

EL PAPEL DEL COMPORTAMIENTO ANIMAL EN LA EVOLUCIÓN. REFLEXIÓN DESDE LA TEORÍA DE SISTEMAS EN DESARROLLO Y LA BIOSEMIÓTICA^{1,2,3}

THE ROLE OF ANIMAL BEHAVIOR IN EVOLUTION. CONSIDERATION FROM DEVELOPMENTAL SYSTEMS' THEORY AND BIOSEMIOTICS

Yusleni Fierro Toscano⁴ & Eugenio Andrade^{5,6}

RESUMEN

El comportamiento animal es un fenómeno que ha sido estudiado por diferentes disciplinas, pero su posible contribución a la teoría evolutiva ha sido explorada por la perspectiva neo-darwista hegemónica (adecuación adaptativa, valor para la sobrevivencia, relaciones filogenéticas, frecuencias génicas-comportamientos) impidiendo una integración mas general y profunda con la Teoría de Sistemas en Desarrollo (TSD) y la perspectiva biosemiótica. Este trabajo mostramos cómo la conducta es un agente en la modificación evolutiva de los fenotipos, y cómo la perspectiva biosemiótica fundamentada en la propuesta de Jacob von Uexküll es compatible con la TSD propuesta por Oyama. En esta integración se considera que la expresión de la información genética es regulada e interpretada por un conjunto de niveles jerárquicos autorreferentes que son la base de la organización fenotípica. Durante la ontogenia estos niveles median las relaciones genotipo-organismo-entorno a través de los ajustes y acoples realizados por el nivel anatómico-fisiológico entre los sistemas metabólicos celulares y el entorno, los cuales definen el contexto eco-fisiológico en el cual tiene lugar la “selección orgánica” de Baldwin. Los ajustes comportamentales registran información del medio ambiente y se acoplan con la información propia del nivel fisiológico-anatómico, la cual una vez interpretada por los organismos, define las acciones correspondientes sobre el entorno modificándolo, y de esta manera completan y cierran el “circulo funcional”. Estos procesos son indispensables para el mantenimiento de los organismos que configuran los paisajes “asimilativo-interpretativo” de las Umwelt que dan lugar a la “asimilación genética”, asegurando, así, la canalización de las variaciones para generaciones subsiguientes.

1 Recibido: 19 de marzo de 2015. Aceptado: 27 de mayo de 2015.

2 Este artículo se debe citar como: Fierro, Yusleni & Andrade, Eugenio. “El papel del comportamiento animal en la evolución. Reflexión desde la Teoría de Sistemas en Desarrollo y la Biosemiótica”. *Rev. Colomb. Filos. Cienc.* 15.30 (2015): 145-172.

3 Agradecimiento a la Universidad Nacional de Colombia y el Departamento de Biología por permitir el espacio académico para desarrollar esta investigación. A la Corporación Manaba por proporcionar el ambiente para que surgieran estos cuestionamientos. A Eduardo Rudas por brindar el apoyo moral y técnico para la realización de este trabajo.

4 Bióloga, Universidad Nacional de Colombia. Estudiante de Maestría en Ecología y Biomonitoramiento, Universidad Federal de Bahía, Brasil. Correo: yusleni@gmail.com

5 Profesor Titular, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Correo: leandrdep@unal.edu.co

6 Bogotá, Colombia.

Consecuentemente, los comportamientos de los organismos cambian los regímenes de presiones selectivas a los que están sujetos los organismos, aportando a la modificación evolutiva, convirtiéndose en la “fuerza” que lidera el cambio evolutivo en la medida que hace posible el establecimiento de nuevas estrategias de vida las cuales expanden las posibilidades futuras de la evolución.

Palabras clave: aprendizaje, comportamiento instintivo, Umwelt, selección orgánica, Teoría de Sistemas en Desarrollo, Psicología comparada.

ABSTRACT

Animal behavior is a phenomenon that has been studied by diverse fields of knowledge, though its contributions to evolutionary theory has been explored from the hegemonic Neo-Darwinian theory (adaptive fitness, survival value, phylogenetic relations, gens-behaviors frequencies), so hindering a more general and deep integration with Developmental Systems Theory and the biosemiotics perspective. In this work we show how behavior is an agent of the evolutionary modification of phenotypes, and also the compatibility between Uexküll's biosemiotic perspective and Oyama's DST. This integration, considers that the expression of genetic information is regulated and interpreted by set of self-referential hierarchical levels, which are the foundation of phenotypic organization. All along ontogeny these levels mediate the genotype-organism-environment relationships by means of adjusting and coupling between cellular metabolic systems and the environment, that define the eco-physiological context in which the Baldwin's Organic Selection takes place. Behavioral adjustments register environmental information and couple it with information resident in the physiologic-metabolic level, that once it is interpreted by the organisms, define the action to be implemented upon the environment that will be thus modified, as the functional circle is closed. These processes are indispensable for the maintenance of the organisms that cooperate in the formation of Umwelts' assimilative-interpretative landscapes that give rise to Genetic Assimilation, so assuring canalized ranges of variations for subsequent generations. Consequently, organisms' behaviors along evolution change the selective pressure scenarios upon which organisms are submitted, and so becoming the leading force of evolutionary modifications to the extent that it makes possible the establishment of new life strategies that expand the future possibilities of evolution.

Key words: Learning, instinctive behavior, Developmental Systems Theory, Umwelt, Organic selection, Comparative Psychology.

1. INTRODUCCIÓN

El estudio del comportamiento animal ha avanzado por diferentes vías, cada una de las cuales ha desarrollado sus correspondientes marcos conceptuales que difieren en sus fundamentos filosóficos y metodológicos (Barnard 2004). Entre la segunda mitad del siglo XIX y las primeras décadas del XX es notoria la influencia de Darwin en los estudios comparativos y funcionales del comportamiento (De la O-Rodríguez & Montoya 2011). Estos

estudios divergen en solidez metodológica o conceptual. Mientras unos se limitaban a relatos anecdóticos, otros presentaban argumentaciones teóricas más elaboradas a pesar de que la categorización del comportamiento no abordaba observaciones empíricas ni experimentos controlados (Johnston 2001). Dicha falencia despertó el interés por crear marcos consistentes de análisis que generaron intensos debates y condujeron a la separación entre la psicología y la etología, cisma que se mantuvo hasta la segunda mitad del siglo XX (Ord, *et al* 2005). Es así como surgieron los modelos conductistas centrados en la búsqueda de leyes que rigen la conducta o de correlaciones entre estímulos externos y respuestas. Estos estudios buscaban modelos de experimentación en laboratorio y conceptualmente asumían el organismo como una “caja negra” en oposición a la explicación subjetiva del comportamiento -fundada en las motivaciones, impulsos, sentimientos, intenciones y conciencia-, por considerarla inútil en la explicación del origen del comportamiento (Japyassú 1999). Con excepción de los estudios de Thorndike que se orientaban a investigar las capacidades cognitivas de los animales, realizando comparaciones sobre la habilidad para resolver problemas por ensayo y error -aprendizaje-, los conductistas dejaron el problema del origen evolutivo y la función de los comportamientos a la etología y la psicología comparada. La etología fue la aproximación que abordaba el comportamiento en situaciones naturales (mediante la investigación de la ontogenia de la conducta y la estimación del valor para la sobrevivencia) a la vez que buscaba indagar la historia evolutiva de la conducta teniendo en cuenta las relaciones filogenéticas y las semejanzas y/o diferencias conductuales entre diversos grupos de animales. Por otra parte, la psicología comparada se centró en explorar la influencia del desarrollo en la conducta, partiendo de la experimentación de laboratorio para intentar una explicación evolutiva.

