplos sobre estos genes reguladores remarcando que la evolución de la especialización neural se debió en parte por las duplicaciones genéticas aleatorias. Por ejemplo, el anfioxo³ tiene una única copia del gen *Otx* y una única copia del gen *Emx*, mientras que la mayoría de los vertebrados tienen al menos dos de cada una. Aunque las copias se parecen entre sí, han asumido funciones distintas. Por ejemplo, los ratones modificados genéticamente para que carezcan del gen *Otx1* sufren de epilepsia y desarrollan numerosas conexiones neurales anómalas. Mientras que los mutantes modificados genéticamente para carecer del gen *Otx2*, mueren al principio del desarrollo embrionario, al parecer porque no llegan a desarrollar el tejido precursor que daría lugar al prosencéfalo, el mesencéfalo y la parte anterior del rombencéfalo (Marcus 2003, p. 120). En lo que concierne a los mamíferos nos dice lo siguiente:

Los mamíferos con el cerebro más complejo, como los gatos, los perros, los monos, los chimpancés y los seres humanos, siguen prácticamente el mismo plan –de desarrollo– si bien presentan una *corteza* significativamente mayor que dedica más áreas a cada especialización. Por ejemplo, tanto los gatos como los monos tienen más de diez áreas visuales, aunque especializadas en diferentes aspectos de la visión como el color y el movimiento, y varias áreas somatosensoriales (pero no las mismas; después de que los carnívoros y los primates se separaran hace más o menos noventa millones de años, sus áreas corticales proliferaron de manera independiente, quizá debido en parte a duplicaciones genéticas independientes) [Marcus 2003, p.121].

³ Los anfioxos o cefalocordados son animales marinos de zonas costeras caracterizados por poseer una notocorda.

Para Marcus todos estos ejemplos de variación pueden ser explicadas por duplicaciones genéticas. Desde el punto de vista de Richard Lewontin (2000), éste esquema explicativo correspondería a una mala biología. Según su argumento, las variaciones genéticas que dependen del proceso de mutación son fenómenos muy raros. De cien millones de probabilidades, una mutación del DNA tienen alrededor de una sola posibilidad de fijarse. Y existe la baja probabilidad de que dicha mutación aparezca en la generación siguiente, por el simple hecho de que el portador no la trasmite a sus herederos. Aparte de que el tiempo de fijación en toda la población por proceso de selección natural es de aproximadamente el tiempo de duración de la vida de una especie. Su crítica va más allá aseverando: “No debemos esperar que modificaciones genéticas únicas, por drásticas que sean, producidas experimentalmente o debidas a una fortuita mutación natural, justifiquen en casos específicos la mayor parte de las variaciones normales que encontramos en la naturaleza” (las comillas son mías) [Lewontin 2000, p. 111].

Fenómenos como la migración celular o la experiencia serían los procesos generativos de variación según Lewontin, inclusive en el desarrollo del sistema nervioso así lo explica:

Una de las principales teorías contemporáneas sobre el desarrollo del cerebro, la teoría de selección de grupos neuronales, sostiene que las neuronas forman conexiones causales al crecer casualmente durante el desarrollo. Estas conexiones, que se refuerzan a causa de input exteriores durante el desarrollo neural, son estables, en tanto que las otras conexiones declinan y desaparecen. Pero las conexiones deben haberse formado casualmente antes de poder ser estabilizadas por la experiencia. Este proceso de desarrollo neural daría origen a diferencias de función cognitiva, biológica y anatómicamente innatas, pero que no son ni genéticas ni ambientales. Estoy seguro de que si yo hubiese aprendido a tocar el violín cuando tenía cinco años no sabría tocar un capricho de Paganini como lo hace Salvatore Accardo; sin duda Accardo tiene conexiones neurales que a mí me faltan, y las tiene desde que era pequeño. Pero no resulta absolutamente claro que estas diferencias anatómicas que hay entre nosotros sean genéticas (Lewontin 2000, p.43-44).

Sin lugar a duda el ejemplo de Lewontin se refiere al darwinismo neural de Edelman que expuse en el capítulo uno. Edelman (1987) sabía que el desarrollo de la forma no puede vincularse fácilmente al cambio genético, porque la relación de la función con las nuevas estructuras morfológicas no es simple ni directa. Recordemos que también toma en cuenta los procesos epigenéticos durante la formación del repertorio primario o *selección en el desarrollo*. Se puede observar que las estructuras anatómicas en áreas específicas del cerebro de diferentes

individuos de una misma especie son muy similares y su desarrollo debe obedecer a constricciones genéticas de algún tipo. Existen un alto grado de diversidad en cuanto a la morfología neuronal y los patrones neurales, especialmente en el nivel de las ramificaciones axonales y dendríticas. Dicha variación no puede ser fruto más que de factores epigenéticos que durante el proceso de desarrollo operan sobre el repertorio primario de base genética. A medida que el proceso avanza, se van introduciendo nuevos factores de variación en el nivel sináptico, variación que se expresa principalmente por cambios en la estructura bioquímica y por el origen de un número creciente de diferentes neurotransmisores. Por tanto, un proceso de este tipo posee un enorme potencial para introducir novedades morfológicas, con evidentes repercusiones en el nivel funcional, y más aún si tenemos en cuenta que puede verse afectado por algún tipo de cambio que altere la tasa de crecimiento o la temporalidad del proceso del desarrollo (Balari y Lorenzo 2008, p. 36).

Los argumentos en favor de las alteraciones del desarrollo cerebral con importancia en la evolución de las capacidades cognitivas van en aumento. Las variaciones entran en reconsideración debido a que se han encontrado nuevos agentes causales. Ya no se puede ver a la mutación y la selección natural como los únicos responsables de dicha variación. Como bien lo describe Fodor, la conexión entre genotipos y fenotipos es complicada y diversa. Variaciones genotípicas relativamente importantes pueden dar lugar a fenotipos similares mientras que, en otras ocasiones, una pequeña variación en el genotipo puede dar lugar a cambios fenotípicos enormes. Las capacidades cognitivas en los seres humanos en comparación con otros primates, nuestro parecido genético es enorme pero las capacidades cognitivas son muy distintas (Fodor 2000, p.88). Aunado a esto sabemos que la mutación no siempre es un mecanismo evolutivo potente. Puede dar lugar a cambios sustanciales en las frecuencias alélicas, pero lo hace muy lentamente. Pero esto no quiere decir que la mutación no sea importante en la evolución. En combinación con la selección natural, se convierte en una potente fuerza evolutiva. Al mismo tiempo que la selección elimina alelos deletéreos de una población, la mutación puede suministrar constantemente nuevas copias. En el siguiente apartado describiré como la selección natural opera en las poblaciones, y, de qué manera influye esto, en una explicación adaptacionista de la cognición como la de Dennett que presenté en el primer capítulo.

3.4 Selección natural y el enfoque adaptacionista de la cognición

La selección natural, es el único proceso evolutivo que produce adaptación. Una adaptación es cualquier carácter que permita a un individuo dejar más descendientes que los individuos que no poseen dicho carácter (Freeman y Herron 2002, p.249). En el primer capítulo de este trabajo se examinaron los argumentos de Daniel Dennett, dónde aseveraba que las capacidades cognitivas en los animales y en los seres humanos son un rasgo fenotípico que puede explicarse cómo una adaptación al medio, es decir, como resultado de la selección natural. El razonamiento lógico de Dennett es el siguiente: la población P está sometida a la presión selectiva S. La estructura X [presente en P] constituye una mejor respuesta a S que su alternativa Y [también disponible en P]. Por lo tanto la incidencia de X en P es mayor que la de Y (Caponi 2002, p. 9). Y si integramos la selección con el *efecto Baldwin* bajo el esquema de Dennet diríamos: la selección natural que actúa en las poblaciones con tendencia a tener determinadas capacidades cognitivas, el proceso de selección se produjo por la disposición de aprender dichas capacidades. Esto es, las capacidades cognitivas pasaron a la siguiente generación de forma no genética debido a que lo único que pasa de forma genética es la disposición para aprenderlos. Así la herencia no genética (experiencia o herencia cultural) es posible gracias a la herencia genética (cerebros plásticos) con disposición para la experiencia.

Lo que nos dice la síntesis moderna es que la selección natural actúa sobre una variante de individuos, pero sus consecuencias son poblacionales. Cuando se seleccionaron los individuos de ciertas poblaciones por perturbaciones en su nicho o reproducción diferencial. Ninguno de los individuos seleccionados cambió en lo absoluto. Simplemente unos sobrevivieron al efecto de la selección o se reprodujeron más, mientras que otros murieron o se reprodujeron menos. Lo que cambio después del proceso selectivo fueron las características de las poblaciones, no los propios individuos afectados (Freeman y Herron 2002). Por ejemplo, si dentro de una población tenemos las variantes A, B, C y D en una proporción de 25% cada variante. Después de un proceso de selección la proporción de la población cambia. Si asumimos que sólo sobrevivieron las variantes A y D, entonces, la nueva proporción de la población será 50% y 50% de cada variante. Dicho de otra manera, las variantes A y D no cambiaron ni su genotipo ni fenotipo. Lo que ocurrió es que cambio la variación del total de la población. Sin embargo, en el caso de los caracteres cognitivos a mi forma de ver esto se tendría que replantear. Esto es, cuando un individuo está sujeto a un proceso de selección natural puede cambiar su fenotipo. Los individuos que se enfrentan a

disturbios en su nicho ya sea provocado por un agente externo o por ellos mismos, presentan también una consecuencia en su estructura cognitiva. La capacidad plástica del cerebro, hace posible que éste se pueda reestructurar a lo largo de toda la vida del individuo. Así podemos asumir que ocurren cambios en su fenotipo. Desde luego este cambio no es heredable pues no ocurre en el genotipo. Pero lo que sí lo es, es la plasticidad cerebral.

La selección natural actúa sobre los fenotipos, pero la evolución (como es entendida clásicamente) consiste en cambios de las frecuencias alélicas. Ya que la evolución es la respuesta a la selección, sólo se da cuando los caracteres seleccionados se *heredan* y por tanto tienen una base genética. Por ello la distribución de los fenotipos cambia en la generación siguiente (la selección actúa como un filtro de variaciones). Sin embargo, en la actualidad existen otras explicaciones que enfatizan que la herencia sobrepasa el nivel genético. Por ejemplo, Jablonka y Lamb (2005) proponen cuatro tipos diferentes de herencia con relevancia evolutiva⁴ estos son: i) herencia genética, es el mismo mecanismo que postula la síntesis moderna; ii) herencia epigenética, es la auto-organización celular que tiene efectos en el fenotipo como: metilación del DNA, bucles auto-sostenidos, interferencia de RNA y sistemas de marcado de cromatina; iii) herencia conductual como: transferencia de sustancias que influyen en la conducta y el aprendizaje social imitativo y no imitativo y, por último, iv) herencia simbólica, es el lenguaje que sólo se presenta en los seres humanos, es parcialmente fijado de manera innata pero es aprendido socialmente.