En este trabajo mostramos cómo los estudios de Charles Darwin (1873) sobre los diferentes aspectos del instinto y el hábito, pasando por la propuesta del nuevo factor evolutivo de James Baldwin (1896) denominado “selección orgánica” (SO), y posteriormente como los trabajos de Tinbergen (1969), Lorenz (1976), Sebeok (1965) arrojan elementos que pueden ser interpretados a favor de la visión biosemiótica fundada por Jacob Von Uexküll (2001), la cual además provee argumentos a favor de la Teoría de Sistemas en Desarrollo (TDS) de Oyama.

Para introducir la perspectiva biosemiótica es necesario comenzar por explicitar la noción de información utilizada por los investigadores del comportamiento. Lorenz (1976) concibe la información como una transferencia recíproca mediada por la adaptación del organismo a su ambiente, la cual tiene un

significado para el organismo que la recibe y la posee. La información implica un *conocimiento*⁷, es decir que posee un significado en cuanto está teleonómicamente⁸ organizada Según Tinbergen (1969) la información está relacionada con la comunicación permanente que tiene lugar entre el organismo y el ambiente (entorno), y por tanto esta ligada a la estimulación que percibe, incorpora, procesa y maneja el organismo. Estas propuestas resuenan como un eco de la formulada en 1936 por Uexküll (2001), para quien el organismo está ubicado en el centro de una esfera perceptual cuyo radio depende del alcance de los órganos de los sentidos que transforman el estímulo proveniente de las “cosas” externas en propiedades detectadas por ellos. De esta manera, se construyen mundos sensoriales propios, mapas cognitivos o *Umwelts*, los cuales funcionan de forma distinta para cada animal. Esta teoría se considera como la piedra angular de la perspectiva biosemiótica por cuanto destaca que la información requiere interpretación, es decir que la información es significativa o funcionalmente relevante para quien la utiliza. Ideas semejantes se pueden detectar en Alcock (2001) y Maier (2001) quienes reconocen que cada animal posee un mundo perceptivo y construye una imagen interna, las cuales pueden diferir de unos individuos a otros.

Von Uexküll, Lorenz y Tinbergen se constituyeron en los proponentes de las primeras teorías etológicas sobre el funcionamiento de las respuestas innatas y aprendidas, sin embargo la naciente visión biosemiótica propuesta por Uexküll fue opacada en las primeras décadas del siglo XX a causa del auge del conductismo y el determinismo genético que rechazaron nociones como organización jerárquica, complejidad, restricciones ontogenéticas, etc. Tendencia que se consolidó con el surgimiento de la visión según la cual el ADN contiene el programa genético en el cual los comportamientos de los organismos se encuentran predefinidos (Andrade 2000). Sin embargo, cuando mediante estudios comparativos del ADN se rastrea la filogenia de los linajes existentes, hay que tener en cuenta que se trata de especies que han sobrevivido, debido en gran medida a la conducta que define el modo específico de interactuar con el medio ambiente. Una visión integrada de la conducta deberá tener en cuenta que la información almacenada en el ADN no determina sino que posibilita comportamientos posibles como parte de

7 Lorenz (1976) utiliza conocimiento como sinónimo de *información*, en el sentido de información pertinente y teleonómicamente significativa, para explicar como el organismo crea en sí mismo una imagen cada vez más detallada de su ambiente.

8 Término sugerido por Colin Pitengrig (en Lorenz 1976) para enmarcar el proceso de ganancia de energía por parte de un organismo a consecuencia de un proceso de realimentación positiva moldeado por la evolución adaptativa; este concepto es diferente al de “teleología” en cuanto referida a los fines últimos y a las causas de la creación, que no interesan en esta discusión.

la organización fenotípica que en interacción con el medio ambiente regula, modula y coordina la expresión genética a lo largo de la ontogenia (Andrade 2000). En este contexto es pertinente recurrir a la SO (Baldwin 1896)⁹, puesto que mediante una serie de acomodamientos somáticos o fenotípicos, los organismos participan en la formación de las adaptaciones y por tanto de su propia selección. Así los organismos permanentemente captan, registran y utilizan información extraída del entorno y en consecuencia en sus comportamientos se manifiesta una enorme capacidad de explorar, elegir e innovar. En este sentido la SO operaría tanto a nivel conductual como a nivel fisiológico-anatómico, considerando que en esta instancia residen los mecanismos que conectan la coordinación de los sistemas metabólicos a nivel celular y tisular, y las acciones ejercidas sobre el entorno. Estos niveles intermedios (desde el metabólico celular al fisiológico-anatómico) en la relación organismo-entorno, se modulan a lo largo de la ontogenia o procesos de diferenciación celular, regulando la expresión de la información contenida en el genoma. El nivel “conector” fisiológico-anatómico participa en la manifestación de los comportamientos, puesto que la interpretación de la información captada guía las elecciones de las acciones a ser implementadas sobre el entorno.

Podemos, entonces, pensar en diversos escenarios hipotéticos, donde el organismo está sometido a diferentes tipos de presiones que pueden influir para generar modificaciones o innovaciones en su conducta. Por ejemplo, los cambios en la dieta y el comportamiento alimenticio de especies silvestres que viven en nuestras ciudades o la manifestación de ciertas conductas alimenticias en individuos muy jóvenes que fueron separados de su madre en una edad muy temprana. La ruptura de la homeostasis, es decir de la estabilidad de la relación organismo/entorno, o el estrés, hace que los organismos reaccionen ante tales cambios. Lickliter y Schneider (2006) proponen que la variación en las relaciones organismo-entorno en las etapas tempranas del desarrollo pueden generar en el organismo comportamientos exploratorios, que los inducen a innovar en la búsqueda y utilización de nuevos hábitats en su vida posterior, brindando un contexto para la diversificación de los patrones de conducta. Estas relaciones configuran una red de interacciones permanentes, es decir, que los organismos

9 Según Baldwin el desarrollo individual de las criaturas, exhibe dos aspectos característicos: 1- El impulso hereditario, su despliegue en las formas y funciones que los caracterizan en grupo, junto con variaciones congénitas que caracterizan al individuo particular, 2- Las variaciones filogenéticas constitutivas, son la serie de funciones, actos, etc., que el organismo aprende en el transcurso de su vida. Estos últimos junto con las modificaciones que un organismo experimenta durante su ontogenia, se han denominado “caracteres adquiridos” o “variaciones ontogenéticas” de acuerdo a Osborn.

se mueven en un mundo multifactorial en el que paulatinamente crean una imagen propia de sí mismos en un contexto determinado basado en la información heredada, transmitida y aprendida que posibilita la elección del ajuste fenotípico a adoptar (bien sea a nivel metabólico celular, fisiológico-anatómico y/o conductual). Esta elección los convierte en agentes de la modificación evolutiva.

De acuerdo a Lehner (1996) existen mecanismos que subyacen en los organismos para generar los comportamientos innatos y aprendidos. Sin embargo, en esta representación no se aclara el papel ejercido por los diferentes niveles de organización del individuo en la transmisión e interpretación del flujo informativo interno/externo – heredado/ adquirido. En el modelo que proponemos más adelante los organismos se conciben como sistemas adaptativos que asimilan y fijan información, convirtiéndose en generadores de sus propios mapas cognitivos o *Umwelt*.