Cada generación es el producto de la selección por las condiciones del nicho que prevalecieron en la generación anterior. La capacidad de la selección natural se observa claramente mirando hacia atrás, no hacia adelante (Freeman y Herron 2002). Los descendientes de individuos con capacidades cognitivas que les ayudaron a su supervivencia y reproducción están mejor adaptados al nicho en el que vivió la generación paterna. Sin embargo, si estas condiciones cambian de nuevo durante la vida de los descendientes, no estarían necesariamente adaptados a las nuevas condiciones. Es necesario tomar en cuenta otras consideraciones, cuando las poblaciones crean también sus propios nichos. Lewontin (2000) señala que los organismos determinan qué elementos del mundo exterior van a

⁴ Para mayores detalles ver, Jablonka y Lamb (2005). *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*.

constituir su ambiente y qué relaciones entre esos elementos son relevantes para los organismos. Además, no sólo determinan que aspectos del mundo exterior le son relevantes en cuanto a las características de su forma y de su metabolismo, sino que construyen y modifican activamente el mundo que los circunda. Así podemos afirmar que los individuos también heredan su nicho.

A pesar de que la selección natural está continuamente optimizando a la adaptación, la evolución no da lugar a caracteres perfectos. En la tabla 1.1 del primer capítulo vimos la propuesta de Van-Wielink (2002) sobre los tres tipos distintos de sistemas nerviosos y los tipos de inteligencia que corresponde a cada uno. La correlación que existe entre la forma de organización del sistema nervioso y el carácter –en éste caso entendido como la inteligencia–, es debido a que la misma disposición del sistema nervioso es el que da la pauta para que se desarrolle un tipo de inteligencia y no otro. Por lo tanto, la selección natural da lugar a distintos tipos de sistemas nerviosos con todo y los tipos de inteligencia que puedan presentar, aun cuando “aparentemente” deberían favorecerse sólo los animales que presentan mayores aptitudes de inteligencia. Esto es porque la selección no optimiza todos los caracteres implicados, sólo da lugar a la adaptación, pero no a la perfección. De tal forma la selección tampoco es progresiva ni aleatoria. No es aleatoria, ya que aumenta la adaptación al ambiente. El proceso no aleatorio está completamente libre de cualquier intencionalidad consciente. Realmente Darwin llegó a rechazar la frase acuñada “seleccionada naturalmente” porque la gente creía que la palabra selección implicaba un acto consciente o la elección por algún ser. (Freeman y Herron, p. 61). Sin embargo, no ocurre nada de esto. Sólo se puede decir que hay un aumento de complejidad, grado de organización o especialización. No se puede decir que es progresivo porque no hay una tendencia inevitable hacia formas más avanzadas.

Un aspecto más de la selección natural es que puede producir nuevos caracteres, aún cuando actúa sobre caracteres ya existentes. Es decir, puede actuar sólo a partir de la variación que ya existe en la población (Jacob 1977, Freeman y Herron 2002). Se le conoce también como selección natural creativa. Con el tiempo la selección puede dar lugar a caracteres nuevos. Martínez y Moya (2011) señalan que la acción creativa de la selección se puede entender bajo dos conceptos la *canalización* y el *bricolaje*. El primero es la propuesta de Dobzhansky (1973), quien menciona que la variación es dirigida por su carga histórica. La variación por mutación y recombinación no es aleatoria ya que está condicionada por su historia evolutiva, mejor dicho, *canalizada*, por la funcionalidad que tenía antes de la mutación y recombinación y de igual

manera por la acción de la selección natural en el nuevo carácter. La segunda propuesta es de Jacob (1977), y refiere al *bricolaje*⁵ de la selección. A grandes rasgos nos dice que la selección es capaz de “reorientar” comportamientos, estructuras o genes a partir de material ya existente. Una prueba de esto es un estudio realizado por Aboitiz (2010), quien señala que la neocorteza deriva ya sea del hemisferio dorsal de los reptiles y aves, o alternativamente parte de ella deriva del hemisferio lateral y es homóloga a una estructura llamada cresta dorsoventricular (DVR) del cerebro de los reptiles y aves, que recibe la mayor parte de las proyecciones sensoriales. La evidencia embriológica y genética apoya fuertemente un origen dorsal de toda la neocorteza, en tanto que la DVR deriva del hemisferio lateral. Sin embargo, las células filogenéticamente más nuevas de la neocorteza y de la DVR derivan en gran parte de células llamadas precursores intermedios, localizados en una profunda región embrionaria llamada zona subventricular (SVZ), que mantiene la proliferación celular hasta etapas tardías del desarrollo en el hemisferio dorsal, lateral y ventral. Por lo tanto, a pesar de originarse en distintas regiones embrionarias (hemisferio lateral vs. dorsal), los nuevos elementos celulares que componen la neocorteza de mamíferos y el cerebro de las aves derivarían de la activación de una vía genética similar, posiblemente activada por el gen Pax-6, que produce la división tardía de los precursores neuronales. Dicha vía podría ser ancestral a los amniotas, reflejando una homología genética. Esta actividad precursora se diferenció en una SVZ en forma independiente en mamíferos y aves, reclutando precursores neuronales de distintas regiones embrionarias en cada grupo para contribuir a la expansión cerebral (Aboitiz 2010, p. 469).

Para concluir, la naturaleza de la selección natural nos lleva a sostener una explicación con un fuerte componente adaptacionista para la mente, afirmando que algunas capacidades cognitivas surgen como una adaptación evolutiva a un medio físico variable y complejo. Dichas capacidades como la percepción, la representación del entorno, la memoria y el aprendizaje, entre otras; juegan un papel importante en la supervivencia y reproducción diferencial de los organismos. Las capacidades cognitivas surgen para tratar con entornos complejos, ya sean ecológicos o sociales, por medio de conductas flexibles (Godfrey-Smith 2001). Sin embargo, debemos de tener en mente que la hipótesis adaptativa del origen de la cognición no es la única explicación que existe. Tomando en cuenta el artículo, *The spandrels of*

⁵ Bricolaje es una actividad manual que realiza un personaje que actúa oportunistamente de acuerdo al material que tiene enfrente, creando a partir de los condicionamientos que este último impone. Para Jacob la acción de la selección natural se asemeja al bricolaje (Martínez y Moya 2009, p.81).

San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme, escrito por Gould y Lewontin (1979), donde enfatizaban que todas las explicaciones acerca de la evolución por selección natural siempre desembocan en un argumento adaptacionista. Lo que ellos discuten es, que si bien la adaptación juega un papel importante en la evolución, esta no es la única y más importante explicación a la que se puede apelar. Las adaptaciones bajo el esquema de la síntesis moderna, recordemos, son adaptaciones pasivas siempre a expensas del medio. De igual forma la idea canónica del origen de las variaciones sólo por mutación y recombinación genética (Figura 3.1). Sin embargo, a lo largo del capítulo he desarrollado otros argumentos que pueden servir no para refutar a la síntesis moderna, sino, a mi forma de ver, para complementar dicha teoría. Esto es, que la mutación, la recombinación y la selección natural no son las únicas causas de la variación, también existen constreñimientos en el desarrollo que tienen repercusiones evolutivas en los procesos cognitivos (Figura 3.2). Por otro lado la selección natural no actúa sobre individuos pasivos, las capacidades cognitivas que portan los organismos hace que la interacción con el ambiente, no sea meramente restrictiva, sino lo que se observa es una retroalimentación. A mi forma de ver, una explicación adaptacionista de la cognición que tome en cuenta más factores causales como constricciones del desarrollo e imponga límites a la selección natural puede llegar a ser un modelo más acertado de cómo evoluciona la cognición en los animales (Figura 3.3). Esta idea ha sido caracterizada por el biólogo Franz Wuketits (2006) como un enfoque *anti-adaptacionista*. Este enfoque niega que existan adaptaciones pasivas al medio, esto es, porque los organismos modifican su entorno, y éste, una vez modificado actúa sobre el organismo. La idea principal es que la cognición es la función de biosistemas activos, y no de máquinas ciegas que sólo responden al mundo exterior. Por lo tanto, la cognición no es una reacción al mundo exterior, sino que resulta de relaciones complejas entre el organismo y su entorno. Finalmente la cognición no es un proceso lineal de acumulación de información paso a paso, sino un proceso complejo de continua eliminación de errores. El enfoque *anti-adaptacionista*, no es en realidad un enfoque alternativo al adaptacionista, ya que sólo se limita a recalcar el papel activo del organismo en la transformación de su entorno. Poniendo en énfasis que el medio ha sido también transformado por dichas capacidades cognitivas y que en el proceso evolutivo han jugado un papel importante las constricciones de diverso tipo y los factores internos auto-organizativos (Diéguez 2011, p.49-51).

Hasta este punto hemos visto cómo existen varios problemas para explicar la evolución de la cognición con un enfoque adaptacionista. La complejidad para entender este fenómeno incluye: entidades replicadoras, genes estructurales y genes reguladores, patrones de desarrollo, mutaciones, variaciones de sistemas nerviosos, grupos neurales, estrategias de acción de respuesta a estímulos externos, interacciones ambientales. Todo esto, relacionado con procesos evolutivos como la selección natural, la selección somática, el efecto Baldwin y la adaptación. Cada uno de ellos son agentes causales de la cognición, una complejidad de procesos a diferentes niveles de organización. En el siguiente capítulo desarrollaré el modelo de la causalidad multinivel para la evolución de la cognición. Lo que la causalidad multinivel en términos muy generales nos dice es que la naturaleza tiene niveles de organización y la jerarquía abarca desde moléculas hasta ecosistemas. Los niveles superiores están limitados por los niveles inferiores, pero a su vez los superiores también influyen a los inferiores, lo que provoca una dependencia causal recíproca entre el nivel superior con el inferior.

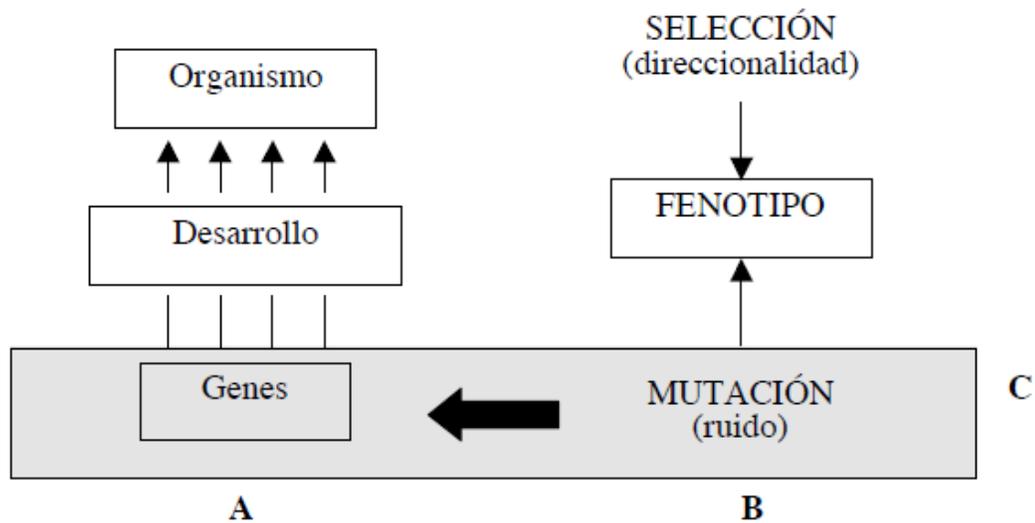


Fig. 3.1 Síntesis Evolutiva Moderna. **A.** Desarrollo.– El papel de los genes es central en el desarrollo orgánico y su relación con los caracteres fenotípicos se basa en una mecánica lineal y simple. **B.** Evolución.– La selección natural actúa creativamente imponiendo orden sobre mutaciones genéticas operadas al azar, una fuente de variedad ruidosa e irrestricta. **C.** El desarrollo carece, por tanto, de cualquier papel causal en el proceso evolutivo. [Tomada de la Figura 1 de Balari y Lorenzo 2008, p. 6.]