Como hipótesis de trabajo, concebimos el comportamiento como una característica fenotípica sometida a influencias ambientales, ontogenéticas y genéticas donde el organismo mantiene la iniciativa. El organismo se considera como un sistema abierto que modifica comportamientos como mecanismo que le permite mantener su acople estructural y funcional con el entorno. Es decir, los organismos crean una imagen interna cada vez más detallada de su ambiente, mejorando así sus posibilidades de supervivencia mediante el acceso a los recursos. El procesamiento de información está estratificado e íntimamente entretejido en una estructura jerárquicamente organizada que incluye la conducta como factor que integra la(s) estimulación(es) interna(s) y externa(s) que los motivan a actuar. Algunas variaciones genéticas que contribuyen a estabilizar estas conductas podrían llegar a fijarse genéticamente por Efecto Baldwin¹⁰, mediante la “asimilación genética” de Waddington (AG), la cual incluye no solo la fijación de variantes mutacionales, sino sobre todo la “acomodación genética” de West-Eberhardt (1989, 2003) entendida como la cooptación de genes existentes para su expresión bajo mecanismos de regulación diferentes. Una diversidad de procesos haría que a lo largo de las generaciones, lo aprendido por los ancestros se convierte en innato para la descendencia.

¹⁰ Baldwin considera que la “Selección Orgánica” es producto de la Selección Natural y por tanto sustituye los factores lamarckianos en la generación de cambio evolutivo.

2. INSTINTO Y APRENDIZAJE, ¿EN DÓNDE COMIENZAN Y EN DONDE TERMINAN?

La distinción categórica entre lo heredado y lo evolutivamente adquirido para explicar el origen del comportamiento no fue debatida sino hasta la década de 1920. Anteriormente Darwin, Romanes y Morgan habían entendido el instinto como comportamiento heredado, y lo habían utilizado para explicar los comportamientos humanos y no humanos (Johnston 2001), considerando que los mecanismos de herencia mantenían de una generación a la siguiente, la constancia del comportamiento animal. En consecuencia el instinto era un componente inherente a la estructura del individuo, y por tanto resultante de la historia evolutiva su especie. Estas ideas aparecen en las siguientes citas de Darwin (1873a) y Morgan (1913):

It is probable that most inherited or instinctive feelings were originally acquired by slow degrees through habit and the experience of their utility... It is, however, almost certain that many of the most wonderful instincts have been acquired independently of habit, through the preservation of useful variations of pre-existing instincts. Other instincts may have arisen suddenly in an individual and then been transmitted to its offspring, independently both of selection and serviceable experience, though subsequently strengthened by habit (Darwin 1873a 281).

...the fully explicit logic of human reason is but a higher development of the scarcely explicit logic of perceptual intelligence; and that this in turn has its roots deeply embedded in the implicit logic of instinct which, as I define it, is organic behaviour suffused with awareness... We shall find as we proceed that the term instinctive is used by different writers with rather wide divergence of meaning... I have elsewhere advocated the acceptance of a definition of instinctive behaviour as that which is, on its first occurrence, independent of prior experience... (Morgan 1913 VIII, 1 y 5).

Posteriormente, con el avance de los estudios experimentales, hacia la segunda mitad del siglo XX, la interpretación de lo que era instintivo y adquirido fue tomando otros rumbos, tanto que en la terminología usada para designar esos “componentes” se emplea la palabra innato. Veamos algunas de las propuestas de Tinbergen (1969), Lenher (1996) y Alcock (2001):

Tinbergen en “El Estudio del Instinto” afirma:

El comportamiento innato se evidencia como el que no ha sido cambiado por procesos de aprendizaje, donde mecanismos externos e internos fisiológicos lo generan mediante un proceso complejo en el cual interactúan varios niveles de

integración o jerarquías, respondiendo selectivamente a unos pocos Estímulos Signo¹¹ (Tinbergen 1969 5).

Los comportamientos innatos son aquellos que resultan de programas cerrados, genéticamente arreglados donde el ambiente promueve el propio desarrollo y expresión de los mismos (Lenher 1996).

Un patrón de comportamiento que confiablemente se desarrolla en muchos individuos y que promueve una respuesta funcional a un desencadenador o estímulo signo, y en el primer momento el estímulo produce la respuesta (Alcock 2001).

En estas definiciones instinto e innato parecen referirse a todo comportamiento existente en el animal, e incluyen las condiciones que permiten la expresión de los mismos (presencia de estímulos signos, preexistencia del comportamiento instintivo, condiciones ambientales), sin considerar la modificación inducida por aprendizaje, ni el carácter heredable de la misma. Ninguna de las definiciones anteriores circunscriben su expresión a etapas tempranas del desarrollo del individuo, ya que conciben el comportamiento instintivo y/o innato como una característica nativa del organismo que engloba todos los comportamientos de un animal y que responden a una estimulación determinada sin intervención de experiencia previa. Para Lehner, la característica nativa que sustenta la especificidad de la respuesta radica en el cerramiento de un programa genéticamente arreglado, intrínseco al organismo. No obstante es muy improbable que los programas cerrados se generen al azar, como proponen los defensores de la idea según la cual el ADN guarda “el plan maestro” que determina a los sistemas biológicos. De acuerdo al neodarwinismo las mutaciones azarosas del genoma generan conductas específicas las cuales son seleccionadas en el ambiente que rodea al organismo (las adaptadas persisten, y las que no son eliminadas) (Gottlieb 2001). Sin embargo el fenotipo interacciona con el medio ambiente modulando y coordinando la expresión de los genes a lo largo de la ontogenia (Andrade 2000). Podemos afirmar que a causa del auge del neo-darwinismo en el marco de la síntesis moderna, que explica las dinámicas a escalas macroscópicas por la acción exclusiva de la selección natural (Wagner 2004), se promovieron generalizaciones que resultaron insuficientes para dar cuenta de la compleja relación entre instinto y aprendizaje.

¹¹ “Estímulos signo” son un grupo de estímulos que hacen parte de una agrupación compleja de estímulos ambientales que perciben los órganos sensoriales del animal y su estimulación interna, y constituyen una pequeña porción eficaz en la generación de una reacción instintiva. Esta palabra fue tomada de Russel (1943) por Tinbergen (1969) quien inicialmente la utiliza para describir este tipo de sucesos, pero luego la cambia a “signos perceptivos”.

En cuanto al aprendizaje, Maier (2001) lo define como un cambio relativamente persistente en el comportamiento resultante de la experiencia y producido a lo largo del ciclo vital del organismo. Alcock (2001) lo concibe como un proceso de desarrollo, en el sentido que la información adquirida por animales (sociales o solitarios) permite o dirige cambios de largo alcance en su comportamiento, presumiblemente a través de modificaciones permanentes de ciertos mecanismos neurales o celulares. Para Baldwin (1896) el aprendizaje sería equiparable al hábito, el cual permite al organismo ejecutar acciones nuevas sin por eso tener que eliminar las adquisiciones previas, de modo que los nuevos hábitos preservan las nuevas funciones generadas por modificaciones graduales debidas a las interacciones del organismo con el medio ambiente. Estas visiones coinciden en concebir el aprendizaje como la persistencia de un cambio en la conducta mantenido o producido a lo largo de la ontogenia, en la cual lo adquirido proviene de la interacción del animal con el medio ambiente externo y nunca se elimina completamente. En oposición a esta visión, la barrera entre lo innato y lo aprendido se profundizó al tratar los organismos como “cajas negras” que ocultaban los procesos detrás de las correlaciones entre estímulos y acciones animales consideradas *a priori* como mecánicas y/o azarosas. Estas discusiones olvidan que psicólogos como Kuo, Schneirla y Lehrman basados en investigaciones sobre la influencia del ambiente prenatal en el desarrollo del comportamiento de pichones de aves, habían concluido que lo innato y lo aprendido estaban estrechamente ligados, puesto que en el desarrollo es imposible aislar las configuraciones fisiológicas de las anatómicas. Propusieron, en consecuencia, analizar los patrones de conducta en términos de una interacción continua entre el organismo y su ambiente, y no entre el genotipo y ambiente como proponían los neodarwinistas (Johnston 2001).

Existen correlaciones entre instinto y aprendizaje mediadas por la convergencia de una multiplicidad de factores internos (niveles hormonales, iónicos, etc.) y externos, destacando la capacidad de repuesta variable en intensidad y frecuencia que tienen los animales y que afecta la ejecución de cualquiera de estas conductas. Se trata de relaciones complejas que permiten la incorporación instantánea por parte de los organismos de información procedente del entorno, es decir de “noticias actualizadas” acerca de circunstancias importantes generadas en su ambiente y cuyo contenido puede ser aprovechado y memorizado, haciendo que la respuesta se manifieste en un momento relativamente distante en el futuro (Lorenz 1976). La transferencia de información involucra un reiterado contrapunteo entre ciclos de retroalimentación en “congruencia” con su actualidad externa, donde el “impulso” proveniente del ambiente es experimentado internamente por el organismo (Salthe 2001).

Por otra parte, Patten (2001) ve los ambientes como una serie de estructuras complejas generadas por transacciones y relaciones entre diferentes entidades ligadas, conformando una red de interacciones.

El debate entre el carácter heredado (instinto/innato) y adquirido (aprendizaje) del comportamiento estaba centrado en la delimitación de esa supuesta dualidad de la conducta la cual requería del establecimiento de un patrón comportamental considerado como fijo o constante en una población y que por tanto podía pasar a las generaciones siguientes, sin necesidad de ser enseñado, adquirido o modificado por aprendizaje (experiencia). Era una pregunta sobre cómo se mantenían los mecanismos generadores/controladores a lo largo de generaciones y en el transcurso evolutivo, y por tanto acerca de la estimulación precisa que los activaba. A este respecto, Mameli y Bateson (2011) proponen que haber planteado el “innatismo” como característica determinante de la conducta, quizás no fue tan útil, puesto que se estaba dejando de lado la influencia de diferentes factores biológicos, cognitivos y ambientales.

Finalmente concluimos que en esta dinámica, los factores genéticos y epigenéticos se influyen mutuamente en la herencia de la conducta o del comportamiento de un animal. La expresión de los genes está influenciada por la estimulación provocada por los ambientes intracelulares y extracelulares que se integran en redes de retro-alimentación entre la fisiología y la ontogenia del organismo, siendo el comportamiento el nivel estructural más superficial que lo comunica directamente con el ambiente. Dentro de esta perspectiva los procesos de aprendizaje están posibilitados por la plasticidad inherente a ciertas etapas del desarrollo, y constituye un mecanismo integrativo que transmite la información contenida en el comportamiento de un individuo a otros individuos de la población y a las generaciones subsiguientes, jugando un papel crucial en el proceso evolutivo.

3. LOS CÍRCULOS FUNCIONALES DE UEXKÜLL Y LA SELECCIÓN ORGÁNICA EN LA EVOLUCIÓN DEL COMPORTAMIENTO

A esta altura de la discusión trataremos de entender cómo se ha definido y cómo podría definirse el comportamiento. Tinbergen (1969) concibe el comportamiento como un conjunto de movimientos realizados por un animal intacto. Lorenz (1976) propone limitar el término “conducta” a una serie de actividades en que la motilidad y la irritabilidad combinan sus funciones para adquirir información y con ello aumentar la probabilidad de una ganancia inmediata de energía. Para Maier (2001) el comportamiento es el resultado de

un complejo¹² entramado de interacciones entre factores genéticos y ambientales. En conclusión, el comportamiento es el resultado de una interacción compleja no solo de niveles genéticos o ambientales, sino también de niveles anatómico-fisiológicos y celulares que se manifiestan en movimientos que tienen consecuencias tanto en el individuo como en el entorno. Es decir, el comportamiento puede verse como un mecanismo de adquisición y utilización de la información, o mejor como información en acción.

En consecuencia, afirmamos que los organismos están en permanente comunicación con su ambiente, generando una imagen del mismo, donde el nivel de detalle depende de la estabilidad que el ambiente proporcione y de los elementos percibidos selectivamente por el organismo, que influyen en su sobrevivencia. El modelo de los Ciclos Funcionales de Uexküll (Salthe 2001), aunado a la Teoría de Sistemas en Desarrollo (TSD), permite entender el comportamiento animal como un proceso de acople entre diferentes niveles jerárquicos de organización.

Según Von Uexküll (2001) la *Umwelt* designa el “mundo circundante”¹³, el cual no es un lugar, sino un mapa cognitivo construido (Zebeok 1981), en el cual las envolturas o esferas pertenecientes a los órganos de los sentidos definen las características de los objetos con los cuales interactúa el organismo – es decir, el organismo y sus esferas de significación construyen representaciones o imágenes internas a partir de perturbaciones físicas externas interpretadas como señales provenientes de objetos externos. Los organismos experimentan su nicho ecológico, en otras palabras viven en su *Umwelt*. Esta vivencia define las acciones del organismo sobre el entorno, estableciendo así una unidad integrada y funcional entre ellos. Según Uexküll el espacio perceptual nunca es abandonado por el animal, pues donde quiera que vaya llevará sus propias esferas sensoriales. De esta forma en cada una de sus partes interconectadas de los ciclos funcionales de Uexküll (Salthe 2001; ver figura 1) se construye un componente de la esfera sensorial. Los órganos marcadores o sensoriales que detectan las señales y signos del entorno constituyen la *Merkwelt*, mientras que la *Innenwelt* constituye el mundo interno del sujeto, o sea, la representación generada de su entorno. La *Wirkwelt* es el mundo de las acciones ejecutadas por los órganos efectores que proyectan la *Innenwelt* en la *Umwelt*. En este sentido la SO de Baldwin se ubica entre la *Merkwelt* - órganos marcadores, y la *Wirkwelt*- órganos efectores, ya que en esta instancia tiene lugar el filtrado

12 Complejo en el sentido de reconocer una diversidad de relaciones entre los componentes de un sistema, el cual actúa como una totalidad que no puede ser explicada por la disyunción de los componentes.

13 Traducción propuesta por Mackinnon, Bertalanffy (1968) propone el ambiente, Zebeok (1981) mapa cognitivo. Ver Salthe (2001) para ampliación de otras traducciones.

selectivo de información que llega del exterior, y se configura el ajuste estructural al medio, como resultado de elecciones que contribuyen al refuerzo continuo del círculo funcional. Parte de la información que ha sido percibida e interpretada, queda interactuando en los diferentes dominios jerárquicos de la *Innenwelt*, donde tienen sede los mecanismos anatómicos-fisiológicos internos necesarios para realizar diversas asimilaciones de esa información, que después de un largo periodo de tiempo y unas condiciones ambientales estables pasaría por el proceso de acomodación y asimilación genética, y una vez fijada poder ser transmitida por herencia genética.

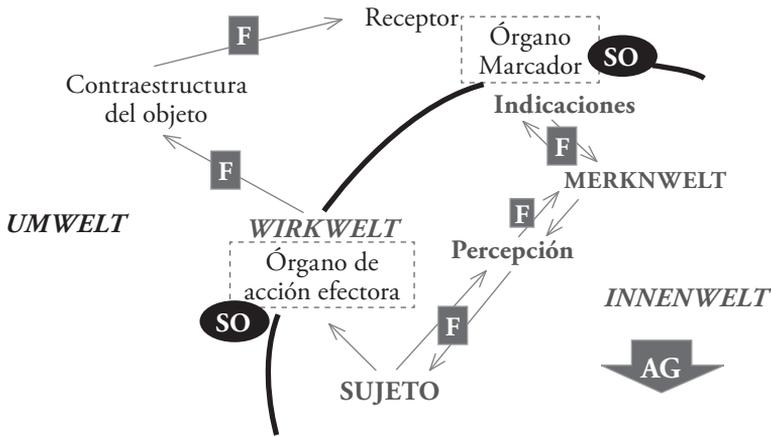


Figura 1. Modificación al concepto de ciclos funcionales de Uexküll interpretado como un concepto semiótico propuesto por Salthe (2001), para mostrar como los círculos funcionales de Uexküll se conjugan con la triada: Selección Orgánica SO, Flujo Informativo F, Asimilación Genética AG. En la figura se muestra en dónde operarían la selección orgánica, el flujo informativo y la asimilación genética.