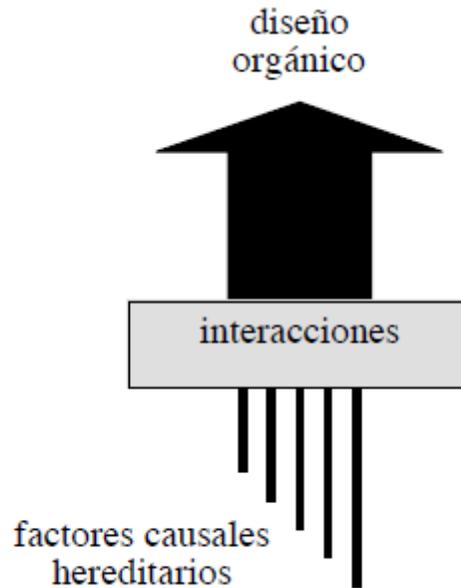


Fig. 3.2 *Biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo)*. A. Los diseños orgánicos resultan de procesos complejos de desarrollo en los que intervienen causalmente diferentes tipos factores, todos ellos relevantes a efectos evolutivos. [Tomada de la Figura 2 de Balari y Lorenzo 2008, p. 9.]

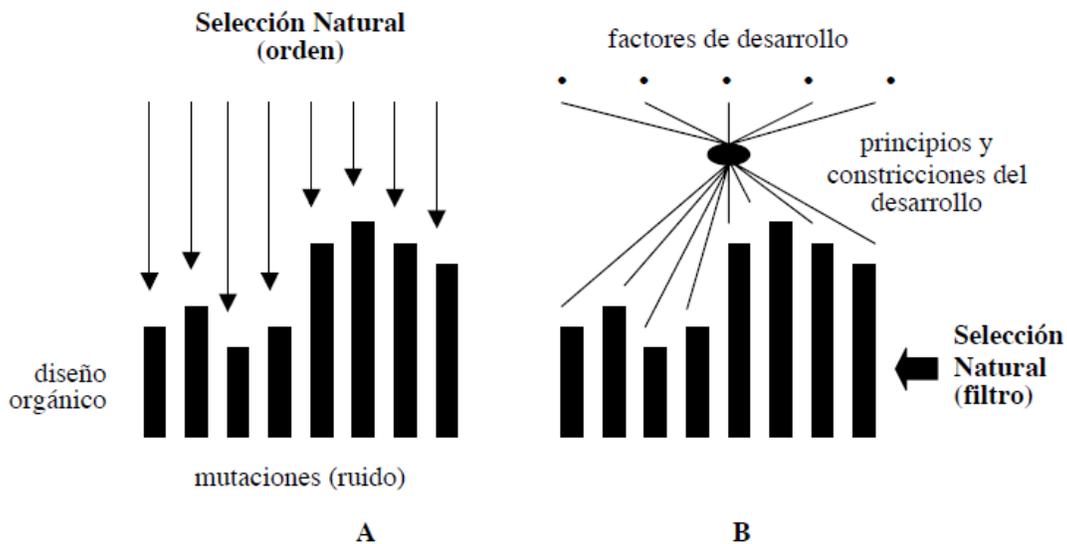


Fig. 3.3 *Dos concepciones de la selección natural*. A. Selección creativa.– La variedad resultante de las mutaciones genéticas producidas al azar dentro de una población es minuciosamente seleccionada en favor de los organismos más resistentes a las contingencias del ambiente y con mejores tasas reproductivas diferenciales. B. Selección estabilizadora.– Los diseños orgánicos resultantes de los principios y constricciones del desarrollo son filtrados por la selección natural en favor de aquellos más resistentes a las contingencias del ambiente y con mejores tasas reproductivas diferenciales dentro de la población de que forman parte. [Tomada de la Figura 1 de Balari y Lorenzo 2008, p. 11.]

4

La causalidad multinivel en los sistemas biológicos de la cognición

4.1 Introducción

Para explicar el surgimiento evolutivo de las capacidades cognitivas en los animales, se requiere de un análisis más explícito y detallado de las funciones, la formación y permanencia de dichas capacidades. Por ejemplo, en la asociación entre el gen *FOXP2*, y el deterioro del habla y el lenguaje. Lai y colaboradores (2001), encontraron la posible causa sobre un trastorno del habla y del lenguaje, provocado por un solo gen, padecido en una familia británica. La concordancia entre el gen y el trastorno al parecer es perfecta. Cada integrante de la familia que tiene una versión alterada de *FOXP2* padece el trastorno, mientras que ninguno de los que presentan versiones normales del gen sufre perjuicio alguno. Los que tienen el trastorno exhiben dificultades, entre otras cosas, con verbos conjugados en pasado, la repetición de lo que los psicólogos denominan no-palabras (por ejemplo, *pataca*, palabra que suena inglesa pero no lo es) y la comprensión del lenguaje hablado. Y no sólo eso, también les cuesta controlar secuencias de movimientos con algunos músculos de la boca y la cara (Marcus 2003, p.142). Este tipo de explicación se le denomina determinista, debido a la relación directa y causal de la enfermedad con dicho gen. Este argumento puede ser considerado un tanto débil ya que la causa de un trastorno del habla y el lenguaje puede explicarse por medio de diferentes vías causales y de una multiplicidad de factores contingentes que determina un gen en el fenotipo del padecimiento. Se considera a *FOXP2* importante no tanto porque sea el “gen del lenguaje”, sino porque podría ser el primero que se identificó de muchos otros genes implicados en las cascadas que forman el lenguaje. Juzgándolo de esta manera, la relación causal directa cambia. Éste gen no es exclusivo de las personas, ni del cerebro, ni del lenguaje. Los ratones y los chimpancés también lo tienen y aparte del cerebro aparece expresado en los pulmones. La proteína producida por éste gen en el ser humano y el chimpancé es casi idéntica salvo por una *treonina*, que en el linaje humano, ha sido convertida en *asparagina*, y una *asparagina* que se ha transformado en *serina*. Estas mutaciones se observan en todas las

variedades de seres humanos. La conversión de *asparagina* en *serina* no se advierte en otros primates, mientras que la mutación de *treonina* en *asparagina* no se observa en ninguna de las otras veintinueve especies de mamíferos estudiadas. Modelos matemáticos sugieren que el gen mutó en algún momento en los últimos 100 mil a 200 mil años. Lo que concuerda con estimaciones del momento en que evolucionó el lenguaje en el ser humano. Sin embargo, la proteína del gen *FOXP2*, es una proteína reguladora, es un gen que puede desencadenar la acción de otros genes. Por lo tanto, su papel puede ser de naturaleza muy variada tanto en el ser humano como en otros animales (Marcus 2003, p.142-143). Si éste factor o conjunto de factores genéticos, se consideran variables dentro de una población, entonces, el sólo conocer la información genética será insuficiente para predecir o explicar la aparición de dichos trastornos. Si por otro lado, tenemos varios escenarios causales en consideración, como los factores que tradicionalmente han sido asignados como la causa, en este caso el gen *FOXP2*, y, tomando otros elementos que no han sido un foco en la investigación, como factores sociales o historias de vida de los individuos, entonces, se podría reconstruir al trastorno del lenguaje bajo un perfil de causalidad multinivel.

Los sistemas biológicos pueden ser entendidos como una estructura jerárquica con distintos niveles de organización que interactúan entre sí para formar una red con diversos procesos causales. Para que la verdadera complejidad biológica surja, existirán numerosos y cuasi-independientes módulos en cada nivel de la jerarquía, que interactúan entre sí en una red. Una estructura jerárquica describe una escala correspondiente a sus variables y a la descripción de los diferentes niveles de interacción de la misma (Ellis 2009). Por ejemplo, las complejas cadenas de interacción molecular que se dan y que llamamos vías metabólicas. Como las vías del ciclo celular y las vías del desarrollo, donde las células crecen, se dividen y forman más células gracias a las proteínas que son la columna vertebral de todas las vías bioquímicas (Noble 2006, p.4). De esta manera, las células se organizan en tejidos, como la piel, los huesos y los músculos, para formar órganos como el cerebro, el corazón y los riñones, y finalmente, todo esto junto con los sistemas inmunológico y hormonal, forman al organismo completo. Esto funciona de muchas maneras diferentes y a distintos niveles de la organización biológica.

Podemos distinguir dos formas básicas de causalidad multinivel: la causalidad ascendente (*bottom-up*) y la causalidad descendente (*top-down*). La primera según Ellis (2006), es la capacidad de reducir los niveles de la realidad. Dentro de la biología, algunos científicos suponen que existe una organización jerárquica de los sistemas biológicos. Siempre vista como

aumento de la complejidad de menor a mayor. Así en los niveles inferiores tenemos a las moléculas, proteínas y células; en el nivel superior se encuentran los tejidos, órganos, hasta el individuo completo. Los niveles inferiores tienen un poder causal en los niveles superiores, en algunos casos, únicamente la determinación de lo que sucede en éstos. De esta forma sabemos que en las células hay proteínas, que los tejidos están formados por células y así sucesivamente. El núcleo de esta visión reduccionista dentro de ciencia es fuerte, porque todos los mecanismos pueden ser explicados *bottom-up* basados en las leyes de la física y de la química, sin apelación. La causalidad *top-down* es la capacidad de los niveles superiores de la realidad de tener un poder causal sobre los niveles inferiores (Ellis 2006). Esto es, alterando el contexto del nivel superior se alteran también las acciones del nivel inferior. En tales casos, las variables del nivel superior no se puede describir en términos del nivel inferior, y esto es lo que los identifica como variables dependientes del contexto. Un ejemplo es el aprendizaje, cuando una persona aprende a tocar la guitarra, con la práctica su sistema nervioso es reorganizado y los dedos se vuelven más flexibles para que se pueda llevar a cabo correctamente dicha acción. Con el tiempo, esta persona se vuelve un músico ‘virtuoso’. Por supuesto, no podemos entender su ‘virtuosismo’ a partir de reorganización neural, pues sería una explicación incompleta. Debemos ir a un nivel superior y recurrir a otros agentes causales como creencias y deseos o factores sociales y culturales que nos proporcionarían una explicación más adecuada y completa.