El ciclo funcional actúa a lo largo de la ontogenia del individuo, constituyéndose en el generador de conductas instintivas y de los mecanismos que actúan en los diferentes niveles de la organización jerárquica para fijar la información aprendida por el individuo, que luego ha de manifestarse como un comportamiento instintivo. De acuerdo a este modelo las apariciones graduales de ciertas pautas comportamentales en los procesos de desarrollo de un organismo no se deben exclusivamente al aprendizaje, ni a la manifestación de los mecanismos innatos. Por ejemplo la mejoría gradual en el vuelo de las aves, se debe tanto a la práctica, como a una manifestación del proceso ontogenético (cap. 6 en Tinbergen 1969; cap. 2 en Alcock 2001; cap. 3 en Maier 2001).

En conclusión, la conducta es un agente que evoluciona, yendo del aprendizaje exploratorio más o menos aleatorio al inicio, a comportamientos innatos,

como resultado de la integración funcional de los diferentes niveles fenotípicos a lo largo del desarrollo la cual impone restricciones heredables, sobre el cambio evolutivo (Wagner 2004). El aprendizaje funciona como mecanismo de introducción de nuevos elementos en el mundo interno, delineando así el camino que parte de estos para llegar a fijarse y así convertirse en mecanismos innatos a lo largo de la evolución. Darwin (1873a, 1873b) propuso que ciertos instintos han sido adquiridos por modificaciones graduales y lentas motivadas por el hábito y la experiencia, mediante una práctica continuada durante sucesivas generaciones (aprendizaje), mientras que otros fueron adquiridos por selección natural de variaciones azarosas de los instintos preexistentes (innatos) que resultaron ser útiles. Posteriormente Lorenz (1976) al reconocer la estructura estratificada de los sistemas vivientes, entrevió una relación estrecha entre la “programación innata” y el “aprendizaje”, al considerar que este último está programado en el primero. La *Umwelt* como tal no tiene una extensión en el espacio-tiempo objetivo pues existe únicamente en el dominio interno o subjetivo del organismo involucrado, sin embargo puede ser explorada mediante la neurofisiología de los impulsos provocados en diferentes modos sensoriales y por medio del estudio de los mecanismos de inducción de las acciones que liberan la información incorporada. Esta información corresponde a la que está disponible para el sujeto en la *Innenwelt*, proporcionando restricciones¹⁴ que posibilitan futuras decisiones o acciones en un momento dado. La *Umwelt* se extiende temporalmente actuando durante toda la vida del individuo, contribuyendo al paso de lo aprendido hacia lo innato.

4. MODELOS DE LEHNER Y MAIER PARA LA GENERACIÓN DE UN COMPORTAMIENTO

De la discusión anterior se desprende que los procesos innatos y de aprendizaje están íntimamente relacionados, debido a la interacción continuada y permanente entre los organismos y el entorno. Para Tinbergen el comportamiento es el mecanismo integrador de la relación organismo entorno:

La relación mutua entre el animal y el medio donde cada especie se protege de sus fuerzas destructoras, siendo el comportamiento la dotación esencial para

¹⁴ Restricciones informacionales se refiere a que el organismo filtra selectivamente información del ambiente de acuerdo con la estructura de sus órganos sensoriales y la organización fenotípica en su conjunto. Con esta información decide, arriesga y elige. Los resultados de estas acciones serán en últimas escrutados por la Selección Natural.

este fin, donde numerosos detalles de él son “adaptativos” y estos desempeñan un papel en las relaciones animal- mundo (Tinbergen 1969).

Un comportamiento aprendido o el refinamiento de conductas instintivas en las etapas tempranas del desarrollo pudieron haber surgido como una función nueva y más compleja que contribuye a la integración de varias interacciones simples preexistentes que hacen parte de un todo sistémico (Lorenz 1976).

En esta sección revisaremos el modelo de Lehner (1996 19), específicamente el de “*un acto comportamental*” y el de “*predisposición a comportarse*” (Lehner 1996 25, ver figura 2 y ecuación 1 respectivamente). También mostraremos el modelo de Maier (2001 37; ver figura 3) sobre el desarrollo de un comportamiento, para entender en ambas propuestas el alcance de la capacidad de acople con el entorno, la continuidad temporal y la influencia evolutiva en la generación de un comportamiento.



Figura 2. “Modelo de un acto comportamental”. Modificación de la propuesta por Lehner (1996), donde G: Genotipo; E: ambiente; I: Interacción entre genotipo y ambiente; A: anatomía; P: fisiología.

Lehner considera que un animal siempre se está comportando, y su ejecución implica un flujo continuo desde los primeros movimientos del embrión hasta el momento de su muerte. Los actos comportamentales de un animal no son aleatorios puesto que se suceden con una frecuencia y duración que pueden ser estimadas estadísticamente. Lehner (1996) define la predisposición a comportarse como la probabilidad de responder a estímulos específicos con comportamientos específicos, la cual sería el resultado de una combinación de factores expresados como:

Ecuación (1). Predisposición a comportarse = $(G_B + E_B + I_B) + (A_B + P_B)$

Ecuación 1. Dónde: G_B es la contribución del genotipo; E_B la contribución del ambiente que incluye la experiencia; I_B contribución de la interacción genotipo-ambiente; A_B es la capacidad comportamental proporcionada por la anatomía del animal; P_B propensión/ predisposición comportamental y la capacidad proporcionada por los mecanismos fisiológicos del animal. Tomado de Lehner (1996).

El primer componente de la ecuación (1) equivale a la fórmula utilizada por los genetistas de poblaciones para expresar la variación fenotípica total en una población (Lenher, 1996):

Ecuación (2). $V_T = V_G + V_E + V_I$

Ecuación 2. Dónde: V_T variación fenotípica total, V_G variación genotípica, V_E variación del ambiente y V_I variación de la interacción genotipo- ambiente. Tomado de Lehner (1996).

De acuerdo a Lehner, la predisposición a comportarse sería la manifestación de un impulso interno dado en la instancia fisiológica resultante de una estimulación externa que genera un comportamiento específico. Sin embargo esta ecuación no explícita lo que ocurre en el animal que procesa la información y decide cómo utilizarla, es decir que estamos frente al problema que denominamos “*el organismo tácito*”¹⁵ o el desconocimiento de la instancia fenotípica en la predisposición a comportarse. De acuerdo a Foladori (2000) esta posición es congruente con la síntesis moderna, dado que para sus defensores el único mecanismo generador de novedad evolutiva es genético, de modo que las presiones externas seleccionan la variante fenotípica que responde de mejor forma a una situación específica. Por consiguiente la síntesis moderna deja sin explicar el papel evolutivo del comportamiento al desconocer que el organismo actúa como agente seleccionador de ajustes fenotípicos en los diferentes niveles organizacionales.