A lo largo de este último capítulo desarrollaré un modelo de causalidad multinivel sobre la evolución de la cognición, con base en la información expuesta en los dos capítulos anteriores. Identificaré cuáles son los elementos que forman parte tanto de la causalidad ascendente como descendente. Y explicaré como el proceso de la selección natural opera y determina la continuidad de las capacidades cognitivas en los organismos en los distintos niveles de organización.

4.2 La causalidad ascendente

La causalidad *bottom-up* es un elemento fuerte dentro de la síntesis moderna o quizás desde antes. El dogma central de la biología entendido como el DNA se transcribe a RNA y éste a su vez se traduce a proteínas, forma la primera jerarquización a nivel molecular en todos los seres vivos y que hoy sabemos que es errónea. La pirámide sigue con las proteínas que forman las células y así sucesivamente. Es lo equivalente a decir que el genotipo crea al fenotipo. Esta

con el mismo tipo de señales. Las alteraciones que se siguen afectan a las respuestas futuras del cerebro y los cambios quedan reflejados en la capacidad de repetir un acto físico o mental. De esta forma, el cerebro lo que hace es una recategorización constructiva mientras se produce la experiencia y no una réplica precisa de una secuencia anterior de eventos. Los *mapas globales* que relacionan el movimiento y las impresiones sensoriales cambiantes son estructuras dinámicas que se encuentran interconectadas por todo el cerebro. Proporcionan el sustrato necesario para relacionar la categorización con la *memoria*. Las señales que vienen del mundo o de otras partes del cerebro provocan un proceso de selección, que se produce al nivel de sinapsis a través de una alteración. Las sinapsis que resulten alteradas dependerán de la experiencia previa. Como consecuencia, se da un desencadenamiento entre señales de grupos neurales que provocan un conjunto de respuestas parecidas, aquellas que en el pasado hayan tenido valor adaptativo. La propiedad de degeneración de circuitos neurales es lo que produce cambios en la *memoria* a medida que ocurren nuevas experiencias (Edelman y Tononi 2000).

De esta forma, la recreación *bottom-up* de la *memoria* quedaría explicada en tres niveles causales. El primer nivel causal es desencadenado por la percepción sensorial de un evento del mundo exterior. El segundo nivel es una reconfiguración de actividad neural en base a las conexiones que quedaron unidas por eventos previos con señales similares y que por su valor adaptativo se refuerzan constantemente. El tercer y último nivel es un proceso de selección entre las conexiones, de esta forma, algunas conexiones se extenderán y otras se perderán modificando el recuerdo. De esta manera según Edelman, la *memoria* en los animales siempre es creativa, se reconstruye, y por lo tanto no es estrictamente replicativa.

Desde la perspectiva del darwinismo neural se estaría hablando de un determinismo que no implica previsibilidad. Esto es, si las capacidades cognitivas que se describen en un nivel superior, están determinadas por las interacciones a un nivel inferior de organización y la dinámica es caótica o no lineal, porque están mediados por factores epigenéticos, el comportamiento de los grupos neurales no es predecible. Así las interacciones son a menudo caóticas, mostrando tanto aspectos positivos como negativos (generación o degeneración entre

¹ Memoria es la capacidad cognitiva que posibilita a un organismo a registrar, conservar y evocar las experiencias (ideas, imágenes, acontecimientos, sentimientos, etc.).

las conexiones) que pueden generar novedad en la respuesta global, la cual no es predecible a partir de las propiedades intrínsecas de las neuronas individuales. A su vez, las capacidades cognitivas pueden influir en el comportamiento de los componentes cuyas acciones determinan las propiedades de niveles superiores (modificación de las conexiones entre grupos neurales por el aprendizaje, por ejemplo)[Mitchell 2009, p.40].

Las capacidades cognitivas de los animales también dependen de las propiedades de la materia que no son especificadas en los genes, como los fenómenos epigenéticos. Por lo que el genoma necesita ser leído a través del fenotipo y no al revés como dicta la visión determinista. El éxito de las explicaciones a nivel molecular nos hace olvidar que existe un proceso de retroalimentación entre los genes y el entorno. Los organismos interactúan con el ambiente y esto también tendrá un impacto sobre la expresión genética. Por lo tanto, la funcionalidad no reside en el nivel de los genes. Los genes son “ciegos” a lo que hacen, al igual que las proteínas y los niveles superiores como células, tejidos y órganos (Noble 2006, p.17), lo que nos lleva a considerar las dificultades de este modelo de la causalidad ascendente.

Sabemos que los genes y proteínas no son las únicas moléculas que determinan funciones. Las propiedades del agua, los lípidos y muchas otras moléculas que no están codificadas en los genes juegan un papel importante dentro los sistemas biológicos. Para que se desarrolle un organismo se necesita más que el genotipo. Cada organismo hereda mucho más que DNA. Se hereda el óvulo completo de la madre con toda su maquinaria, incluyendo mitocondrias, ribosomas y otros compuestos citoplasmáticos tales como las proteínas que entran en el núcleo para iniciar la transcripción del DNA. Estas proteínas son codificadas por los genes de la madre, al menos inicialmente (Noble 2006, p.41). En el caso una función fisiológica como las conexiones neurales, un gran número de genes se expresan simultáneamente. Muy probablemente, como un tercio del genoma (10 mil genes) se expresan en un órgano como el cerebro y estos mismos genes se vuelven a expresar en otros órganos y sistemas del cuerpo (*Ibid.* p.42).

Otros problemas de la causalidad ascendente tienen que ver con que en cada estadio de vida de un organismo hay distintos patrones de expresión genética. En la fabricación de una sola proteína, definir los mecanismos químicos implicados en el plegamiento y especificar su actividad es una tarea muy compleja. Las simulaciones en la computadora llevarían mucho tiempo. Y el problema más importante, aun después de superada una reconstrucción fidedigna del nivel molecular, es que las estructuras y procesos del nivel superior simplemente no son

visibles a nivel molecular. Los genes y las proteínas no revelan lo que verdaderamente está pasando en un nivel superior (Noble 2009, p.76-78). Dado que las recetas que forman la mente y el cerebro son siempre sensibles al entorno, no hay ninguna garantía de que vayan a converger en un resultado concreto. Estas recetas proporcionan muchas cosas diferentes, desde la construcción de enzimas y proteínas estructurales, a la construcción de motores, transportadores, receptores y proteínas reguladoras, por lo que no existe una simple y fácilmente caracterizable aportación de la genética a la mente (Marcus 2003, p.163). Es pertinente aclarar que las dificultades que presenta la causalidad *bottom-up* se deben básicamente a que es una visión incompleta, más no errada de los supuestos que maneja. Un modelo jerárquico de los sistemas biológicos unidireccional, no es una explicación satisfactoria para abordar algún fenómeno. Es por eso que es necesario recurrir a la causalidad descendente como veremos en el siguiente apartado.

4.3 La causalidad descendente

La causalidad ascendente sólo es una de las dos caras de la moneda, la otra es la causalidad descendente. Esta va en dirección contraria de la causalidad *bottom-up*. Los niveles superiores tienen influencia en los niveles inferiores. Un ejemplo, es la interacción entre células nerviosas mediante la transmisión de señales eléctricas. En todas las células incluyendo las neuronas se dan potenciales eléctricos a través de la membrana. Para que una neurona opere, es necesario que el potencial eléctrico cambie. Para activar este cambio, una carga eléctrica debe ser transmitida a través de la membrana. Las moléculas que llevan corriente eléctrica a través de la membrana se llaman iones. Los iones pasan a través de canales membranales que a su vez son proteínas. Por cada molécula proteica, hay al menos un gen que la codifica. Uno de los iones implicados en éste proceso es el ion de sodio, que forma cargas positivas a partir de la sal común o cloruro de sodio. Las proteínas correspondientes, por lo tanto, se les denomina canales de sodio. Entonces, se podría pensar que para llevar a cabo potenciales eléctricos que actúen rápidamente en una neurona, se tienen que expresar tantos canales de sodio como sea posible. Sin embargo, en los años 50's Alan Hodgkin, trabajó en las ecuaciones de la propagación eléctrica en los nervios. Encontró que si la densidad de los canales de sodio va en aumento, el impulso eléctrico se conduce más rápido, pero sólo hasta cierto punto. Una vez que se alcanza este punto, y la expresión de los canales de sodio continua, la velocidad de transmisión se reduce. Por lo tanto, una manera efectiva de mantener el buen funcionamiento

cadena de procesos se mueve siempre en un solo sentido. En un sentido de emergencia: una unidad superior puede originarse por la agregación de unidades inferiores, pero desde el momento que adquiere propiedades emergentes por interacción no adaptativa entre las partes (unidades inferiores), la unidad superior se convierte, por definición, en un agente independiente por derecho propio, y no un ‘esclavo’ pasivo de los constituyentes controladores (Gould 2004). En dirección de genes hasta el organismo completo. La tendencia clara es que se puede apelar a un reduccionismo. Todos los fenómenos se pueden explicar por los elementos más bajos genes y proteínas, así los organismos se reconstruyen de abajo hacia arriba (Figura 4.1). De esta forma podemos hablar de la existencia de genes de las capacidades cognitivas, como el ejemplo del gen *FOXP2* que reconstruí en el apartado anterior.

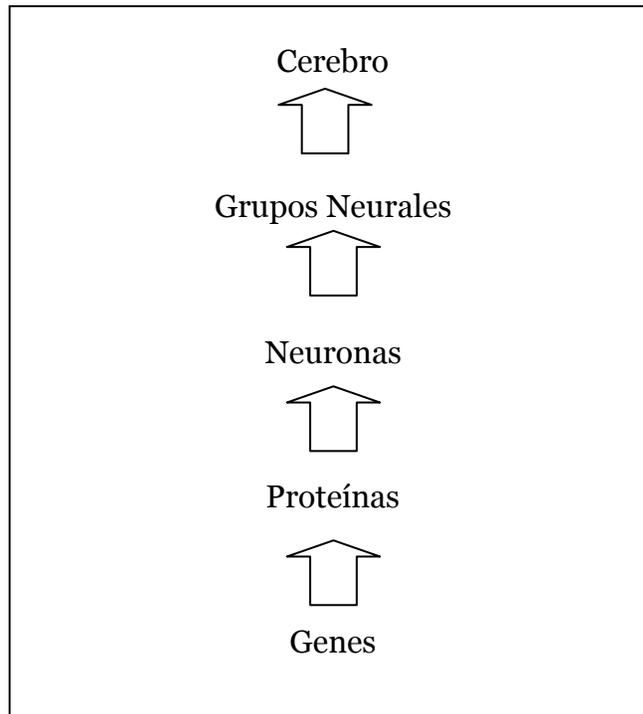


Figura 4.1 Causalidad Ascendente. Niveles de organización del cerebro [La figura es una adaptación de la Figura 1 presentada por Denis Noble (2006) en *The Music of Life Biology Beyond the Genome*, cap. 1, p.5].

En el caso del darwinismo neural tenemos el papel de la *memoria*¹. Este proceso es el resultado de una correspondencia selectiva que se produce entre la actividad neural que se tiene en ese momento y las señales procedentes del mundo. Las señales primero tienen que ser categorizadas por el animal, y después asociar esta categorización con sus experiencias previas

de los nervios, es mantener un ritmo constante de la expresión de canales de sodio, hasta el nivel óptimo, pero no más allá. Así funciona normalmente. Cuando el sistema empieza a obstruirse con el exceso de sodio, muchos canales dejan de expresarse. Así, lo que ocurre en el nivel superior del sistema, influye el comportamiento del nivel inferior en los genes. A éste fenómeno los neurocientíficos le llaman *acoplamiento de electro-transcripción*. Es una forma de causalidad que opera de arriba hacia abajo y no de abajo hacia arriba. Esto se aplica a todos los genes que se expresan en el sistema nervioso. Cambiar la frecuencia con que se excita un nervio, se da durante la sinapsis y los niveles de expresión génica cambian. Las células nerviosas retroalimentan a sus propios núcleos y de esta manera controlan la información de sus propios genes (Figura 4.2)[Noble 2006, p.47].

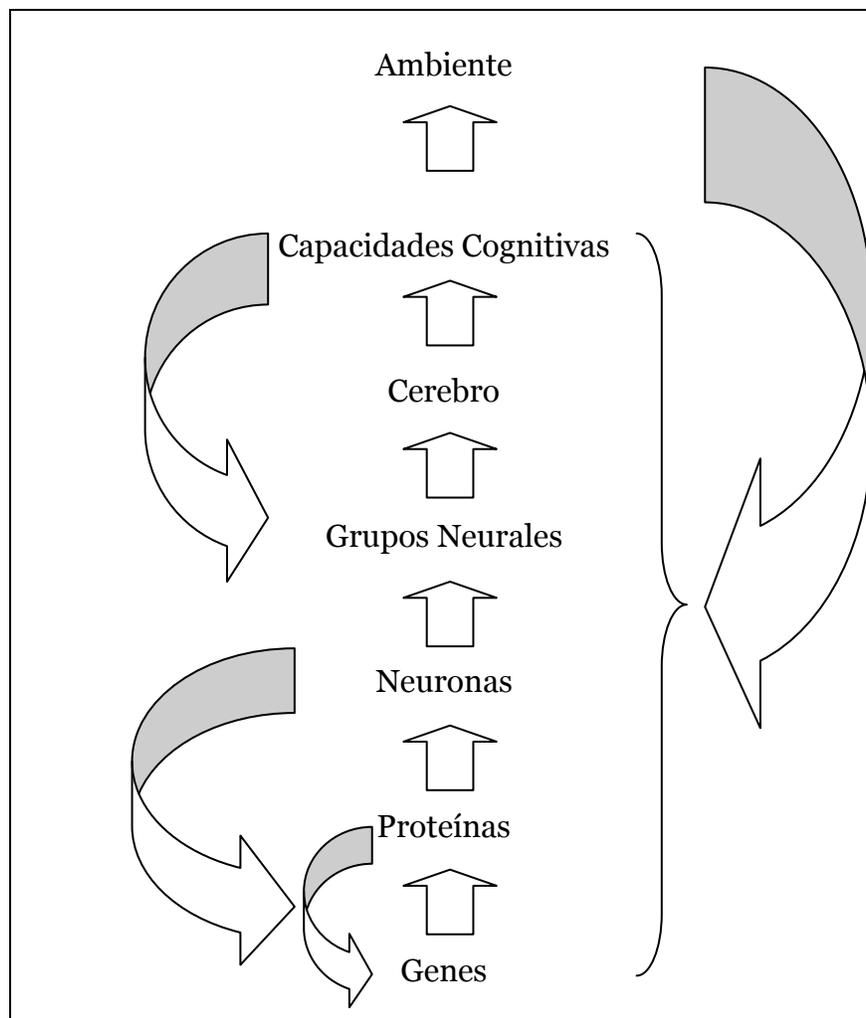


Figura 4.2 Causalidad Multinivel. Las flechas en dirección hacia arriba muestran la causalidad ascendente (bottom-up). Las flechas en dirección hacia abajo muestran la causalidad descendente (top-down). [La figura es una adaptación de la Figura 2 presentada por Denis Noble (2006) en *The Music of Life Biology Beyond the Genome*, cap. 4, p.51].

El ejemplo anterior es causalidad *top-down*, involucrado hasta un nivel de grupos de neuronas. Sin embargo, se puede dar en niveles superiores, como la causalidad descendente a través de la *selección adaptativa*. Ellis (2009), nos dice que este tipo de causalidad tiene lugar cuando muchas entidades interactúan. Por ejemplo, las células de un cuerpo o de los individuos de una población. La variación se da en las propiedades de estas entidades, seguida de una selección de las entidades que se adapten mejor a su entorno o contexto. Los ambientes de más alto nivel proporcionan nichos que son favorables o desfavorables a determinados tipos de entidades de nivel inferior. Las variaciones que se adapten mejor a los nichos son conservados y los demás desechados. Sobre esta base un agente de selección o un elemento activo del sistema acepta uno de los estados y rechaza el resto. Este estado es seleccionado y constituirá la base de partida para la próxima ronda de selección que en última instancia conduce al surgimiento y naturaleza de la forma biológica. De esta forma se genera la información nueva que no estaba presente antes. Esto permite la emergencia de la complejidad sin metas específicas que guían el proceso y el resultado no suele ser predecible.

Ahora, sabiendo cómo opera la causalidad *top-down* a través de la *selección adaptativa*, podemos relacionar al *darwinismo neural* con este tipo de causalidad, partiendo de que la neuromodulación permite que los patrones de actividad neural puedan adaptarse a nuevas condiciones. La información sensorial de las neuronas se lleva a cabo de manera dinámica con el fin de adaptarla a los cambios en los estímulos del entorno (Ellis 2009, p.70). La clave es que la causalidad descendente ocurre cuando las conexiones entre grupos neurales son la base de los criterios de adaptación del nivel superior. Estos criterios, recordemos son proporcionados por los *valores* que se encargan de guiar a la plasticidad cerebral en respuesta a la interacciones mediadas por *aprendizaje* en el entorno y que se hace efectiva por los neurotransmisores de los distintos mapas cerebrales. La *selección adaptativa* está en funcionamiento cuando, se seleccionan algunas de las variedades de grupos neurales que se formaron desde el desarrollo, conservando a unas y desechando el resto.

Hasta el momento sólo hemos visto la causalidad multinivel desde una reconstrucción ontogénica de la cognición. Desde el punto de vista filogenético también se puede ver cómo opera. Este punto lo desarrollaron Martínez y Moya (2011) con su propuesta de selección natural y causalidad descendente. Tomaron como base los argumentos de Donald Campbell (1974) y principalmente su cuarto principio, el de la causalidad descendente. Allí se afirma que la naturaleza se organiza jerárquicamente en diferentes niveles planteándolo de la siguiente

manera: Cuando la selección natural actúa mediante la vida y la muerte en un nivel superior de organización, las leyes del sistema selectivo de nivel superior determinan, en parte, la distribución de los hechos y sustancias del nivel inferior (Campbell 1983, p. 237-238). Tomando este principio Martínez y Moya nos dicen que la causalidad descendente de la selección natural es posible gracias al fenómeno de la herencia y lo explican en cuatro puntos:

1, La influencia de la selección natural sobre el material genético futuro se ejerce a través de la causalidad descendente; 2, esta influencia está representada en el hecho de la canalización o dirección evolutiva que la selección natural imprime a dicho material; 3, cada evento de selección opera (a la manera de un aficionado al bricolaje –o *tinkerer*–) sobre el material presente que ella misma ha venido canalizando históricamente durante las sucesivas generaciones de un linaje; 4, el influir sobre el material genético futuro (nivel inferior) le permite, por transitividad, influir sobre los individuos (nivel superior) que dicho material genético construye (Martínez & Moya 2009, p.86).

Con base en los puntos anteriores reconstruiré un ejemplo que ilustra este tipo de casos. Algunas aves como el cuervo de Nueva Caledonia (*Corvus moneduloides*) pueden fabricar y utilizar algunos instrumentos. En un experimento realizado por Weir y colaboradores (2002), con un cuervo al que se le proporcionaron varios alambres rectos y alambres en forma de gancho para obtener alimento situado en una pequeña canasta dentro de un cilindro de plástico. El cuervo utilizó los alambres en forma de gancho para alcanzar la canastita, tirar de ella hacia arriba y obtener la comida. Cuando se le proporciono sólo un alambre recto. Después de intentar sin éxito obtener la canastita con el alambre, lo insertó con su pico en una ranura en la base del cilindro de plástico, lo dobló para formar un gancho y obtener así la comida. En condiciones naturales se ha podido observar que los cuervos utilizan, y en ocasiones fabrican herramientas, como ganchos hechos con ramas (Diéguez 2011, p.90). La capacidad de fabricar algunas herramientas por parte de los cuervos es otorgada por mantener flexibles sus circuitos innatos que han sido heredados. Esto es, fabricar una herramienta de forma determinada y tener una cierta propensión a agarrarla de cierta manera y no de otra, se favorece gracias a la selección de sinapsis y de patrones neurales de actividad que conducen de acciones apropiadas (Edelman y Tononi 2000). Podemos reconstruir la causalidad multinivel asumiendo que: el genotipo que ha heredado el cuervo y la posterior expresión en su fenotipo (conexiones neurales flexibles), otorgan al cuervo la capacidad de aprender a crear y manipular herramientas, con posibles consecuencias en su adecuación. Así, la selección natural por medio

del éxito o fracaso adaptativo, actúa en el nivel superior de la causalidad. De esta forma determina la permanencia y distribución en el futuro de las estructuras cognitivas-cerebrales (Figura 4.3). Y si lo vemos como un proceso histórico a través de muchas generaciones la selección natural se verá como una fuerza creativa, generando posiblemente nuevos patrones de fabricación y uso de herramientas en los cuervos.

En el modelo de la causalidad multinivel sobre la evolución de la cognición que desarrollé en este capítulo pudimos observar la interacción entre las redes de regulación en todos los niveles, desde el nivel más alto (individuo) hasta el más bajo (genes), que considera una teoría adaptacionista de la cognición. Desde el punto de vista de la causalidad multinivel no existe un nivel privilegiado pues ninguno es más importante que el resto de los niveles. Cada elemento tiene la oportunidad de ser parte de la red de regulación y retroalimentación. Los componentes alteran el comportamiento del sistema y el sistema a su vez altera el comportamiento de sus componentes. La evolución de la cognición ocurre a diferentes niveles. Como señala Noble (2006), se pueden obtener datos cuantitativos a cualquier nivel. Una vez que se tiene los suficientes datos para crear una simulación, se puede iniciar un análisis de sistemas a cualquier nivel. Todos los niveles pueden ser el punto de partida de una cadena causal, por lo que cualquiera de ellos puede ser el punto de partida de una simulación de éxito. El análisis debe comenzar en alguna parte, pero en realidad no importa en dónde. Podría ser en el nivel de genes involucrados en la cognición, o en la interacción de grupos de neuronas, o de estructuras cerebrales, o en los argumentos funcionalistas de la cognición. De igual manera se pueden crear distintos modelos de causalidad multinivel. En algunos se podrían tomar en cuenta las constricciones del desarrollo, los fenómenos epigenéticos, la herencia cultural, exaptaciones, entre otros.