Volviendo a la ecuación (1), vemos que más que una suma de factores, lo importante es la interacción (I) entre niveles jerárquicos, debido a que el nivel fisiológico es el que se ajusta de modo más inmediato, y en donde residen las necesidades del organismo, mientras que el nivel anatómico corresponde a las restricciones estructurales y hace parte de la información fenotípica. Ambos

¹⁵ Con nuestra propuesta del “organismo tácito” queremos designar el reconocimiento no explícito de la influencia del fenotipo como restricción al comportamiento aunado al hecho de que el organismo interactúa con su entorno. Muchos investigadores asumen que estos fenómenos existen pero no los hacen explícitos cuando hablan de las relaciones genes- ambiente para la generación de una conducta, acomodándose así al esquema neodarwiniano.

pertenecen a la instancia fenotípica y se transforman durante el ciclo de desarrollo, “trabajando en asociación”, razón por la cual en la ecuación (3) nosotros proponemos la no separación de estos factores:

$$G \overset{I_{G-C}}{\rightleftharpoons} C \overset{I_{C-AF}}{\rightleftharpoons} F-A \overset{I_{AF-E}}{\rightleftharpoons} E \quad (1)$$

Ecuación 3. Donde IGC, IC-FA, IFA-E son las interacciones genotipo-nivel celular, nivel celular-fisiología/ anatomía, fisiología/ anatomía-entorno (ambiente) respectivamente. Incluimos el nivel celular C, debido a la necesidad de reconocer la instancia inmediata donde se definen que genes se han de expresar y cuales permanecen en estado apagado.

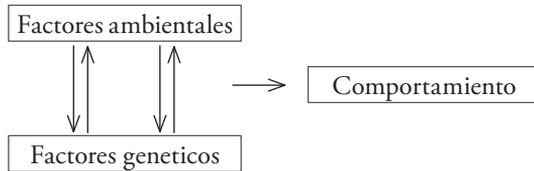


Figura 3. “Modelo conceptual” de Maier (2001) en el cual el desarrollo del comportamiento es el resultado de interacciones complejas entre factores genéticos y ambientales.

En el modelo representado en la figura 3, Maier (2001) explica el desarrollo del comportamiento como resultado de la interacción de factores genéticos y ambientales. Sin embargo no integra el desarrollo del comportamiento con una interpretación epigenética, sino que lo conecta directamente con los determinantes genéticos y por lo tanto se mantiene dentro del esquema de la síntesis moderna. En este sentido se le aplica la crítica del no reconocimiento de la instancia fenotípica del organismo como agente (problema del “*organismo tácito*”).

5. COMPORTAMIENTOS INNATOS Y APRENDIDOS COMO MECANISMOS DE EVOLUCIÓN DE LA CONDUCTA

En la figura 4 proponemos un complemento al modelo de Lehner inspirado en el concepto de Círculos Funcionales de Uexküll, con el ánimo de explicar el acto comportamental como un flujo continuo de información, donde el organismo juega el papel de agente seleccionador de la interacción directa con su entorno, interpretando, asimilando y fijando información en el transcurso

de su ciclo de vida. Los términos de la ecuación (3) representan los diferentes niveles de la organización jerárquica del organismo, demarcados por líneas punteadas de diferente grosor (ver figura 4) y las interacciones representadas por las flechas en esta ecuación ahora están desglosadas en las diversas interacciones entre estímulos endógenos y exógenos, la *Wirkwelt*, etc., en las que se ha representado al organismo en este modelo. Los estímulos¹⁶ exógenos que llegan al animal (EX) y los endógenos generados dentro de él (EN), -representados por la flecha gruesa gris entrante en la *Merkwelt* y las gruesas grises de doble dirección, respectivamente-, interactúan con los diferentes niveles jerárquicos. La estimulación adicional generada por una conducta, está representada por las flechas grises delgadas que conectan su acción con el entorno (los actos comportamentales provocan una modificación de los entornos a lo largo del tiempo, la cual es retroalimentada de modos positivo y/o negativo). Cuando las señales son captadas por los órganos de recepción apropiados (*Merkwelt*), estos codifican la entrada sensorial para la identificación e integración con las otras señales provenientes de estimulaciones endógenas y exógenas. Una vez que el mensaje ha sido interpretado, la salida (flechas negras) se codifica por los órganos de emisión apropiados (*Wirkwelt*) (Sebeok 1965). Esta serie de filtros actúa a medida que la información se interioriza en el animal (*Innenwelt*), en la forma de ajustes estructurales en los niveles A-F (anatómico fisiológico) y C (celular). El nivel A-F permite que ciertas conductas se realicen en lugar de otras posibles (conducta inhibida). Posteriormente, se manifiesta la conducta con sus respectivas consecuencias, asociadas a las diferentes esferas sensoriales que juegan un papel importante en la retroalimentación positiva o negativa de este suceso. Las modificaciones de los entornos a lo largo del tiempo, generadas en parte por las conductas realizadas por los animales, también influyen en las retroalimentaciones positivas o negativas que llegan al organismo (flechas grises punteadas). Así este acople mantenido a lo largo de generaciones (flechas negras interrumpidas) puede promover la asimilación y acomodación genética (AG en la flecha grande) de alguna novedad generada en el proceso.

16 Los organismos en sus entornos (externos e internos) están percibiendo una gran diversidad de estímulos (exógenos y endógenos representados en la figura 4). Estos estímulos pueden seguir vías y filtros distintos (órganos receptores) para que la información sea interpretada de la forma más correcta posible (limitar el rango de señales que pueden ser producidas y recibidas sin ruidos), al igual que la generación eficaz de respuestas (órganos emisores), son necesarios para distinguir diversos canales conectados entre sí, los cuales manejan redundancias informacionales en beneficio del destinatario (Sebeok 1965); este fenómeno se le denomina “la ley de la suma heterogénea” (Sebeok 1965; Tinbergen 1969).

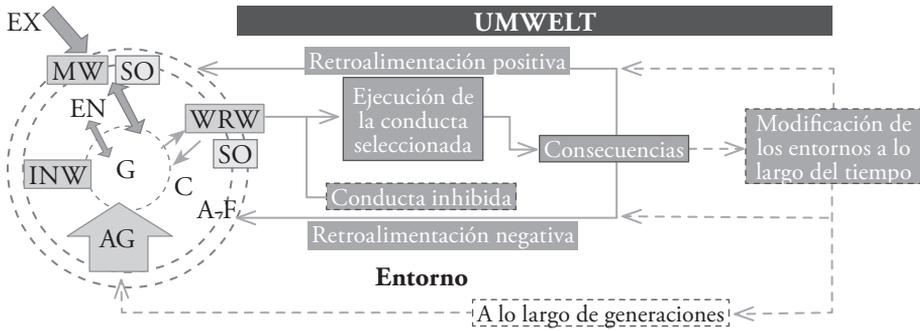


Figura 4. Modificación del modelo de un acto comportamental según Lehner (1996). Donde, G (Línea punteada): Nivel genotípico; C (Espacio entre la línea punteada y la interrumpida): Nivel de anatomía y fisiología celular; A-F: (Doble línea interrumpida) Nivel anatómico- fisiológico; EN y EX: Estímulos Endógenos y Exógenos respectivamente; SO: nivel donde opera la Selección Orgánica; AG: nivel donde opera la Asimilación Genética de Wadington; MW, INW, y WRW son la *Merkwelt*, *Innenwelt*, *Wirkwelt* respectivamente. Las flechas indican la dirección del flujo de información, las líneas punteadas representan las retroalimentaciones positivas o negativas debido a las modificaciones sobre los entornos a lo largo de tiempo.