Con estudios más minuciosos de la causalidad multinivel en los sistemas biológicos de la cognición podemos desarrollar explicaciones más completas de los mecanismos evolutivos que se dan en un cierto nivel y observar sus consecuencias en otros niveles. No nos podemos quedar sólo con las explicaciones que ocurren en un solo nivel, so pena de generar enfoques sesgados y restringidos. Una explicación basada estrictamente en los mecanismos evolutivos en niveles inferiores como los genes, no alcanza a explicar lo que existe y ocurre en niveles superiores. Así mismo, necesitamos saber qué ocurre en los niveles superiores con el fin de explicar los niveles bajos. Es importante considerar también, que si una determinada función biológica o entidad no existe en un nivel, esto no quiere decir que no exista en lo absoluto.

Para identificar dicha función sólo se tiene que subir o bajar uno o dos niveles y de esta forma puede emerger. Uno de los principales objetivos de la biología de sistemas de integración es identificar los niveles en las que las diversas funciones existen y operan. (Noble 2006, p.112). En el caso del cerebro esto puede ser muy difícil de lograr, pero no imposible Finalmente, los biólogos manejan esta clasificación de niveles de organización porque hace más fácil el trabajo, sin embargo no debemos pasar por alto que para muchos teóricos como Noble es sólo un trabajo metafórico. Los genes los encontramos en todas las células del organismo y el sistema nervioso se extiende por todas partes. Las capacidades cognitivas no son lo único que está bajo la luz de la evolución, lo que lo está es el organismo completo.

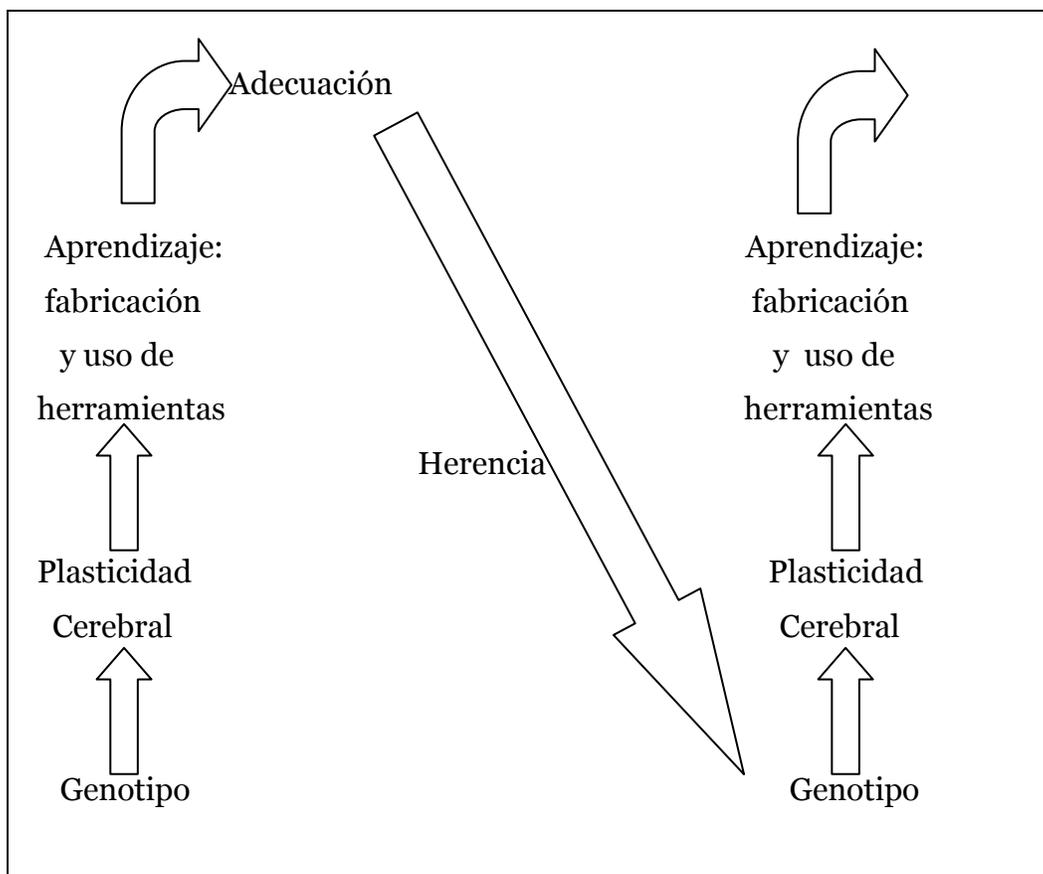


Figura 4.3 Ciclo filogenético de la causalidad multinivel en la evolución del aprendizaje del cerebro. Las flechas en dirección hacia arriba muestran la causalidad ascendente (*bottom-up*). Las flechas en dirección hacia abajo muestran la causalidad descendente (*top-down*).

Conclusiones

Hemos visto el enfoque adaptacionista de la cognición desde la perspectiva del filósofo de la ciencia Daniel Dennett. Lo que sobresale de su relato evolutivo es considerar a la cognición como un proceso histórico. Esto es, que muchos animales incluyendo el ser humano poseen las mismas capacidades cognitivas como la percepción, memoria y aprendizaje, entre otras, porque existe una continuidad evolutiva debido a que compartimos ancestros en común. Lo que no está claro es por qué todas las capacidades cognitivas evolucionaron por ser adaptaciones producto de la selección natural. Encuentro tajante su afirmación al decir que el aprendizaje de un ‘buen truco’ evolucionó por selección natural. Cuando se sabe que no todos ‘los buenos trucos’ que aprenden los animales a lo largo de su vida son funcionales para su supervivencia y reproducción, más aún que el ambiente en dónde viven, no necesariamente será el mismo que aquél donde vivirán sus hijos. Mi intención no es negar que ‘algunas’ capacidades cognitivas sean producto de la selección, sino que Dennett no es capaz de acotar cuáles sí y cuáles no.

Otro punto que no comparto con Dennett es asumir que existe un coste casi nulo para el animal cuando se trata de aprender ‘buenos trucos’ de apariencia adaptativa. Existen ejemplos, dónde se ha concluido totalmente lo contrario. Por ejemplo, cuando las madres guepardo proporcionan a sus cachorros una oportunidad de adquirir las habilidades de la caza en un entorno controlado. Las madres pueden pagar un coste mayor. Pues la presa que sueltan a los cachorros para que estos aprendan a cazar, hay una alta probabilidad que se les escape. En cuyo caso por tanto la madre se ve obligada a salir a cazar de nuevo. En consecuencia, cuando la madre está hambrienta aseguran las capturas, pero eliminan la oportunidad de aprendizaje. Aunque no se sabe si los cachorros con menos oportunidades de aprender a cazar, acaban siendo unos cazadores menos diestros (Hauser 2002, p. 195).

Asimismo tomando el ejemplo anterior se puede concluir que la habilidad de que un cachorro aprenda a cazar ó aprenda un ‘buen truco’, va más allá de poseer un cerebro plástico. Si bien la plasticidad cerebral es un requisito para que el cachorro pueda aprender como menciona Dennett. El resultado de convertirse en un buen cazador (si de eso depende su supervivencia y reproducción) no sólo depende de la plasticidad cerebral. Pues también

dependería de la disposición de la madre a enseñar y este factor no tiene nada que ver con el genotipo. El aprendizaje de los ‘buenos trucos’ pasa a la siguiente generación de forma no-genética. Y sólo la disposición para aprenderlos pasa a la siguiente generación de forma genética. Por esto mismo, el *efecto Baldwin* no parece tener los argumentos necesarios para explicar la persistencia del aprendizaje como un ‘carácter adaptativo’ dentro de una población. Pues como vimos en el ejemplo es difícil conceder sólo a la plasticidad cerebral ya sea con su base genética ó epigenética, como el único requisito para que se lleve a cabo el aprendizaje. En cambio una explicación más plausible de cómo se mantiene dicho carácter en la población la podríamos encontrar, por ejemplo, en los argumentos de la *herencia conductual*.

El argumento evolutivo de la cognición de Dennett lo encuentro como excesivamente especulativo al limitarse a presentar a la *selección natural* como la única responsable de moldear las capacidades cognitivas. No considera a otras fuerzas evolutivas y no recurre a ninguna prueba evolutiva como analogías u homologías estructurales y/o conductuales para respaldar su relato. Simplemente supone que en cada generación sobreviven y se reproducen los individuos que ‘mejor’ perciben, ‘mejor’ aprenden, así sucesivamente, sin presentar las circunstancias en las que se llevo a cabo cada proceso de selección.

Por su parte el *darwinismo neural* propone que la selección natural actúa a nivel de células nerviosas. Tomando los argumentos de Gould (2004), y en concordancia con él, las neuronas tendrían que cumplir con tres criterios que interactúan conjuntamente para que puedan ser consideradas unidades de selección darwiniana (individualidad darwiniana). Estos criterios son: la reproducción, la variación y la herencia. Y como vimos en el capítulo 2 el *darwinismo neural* no cumple con la herencia. Por lo que se concluye que la selección natural no puede estar actuando a nivel de grupos neurales.

Para el *darwinismo neural* el origen ontogenético de las capacidades cognitivas es determinado únicamente por la actividad neural. Esta reducción ontológica hace difícil considerar a la evolución de la cognición como fenómeno multifactorial, pues sólo se limita a explicaciones fisiológicas. Con una visión reduccionista del fenómeno de la cognición, el *darwinismo neural* no da cabida a un relato histórico del origen de la cognición. Esto es, no está claro cómo es que se puede mantener un proceso de selección a nivel celular durante generaciones, cuando existen otros niveles de selección superiores que se podrían considerar, como por ejemplo, el individuo completo. Edelman nos da muy poca información sobre en qué momento de la evolución del sistema nervioso apareció el *darwinismo neural*. Sólo se

limita a decirnos que se lleva a cabo en el cerebro de algunos mamíferos incluyendo el ser humano. Por lo que entonces se deduce que la selección de grupos neurales no se lleva a cabo en otros animales como aves o reptiles que poseen percepción y memoria fenómenos que son abordados por el darwinismo neural.

En el darwinismo neural no hay suficiente claridad si se trata de una analogía del proceso de selección darwiniano. Cuando fue considerado como tal en el apartado 2.4 vimos que no había equiparación en todos los fundamentos teóricos de la evolución darwiniana. Por lo que se concluye que sólo es una metáfora de este proceso. Considerando al darwinismo neural como una metáfora quedaría claro que no es un proceso evolutivo que se lleva a cabo dentro del cerebro del individuo. Por lo tanto, el darwinismo neural es una teoría que es presentada con ciertas restricciones explicativas para procesos evolutivos tanto del cerebro como para fenómenos cognitivos en general.

Los argumentos darwinistas de Dennett y el darwinismo neural de Edelman, son sólo dos ejemplos de lo que Rose (2001) denominó 'ultradarwinismo'. En concordancia con Rose, considero que ambos autores presentan a la evolución darwiniana como un dogma competente para aplicarse a cualquier fenómeno cognitivo. Como consecuencia las teorías de ambos autores son incompletas o erróneas como hemos vislumbrado.

Debido a los parciales enfoques que nos ofrecen Dennett y Edelman para explicar la evolución de la cognición. Es preciso apelar a otros argumentos que pudieran develar más acerca del origen y persistencia de algunas capacidades cognitivas. Tal es el caso de los argumentos de la biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo). Los sistemas nerviosos de los animales durante el desarrollo están sujetos a restricciones o constreñimientos físicos o químicos y también a contextos históricos. Limitando la variación de los sistemas nerviosos. El origen de las variaciones de estructuras cognitivo-cerebrales no sólo sería el resultado de mutaciones como lo establece la síntesis moderna. Cada especie tiene su propia trayectoria de desarrollo cerebral, en ese periodo desarrollo ocurren procesos que no están dictados exclusivamente por los genes. De esta manera se podría explicar los distintos tipos de sistemas nerviosos que parten de ancestros en común, así como los posibles patrones de conducta que puedan generar, sin recurrir únicamente a una explicación adaptacionista.

Cuando consideramos a los organismos como sistemas abiertos, se deja a un lado la visión de agentes pasivos a expensas del ambiente. Las capacidades cognitivas no sólo confieren a los individuos herramientas para resolver problemas del medio, sino también para

crear sus propios ambientes. Visto de esta manera, el organismo por medio de la cognición crea sus propios espacios, los modifican y los hereda generación tras generación, algunas veces, las instrucciones para que esto suceda sobrepasan a los genes o a los procesos de desarrollo. Es difícil imaginar a los genes como los trascendentales promotores de las capacidades cognitivas en los seres humanos y en el resto de los animales. La selección opera en individuos dinámicos, la interacción individuo–ambiente es de constante interdependencia.

La evolución de las capacidades cognitivas es consecuencia de una red de interacciones complejas a distintos niveles de organización. Es por eso que a lo largo de este trabajo he hablado de genes de la cognición, patrones de desarrollo cerebral, grupos neurales, y, la conducta de aprendizaje en el individuo y a través de generaciones. Con un abanico tan amplio de explicaciones es cuando podemos recurrir a la *causalidad multinivel*.

La causalidad multinivel puede surgir de distintas maneras. Es importante siempre tener presente incluir tanto a la *causalidad ascendente* como *descendente*. De esta manera nos aseguramos de poder tener una representación fidedigna del fenómeno. La causalidad multinivel se puede plasmar tanto en un enfoque adaptacionista como el que presenté en el capítulo 4, como en un enfoque exaptacionista, ecológico o social, con la misma finalidad, representar la evolución de la cognición. Las relaciones causales entre distintos niveles de organización biológica son difíciles de trazar. Es por eso que muchas veces se puede entrar en conflicto entre distintas disciplinas para llegar a representar un mismo fenómeno. La clave de minimizar el conflicto es tener siempre en mente que la causalidad multinivel es una metáfora.

Es necesario tomar como metáfora a la causalidad multinivel no porque se dude del estatus ontológico de las entidades biológicas: genes, proteínas, células, órganos, etc. Sino simplemente el dinamismo de la epistemología en cada nivel hace imposible tomarlo como real. Cuando yo trazo una línea causal entre genotipo y plasticidad cerebral, sé que estoy pasando por alto muchos fenómenos que ocurren y que no estoy tomando en cuenta. De la misma forma cuando se traza una línea causal entre gen y proteína, a pesar de estar ocurriendo en niveles de organización muy cercanos, sabemos que existen intermediarios entre estos dos que no se toman en cuenta. No porque su importancia sea mínima o se quiera negar su existencia. Sino porque un modelo de causalidad multinivel también refleja una síntesis de complejidad biológica.

Bibliografía

- **Aboitiz F. (2010).** “Un enfoque embriológico a la homología y la evolución cerebral”. *Rev. chil. hist. nat.* **83** (4): 469-477.
- **Amundson R. (2001).** “Adaptation and Development: On the Lack of Common Ground”. *Adaptation and Optimality*, S. H. Orzack and E. Sober (eds.). Cambridge U. Press.
- **Amundson R. (2005).** *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: The Roots of EvoDevo*. New York: Cambridge University Press.
- **Ariew A. (2003).** “Natural selection doesn’t work that way: Jerry Fodor vs. Evolutionary Psychology on gradualism and saltationism”. *Mind & Language* **18**: 478-483.
- **Ayala F. (1999).** “Adaptation and novelty: teleological explanations in evolutionary biology”. *History and Philosophy of the Life Sciences* **21**: 3-33.
- **Baguñá, J. y García-Fernández, J. (2003).** “Evo-devo .The Long and Winding Road”. *International Journal of Developmental Biology* **47**: 705-713.
- **Balari S. y Lorenzo G. (2008).** "Fenotipos computacionales. Una reinterpretación de la Jerarquía de Chomsky desde la perspectiva de la biología del desarrollo". *Report de recerca, Centre de Lingüística Teòrica, UAB*. Disponible online: <http://filcat.uab.cat/clt/publicacions/reports/index.html>
- **Baldwin J. M. (1895).** “Consciousness and Evolution”. *Science*. **2** (34): 219-223.
- **Baldwin J. M. (1896).** “Heredity and Instinct”. *Science*. **3** (64): 438-441.
- **Baldwin J. M. (1911).** *El pensamiento y las cosas. Lógica Genética. Estudios sobre el desarrollo y la significación del pensamiento*. Madrid: Daniel Jorro.
- **Bedau M. (2008).** “Downward causation and autonomy in weak emergence”. In: *Emergence: Contemporary Readings in Philosophy and Science*. M. Bedau and P. Humphreys (eds.). Cambridge, MA: MIT Press.
- **Broglia C., Rodriguez F. y Salas C. (2005).** “La evolución del cerebro y de la cognición en los vertebrados: nuevos datos, nuevas perspectivas”. En: Morgado Bernal I. (eds). *Psicobiología: de los genes a la cognición y el comportamiento*. Barcelona: Ariel: 213-223.

- **Campbell D.T. (1974).** “Downward Causation in Hierarchically Organized Biological Systems”. En: Ayala y Dobzhansky (eds.), *Studies in The Philosophy of Biology*, Londres, MacMillan, 179-186. (Traducción al español en: *Estudios sobre Filosofía de la Biología*. Barcelona, Editorial Ariel: 1983)
- **Caponi G. A. (2002).** “La distinción 'biología evolutiva-biología funcional' y el problema de la autonomía de la biología”. Norma Horenstein; Leticia Minhot; Hernan Severgnini. (eds.). *Epistemología e Historia de la Ciencia*. 1ed. Córdoba, **8**: 80-85.
- **Caponi G. A. (2009).** “Desarrollo, Causas Remotas e Historia Natural”. *Principia* **13**(1): 29–50.
- **Crick F. (1989).** “Neural Edelmanism”. *Trends in Neurosciences*. **12** (7): 240-248.
- **Darwin C. (1859).** *On the origin of species*. A facsimil of the first edition with an introduction of Ernsi Mayr. Cambridge Massachussets: Harvard University Press
- **Darwin C. (1871).** *The Descent of Man and colection in relation to sex*. London, John Murray. Disponible online: <http://darwin-online.org.uk>
- **Darwin C. (1872).** *The expression of the emotions in man and animals*. London: John Murray. Disponible online: <http://darwin-online.org.uk>
- **Dawkins R. (1976).** *The Selfish Gene*. New York: Oxford University Press.
- **Dawkins R. (1983).** “Universal Darwinism”. En: Bendall D. S. (eds.) *Evolution from molecules to man*. Cambridge: Cambridge University Press.
- **Deacon T. (2000).** “Evolutionary perspectives on language and brain plasticity. *Trends in Cognitive Science*, 28.
- **Dennett D. (1969).** *Content and Consciousness*. London: Humanities Press.
- **Dennett D. (1991).** *Consciousness Explained*. Boston: Little, Brown. [Traducción española: Barcelona: Paidós, 1995].
- **Dennett D. (1995).** *Darwin’s Dangerous Idea: evolution and the meanings of life*. New York: Simon & Schuster.
- **Dennett D. (1996).** *Kinds of Minds*. New York: Basic Books.
- **Dennett D. (2005).** *Sweet Dreams: Philosophical Obstacles to a Science of Consciousness*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- **Díaz J. L. (2007).** *La Consciencia Viviente*. México: FCE.
- **Diéguez A. (2011).** *La evolución del conocimiento. De la mente animal a la mente humana*. Madrid: Biblioteca Nueva.

- **Dobzhansky T. (1941).** *Genetic and the Origin o, Species.* 2 ed. Nueva York, Columbia University Press.
- **Dobzhansky T. (1973).** "Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution". *American Biology Teacher.* **35:** 125-29.
- **Dobzhansky T. (2003).** *Evolución.* 4a ed. Barcelona: Omega.
- **Downes S. (2003).** "Baldwin effects and the expansion of the explanatory repertoire in evolutionary biology". En: Weber B. y Depew D. (eds.) *Evolution an learning.* Cambridge, MA: MIT Press : 33-51.
- **Edelman G. M. (1978).** *Group Selection and Phasic Reentrant Signaling: A Theory of Higher Brain Function in: The Mindful Brain.* Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- **Edelman G. M. (1987).** *Neural Darwinism. The theory of Neuronal Group Selection.* New York: Basic Books.
- **Edelman G. M. (1993).** "Neural Darwinism: Selection and Reentrant Signaling in Higher Brain Function". *Neuron* **10:** 115-125.
- **Edelman G. M. (2004)** "Spike-timing Dynamics of Neuronal Groups". *Cerebral Cortex.* **14:** 933-944.
- **Edelman G. M. (2006)** *Second Nature. Brain Science and Human Knowledge.* Yale University Press. London.
- **Edelman G. M. y Tononi G. (1998)** "Consciousness and the Integration of Information in the Brain. Conssconsciousness". *At the Frontiers of Neuroscience, Advances in Neurology.* **77:** 245-280.
- **Edelman G. M. y Tononi G. (2000).** *A Universe of Consciousness: How Matter Becomes Imagination.* New York: Basic Books [Traducción española: Barcelona: Crítica, 2002].
- **Ellis G. F. R. (2009).** "Top Down Causation and the Human Brain". En: Murphy, Nancey; Ellis, George F.R.; O'Connor, Timothy (eds.), *Downward Causation and the Neurobiology of Free Will.* Berlin Heidelberg: Springer-Verlag: 63-82
- **Emery J. N. y Clayton N. S. (2004).** "The mentality of crows: Convergen evolution of intelligence in corvids and apes". *Science,* **306** (10): 1903-1907.
- **Ericksson P., Gage F., Perfilieva E., Björk-Ericksson T., Alborn A. M y Peterson D. (1998).** "Neurogenesis in the adult human hippocampus". *Nature Medicine.* **4** (11): 1313-1317.