En este escenario, el aprendizaje tiene lugar en la interface entre el entorno y el organismo -el nivel anatómico-fisiológico A-F-, a todo lo largo del ciclo de vida como resultado de un proceso de transformación recíproca. El aprendizaje emerge cuando en la relación organismo-entorno irrumpen nuevos elementos que provocan una ruptura de la homeostasis (estrés). El animal ante la nueva situación está bajo la influencia del estímulo, y en consecuencia reacciona, explora, decide, acopla y modifica estructuralmente su *Umwelt*, dando lugar a un registro estructural de información que al retroalimentarse genera una nueva conducta. Por ejemplo, un pollo recién nacido picotea con poca precisión más o menos al azar, pero bajo la influencia del aprendizaje lo hace con mucha mayor precisión. El aprendizaje es fundamental en los periodos neonatales y juveniles, puesto que se requiere de ciertas habilidades exploratorias para el crecimiento y subsistencia del individuo. En un caso más general, los vertebrados jóvenes aprenden de los estímulos precedentes y de las consecuencias de sus acciones a evitar comidas nocivas y detectar las palatables, hecho de vital importancia para la utilización de fuentes locales de alimento y/o para la exploración de nuevos hábitats (Lickliter & Schnieder 2006). Básicamente, el organismo o sujeto al iniciar una acción modifica su entorno, proyectándose por medio de acciones novedosas, las cuales al ser retroalimentadas se perciben como un nuevo tipo de señales que deben ser interpretadas (Salthe 2001).

Hasta aquí hemos explicado el aprendizaje como el mecanismo que introduce nuevos elementos a la ontogenia del organismo, es decir, el mecanismo generador de nuevas conductas. El aprendizaje como etapa adicional al desarrollo (véase Lehrman 1953) brinda una base para generar comportamientos novedosos, modificando significativamente las interacciones entre los organismos y el entorno durante el tiempo de vida individual, las cuales se reconstruyen de generación en generación dentro del Nicho Ontogenético¹⁷ del individuo. Existe también una relación directa entre el estrés y el surgimiento de conductas repetitivas en animales silvestres sometidos a condiciones de encierro prolongado. No obstante, dependiendo de la intensidad del estrés y la etapa del desarrollo del organismo en la cual se ejerce esta influencia, se induce la emergencia de conductas nunca antes realizadas o la reiteración de otras ya presentes, abriendo el camino para que estas y otras novedades fenotípicas potencien o generen un cambio evolutivo. Lickliter y Schneider (2006) pusieron en evidencia la influencia del estrés como fuente de innovación en el comportamiento de un organismo a partir de experimentos donde se variaban la intensidad y diversidad de las experiencias en las etapas tempranas del desarrollo del organismo (i.e. sociales, físicas, crianza). Los animales que recibieron una mayor estimulación en estas etapas respondían mejor a condiciones variables en su vida posterior, mostrando niveles más altos de comportamientos exploratorios conducentes a la búsqueda de novedades, y con mayor probabilidad migraban a nuevos hábitats con nuevas demandas funcionales. A lo largo del proceso de aprendizaje el organismo cambia estableciendo una imagen de su ambiente natural, a la vez que el medio ambiente cambia aunque a tasas más lentas que los organismos (Lorenz 1976).

En un experimento se criaron en oscuridad durante 800 generaciones un grupo de *Drosophila sp.* Los resultados reportaron que los individuos sometidos a este tratamiento mostraron diferentes tipos de cambios en su comportamiento (fototaxia, emergencia de ritmos circadianos, olfacción) y en su morfología (estructura de los ojos compuestos, longitud de los pelos cefálicos) con respecto al grupo control; resaltando la compleja relación entre cambios morfológicos y comportamentales, lo cual sugiere una importante pero pobremente entendida vía de cambio evolutivo (Lickliter & Schnieder 2006). El ejemplo anterior se puede explicar recurriendo al concepto de “Norma de Reacción” acuñado por Lewontin (Andrade 2000). En este caso el genotipo define un conjunto

17 Según Wast y King (1987) en Lickliter y Schnieder (2006): el nicho ontogenético esta conformado por un conjunto de circunstancias ecológicas y sociales heredadas por los miembros de una especie. Son características derivadas de la estimulación y experiencia que tiene lugar en la interacción del organismo en desarrollo con su medio circundante a lo largo de la ontogenia, (ecología del desarrollo).

de fenotipos posibles algunos de los cuales se manifiestan dependiendo de la interacción con el medio ambiente a todo lo largo de su desarrollo. Las variaciones impredecibles del entorno social y no social del animal pueden favorecer la flexibilidad en el desarrollo del comportamiento. Este ejemplo arroja claves para entender que los animales poseen una inclinación o impulso interno a responder ante una diversidad de estímulos externos. La respuesta a estos estímulos que les permite establecer un determinado tipo de relaciones yace en mecanismos y dinámicas preexistentes en el organismo. Los cambios en las pautas de conducta y estructura anatómica de *Drosophila sp.*, se correlacionan con tipos de estimulación diferencial a grupos de individuos en sus fases tempranas, lo cual muestra que en los animales hay una tendencia a responder a los estímulos externos, dadas por motivaciones internas y estructuras establecidas susceptibles de modificación.

No obstante la existencia de mecanismos determinados de aprendizaje no garantiza en sí misma la evolución de dichos mecanismos. En este punto Maier (2001) propone la existencia de preadaptaciones, las cuales constituyen una base sobre la cual se pueden construir estos mecanismos. Esta base ha evolucionado en asociación a funciones establecidas y actúa como punto de partida para la exploración de nuevas funciones. Un ejemplo de preadaptación estructural sería la posesión de un sistema nervioso, ya que el aprendizaje requiere de la sinapsis (los organismos unicelulares no poseen capacidad de aprendizaje). Un ejemplo de preadaptaciones conductuales serían las pautas de comportamiento bien establecidas que predisponen a los animales a aprender ciertos tipos de respuestas ante determinados estímulos. Aquí postulamos la preexistencia de alguna capacidad innata al organismo, que le permite “canalizar” o “centralizar” la información existente en su entorno para mantenerse como individuo funcional. Maier sostiene que la selección natural ha favorecido el aprendizaje de ciertas conductas que aumentan la eficacia biológica y reduce la probabilidad de que aprendan conductas no adaptativas. A nuestro entender este fenómeno es más bien una prueba de que el organismo ha fijado una información determinada a nivel epigenético, la cual brinda soporte o robustez para su acople funcional al entorno y del entorno a él. Esta adaptabilidad conductual funciona como una base modificable, de modo que dependiendo del grado de estabilidad del sistema, la nueva modificación puede fijarse y pasar a la generación subsiguiente. De esta manera se favorece la plasticidad (estabilidad-flexibilidad) que subyace a la innovación evolutiva.

Finalmente, lo que el organismo ha venido manifestando se mantiene y el aprendizaje adiciona nuevos ajustes estructurales seguidos de las correspondientes acciones que le permiten subsistir en las nuevas circunstancias.

El aprendizaje emerge en la ruptura de la homeostasis que afecta la estabilidad de los organismos y conlleva una dispersión en sus conductas, pero a medida que el organismo madura se estabiliza la relación con el aprendizaje, evolucionando hacia la canalización de esta información. Al integrarse con la información preexistente internamente responsable de mecanismos innatos, se genera un nuevo complejo funcional donde se configura el marco apropiado para generar comportamientos novedosos. Estas condiciones se presentan cuando el entorno se estabiliza, y si la estimulación es permanente, puede dar inicio a cambios anatómico-fisiológicos que en caso de ser seleccionado favorablemente pueden ser transmitidos inicialmente por medio de los sistemas de herencia epigenética (Jablonka 2001) y posteriormente en caso de fijación por asimilación y acomodación genética.