- **Fisher S. y Marcus G. (2006).** "The eloquent ape: Genes, brains and the evolution of language". *Nature Reviews , Genetics.* 7 (1): 9-20.
- **Fodor J. (2000).** *La Mente No Funciona Así.* Madrid: Siglo XXI.
- **Freeman S. y Herron J.C. (2002).** *Análisis evolutivo. Segunda edición.* México: Prentice Hall.
- **French R. y Messenger A. (1994).** "Genes, phenes, and the Baldwin effect: Learning and evolution in a simulated population". En: Brooks, R y Maes, P. (eds), *Artificial Life.* Cambridge, MA: MIT Press, **IV.**
- **Futuyma D. (1998).** *Evolutionary Biology.* Third edition. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- **García T. (2005).** *Evolución, desarrollo y (auto) organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo.* Tesis doctoral inédita. Universidad del País Vasco.
- **Gage F., Stevens C.F. y Song H. (2002).** "Astroglia induce neurogenesis from adult neural stem cells". *Nature.* 417 (6884): 39-44.
- **Gilbert S., Opitz J.M. y Raff. R.A. (1996).** "Resynthesizing evolutionary and developmental biology". *Developmental Biology* 173: 357-372.
- **Godfrey-Smith P. (2001).** "Environmental Complexity and the Evolution of Cognition". En: R. Sternberg y J. Kaufman (eds.) *The Evolution of Intelligence.* Mahwah: Lawrence Erlbaum Associates.
- **Godfrey-Smith P. (2009).** *Darwinian Populations and Natural Selection.* New York: Oxford University Press.
- **Gould E., Tanapat P., McEwen B. S., Flugge G. y Fuchs E. (1998).** "Proliferation of granule cells precursors in the dentate gyrus of monkeys is diminished by stress". *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 95: 3168-3171.
- **Gould E., Reeves A. J., Graziano M. S. y Gross C. G. (1999).** "Neurogenesis in the neocortex of adult primates". *Science.* 286: 548-552.
- **Gould S. J. (1977).** *Ontogeny and Phylogeny.* Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University.
- **Gould S. J. (2004).** *La Estructura de la Teoría de la Evolución.* Barcelona: Metatemas.
- **Gould S. J. y Lewontin R. (1979).** "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme". *Proceeding of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences.* 205 (1161): 581-598.

- **Hamilton W. D. (1964).** “The genetical Theory of Social Behavior”. *Journal of Theoretical Biology*. 7:1-16.
- **Hauser M. D. (2002).** *Mentes salvajes ¿qué piensan los animales?* México: Granica.
- **Jablonka E. y Lamb M. J. (1995).** *Epigenetic Inheritance and Evolution. The Lamarckian Dimension*. Oxford: Oxford University Press.
- **Jablonka E. y Lamb M. J. (2005).** *Evolution in Four Dimensions. Genetic Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- **Jacob F. (1977).** “Evolution and Tinkering”. *Science* 196: 1161-1166.
- **Juarrero A. (1999).** *Dynamics in Action: Intentional Behavior as a Complex System*. Cambridge, MA: MIT Press.
- **Kempermann G., Kuhn G. y Gage (1997).** “Genetic Influence on neurogenesis in the dentate gyrus of adult mice”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* . **94**: 10409-10414.
- **Kempermann G., Kuhn G. y Gage F (1998).** “Experience-induced neurogenesis in the senescent dentate gyrus”. *The Journal of Neuroscience*. **18**: 3206-3212.
- **Kornblith H. (2007).** “The Metaphysical Status of Knowledge”. *Philosophical Issues*, **17**: 145-164.
- **Kuri I. E. (2011).** *Un análisis al modelo de Gerald Edelman sobre la evolución de la consciencia de orden superior*. Tesis de Licenciatura inédita. Universidad Nacional Autónoma de México.
- **Lai C.S.L., Fisher S.E., Hurst J.A., Vargha-Khadem F y Monaco A.P. (2001).** “A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder”. *Nature* **413**: 519-23
- **Lamarck J. B. (1809).** *Philosophie zoologique, ou exposition des considerations relatives a l'histoire naturelle des animaux ...* Paris: Dentu.
- **Lamarck J. B. (1820).** *Système analytique des connaissances positives de l'homme, restreintes à celles qui proviennent directement ou indirectement de l'observation*. Disponible online: www.lamarck.cnrs.fr
- **Lehninger A. (1993).** *Principios de Bioquímica*. 2ª ed. Barcelona: Omega.
- **Lewontin R. C. (1979).** “Sociobiology as an Adaptationist Program”. *Behavioral Science*. **24**: 5-14.
- **Lewontin R. C. (2000).** *Genes, organismos y ambiente: Las relaciones causa y efecto en biología*. Barcelona: Gedisa.

- **Longa V. M. (2009a).** “Cuando lo virtual no es real: por qué el campo de las simulaciones computacionales evolutivas debería ser más cauto ante el Efecto Baldwin”. *Teorema*. **XXVIII** (1): 33-48.
- **Longa V. M. (2009b).** “¿Realmente acelera el aprendizaje la evolución (lingüística o de otro tipo)?”. En: M. Veyrat Rigat y E. Serra Alegre (eds.), *La lingüística como reto epistemológico y como acción social. Estudios dedicados al profesor Ángel López García con motivo de su sexagésimo aniversario*. Madrid: Arco Libros. **2**: 1061-1070.
- **Longa V. M. (2009).** “Sobre el efecto Baldwin y la noción de herencia”. *Signos Filosóficos*, vol. **XI** (21): 43-72.
- **Loredo J. C. (2004).** “La teoría de la selección orgánica de Baldwin y la escisión entre naturaleza y cultura”. *Acción Psicológica*. **3** (3): 187-198.
- **MacLean P. D. (1973).** “A triune concept of the brain and behavior”. En: TJ Boag, D Campbell (eds), *The Hincks Memorial Lectures*. Toronto: University of Toronto Press: 6-66.
- **Marcus G. (2005).** *El nacimiento de la mente. Cómo un número pequeñísimo de genes crea las complejidades del pensamiento humano*. Barcelona: Ariel.
- **Martínez M. (2003).** “La evolución del altruismo”. *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia*. **4** (8, 9).
- **Martínez M. (2007).** “La selección natural y su papel causal en la generación de la forma”. *Filosofía, Darwinismo y Evolución*, A Rosas (eds.), Unibiblos.
- **Martínez M. (2009).** “Los constreñimientos del desarrollo y la integración EvoDevo”. *Acta Biológica Colombiana*, **14S**.
- **Martínez M. (2011).** “EvoDevo, Complexity, and Multilevel Causation. *Darwin's Legacy*. Martínez-Contreras & Ponce (eds.) *Darwin's Evolving Legacy*. Siglo XXI.
- **Martínez M. y Andrade E. (en preparación).** *Constreñimientos, variación evolutiva y planos corporales*.
- **Martínez M. y Moya A. (2009).** “Selección natural, creatividad y causalidad”. *Teorema*, **28** (2).
- **Martínez M. y Moya A. (2011).** “Natural Selection and Multilevel Causation”. *Philosophy & Theory in Biology* **3**:e202.
- **Mayr E. (1961).** “Cause and effect in biology”. *Science*, **134**: 1501-1506.
- **Mayr E. (2002).** *What Evolution Is*. New York: Basic Books

- **Mitchell S. (2009).** *Unsimple Truths: Science, Complexity, and Policy*. Chicago: University of Chicago Press.
- **Mora F. (2001).** *El reloj de la sabiduría tiempos y espacios en el cerebro humano*. España: Alianza Editorial.
- **Neander K. (2007).** “Biological Approaches to Mental Representation”. En: M. Matthen & Ch. Stephens (eds.), *Philosophy of Biology*. Amsterdam: Elsevier: 549-565.
- **Noble D. (2006).** *The Music of Life: Biology Beyond Genes*. New York: Oxford University Press.
- **Papini M. R. (2009).** *Psicología comparada: evolución y desarrollo del comportamiento*. Bogotá; México: El Manual Moderno.
- **Parker, Sue T., McKinney y Michael L. (1999).** *Origins of Intelligence. The Evolution of Cognitive Development in Monkeys, Apes, and Humans*. Baltimore (MD) y Londres: The Johns Hopkins University Press.
- **Peláez del Hierro F., Gil C. y Sánchez S. (2002).** *Introducción a la Etología. El estudio comparado del comportamiento animal*. Madrid: Biblioteca Nueva.
- **Robert J. S. (2001).** “Interpreting the Homeobox: Metaphors of Gene Action and Activation in Development and Evolution”. *Evolution and Development*. **3**.
- **Rose S. (2001).** *Trayectorias de vida. Biología, libertad, determinismo*. España: Granica.
- **Rose S. (2005).** *The Future of the Brain*. USA. Oxford University Press.
- **Soberón M. J. (1986).** *Hacia una visión jerarquizada de los fenómenos evolutivos*. México: Ciencias.
- **Tinbergen N. (1963).** “On aims and methods in ethology”. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20**: 410-33.
- **Tubino M. (2004).** “Plasticidad y evolución: papel de la interacción cerebro-entorno”. *Divergencias. Revista de estudios lingüísticos y literarios*. **2**(1): 43-59.
- **van-Wielink G. (2002).** *Una aventura inteligente las seis inteligencias del hombre*. México: Miguel Ángel Porrúa.
- **Waddington C. H. (1953).** “Genetic assimilation of an acquired character”. *Evolution* **7**, 118-126.
- **Weir A. A. S., Chappell J. y Kacelnik A. (2002).** “Shaping of Hooks in New Caledonian Crows”. *Science*. **297** (9): 981.

- **Wilson E. O. (1975).** *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- **Wuketits F. M. (2006).** “Evolutionary Epistemology: The Non-Adaptationist Apprac”. En: N. Gontier y otros (eds). *Evolutionary Epistemology, Language and Culture*. Dordrecht: Springer, 33-46.
- **Yin X., Beak R. C., Kirschner D. A., Peterson A., Fujii Y, Nave K-A., Macklin W.B. y Trapp B.D. (2006).** “Evolution of a neuroprotective function of central nervous system myelin”. *JCB*. **172** (3): 469-478.
- **Young R. M. (1970).** *Mind, Brain and Adaptation in the Nineteenth Century: Cerebral Localization and Its Biological Context from Gall to Ferrier*. Oxford: Clarendon Press.