Por otra parte el modelo intenta mostrar como los comportamientos instintivos y los mecanismos de aprendizaje, surgieron en los ancestros como etapas adicionales a la ontogenia de los individuos. Los mecanismos de aprendizaje están conformados por bucles continuos de retroalimentación que aparecen desde las etapas prenatales hasta momentos antes de la muerte del animal. Son ciclos autorreferentes, como los ciclos funcionales de Uexküll que mantienen la unidad funcional organismo-entorno mediante una comunicación o flujo informativo permanente, donde operan la Selección Orgánica de Baldwin, los sistemas de herencia epigenética, la Asimilación Genética de Waddington y la acomodación genética de West-Eberhardt (figura 5).

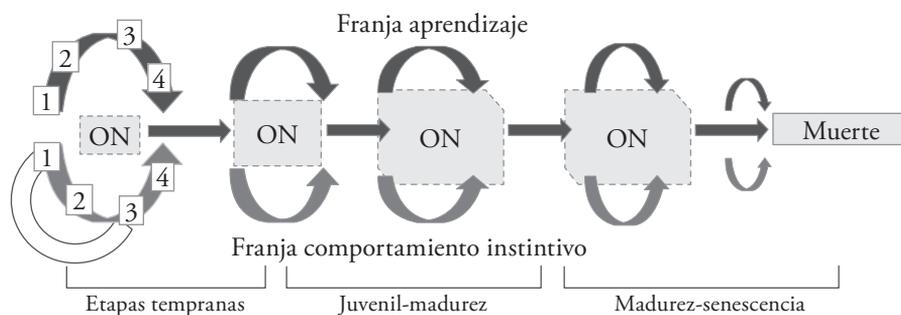


Figura 5. El Modelo gráfico muestra como los comportamientos innatos y los mecanismos de aprendizaje -representados por las flechas curvas grises y negras respectivamente- fueron emergiendo evolutivamente como etapas adicionales a la ontogenia de los organismos, contribuyendo a configurar las diversas etapas de la ontogenia del individuo según Salthe (1993) — (ON) —temprana- juvenil-madurez-senescencia-. Los números en las flechas grises y negras representan las fases por las cuales pasa la reacción del organismo, sea en la manifestación de una conducta instintiva o en el aprendizaje de un comportamiento, a lo largo del proceso de desarrollo.

Franja del Aprendizaje, flechas curvas negras: **1. Inicio:** primer contacto del organismo con la situación nueva en el entorno y su primera reacción, actúa principalmente SO, generación de la *Umwelt* y su internalización en la *Innenwelt*. **2. Crecimiento:** persiste la reacción, familiarizándose más con la nueva situación, actuando principalmente la SO o decisión del animal (mayor participación del mundo interno o *Innenwelt*) y consiguiente modificación o primera especificación de la *Umwelt*, mediante retroalimentación dada de las acciones realizadas (*Wirkwelt*) y lo captado por los órganos sensoriales (*Merkwelt*). **3. Madurez:** se ha establecido una interacción más constante con la situación dicha en el entorno, generando canalización de la información en la *Innenwelt* y modificando por segunda vez (mayor especificación) la *Umwelt* por medio de las acciones (*Wirwelt*). **4. Fijación:** ya hay una canalización profunda, indicando que se ha consolidado el conocimiento incorporado con la situación dada en el entorno. La información así almacenada, puede ser utilizada para afrontar de nuevo la misma situación u otra nueva; en el caso que la misma situación se repita con cierta constancia, puede promover la AG de la misma en la *Innenwelt*, la cual puede ser heredada a las generaciones subsiguientes.

Franja del comportamiento Innato, flechas curvas grises: El arco punteado representa todas las conductas aprendidas por los ancestros del organismo, que se han fijado por AG para constituirse en la base de los comportamientos innatos que desarrollará. **1. Inicio:** las primeras reacciones, a partir de las detecciones de la *Merkwelt*, la utilización de la información heredada y mantenida en la *Innenwelt* y las acciones de la *Wirkwelt*, empieza a manifestarse una conducta poco refinada. La SO modifica la *Umwelt*. **2. Crecimiento:** actúa la decisión del animal sobre la conducta en función de la información que recibe de su ambiente mediante la *Merkwelt*. Modificación primera del sistema *Umwelt- Merkwelt- Wirkwelt*, y refinamiento de la conducta. **3. Madurez:** mediante la interacción constante con la situación dada, los organismos captan y acumulan mayor información de la que ya estaba fijada en la *Innenwelt*. Se canalizan los comportamientos basados en experiencias pasadas, generando un mayor refinamiento de la conducta y una segunda modificación del *Umwelt- Merkwelt- Wirkwelt*. **4. Fijación:** se alcanza una alta congruencia entre lo que ya estaba fijado y lo experimentado por el animal, de modo que la conducta se expresa de modo mucho más refinado, evidenciándose un mayor conocimiento y manejo de la situación de modo que la información puede ser utilizada para afrontar de nuevo la misma situación u eventualmente otra nueva. En cada una de las etapas del desarrollo del individuo (cuadros ON) hay un refuerzo mutuo entre lo aprendido y lo instintivo, recalcando que a medida que el organismo madura, se va haciendo menos flexible, razón por la

cual los bordes de los cuadros y su interlineado son más cerrados y las flechas curvas más pequeñas. **Las flechas grises claras** que intermedian cada una de las etapas de la ontogenia del organismo representan la transferencia de la información integrada de lo aprendido y lo innato.

En consecuencia proponemos un modelo que tiene en cuenta dos aspectos: 1. Aprendizaje o franja de la experiencia individual y 2. Franja del comportamiento instintivo.

Franja del aprendizaje, la experiencia del individuo. Las nuevas experiencias y el propio aprendizaje transcurren por un proceso de desarrollo. A lo largo de la ontogenia, el individuo adquiere mayor conocimiento de sí mismo y del ambiente que lo rodea, proceso que se repite y refuerza durante toda la vida del animal. Así cada aprendizaje se hace más corto, repitiéndose menos veces a medida que madura el animal; ya que ha acumulado información proveniente de diversas experiencias mediante ajustes somáticos y las puede interconectar para saber como actuar ante otras situaciones novedosas que se le presenten. La selección natural favorece a los organismos que aprenden rápido y de modo más fiel, y por tanto posibilita la fijación de los comportamientos aprendidos dando lugar a comportamientos innatos o instintivos en la descendencia.

Franja del comportamiento instintivo. El comportamiento instintivo también tiene su propio proceso de desarrollo. A medida que transcurren las etapas de la ontogenia individual, el animal adquiere mayor conocimiento de sí mismo y del ambiente que lo rodea, refinando y modificando sus conductas poco a poco. Estas conductas se manifiestan dependiendo del grado de madurez, repitiéndose durante toda la vida del animal. Cada comportamiento innato sigue este proceso, haciéndose más corto y repitiéndose menos veces a medida que madura el individuo; ya que él ha acumulado información sobre el proceso de refinamiento de sus conductas y puede modificarlas por medio de la interconexión entre ellas y lo que ha aprendido, dándole diversos usos. Los comportamientos instintivos ya fijados permiten que por aprendizaje otros nuevos comportamientos puedan eventualmente ser incorporados. En otras palabras aprendizaje e instinto se refuerzan mutuamente.

Las etapas embrionarias y neonatales son importantes para la generación de novedades fenotípicas. Dado que estos periodos se caracterizan por rápidos cambios morfo-fisiológicos y comportamentales, las modificaciones en la experiencia en este periodo configuran un patrón de innovaciones comportamentales; dependiendo de la viabilidad de las condiciones de desarrollo algunas pueden persistir a lo largo de generaciones subsiguientes (Lickliter & Schnieder 2006), enmarcando en consecuencia lo que un animal es capaz de aprender o como ha de manifestar y refinar sus conductas innatas a lo largo de su ontogenia.

6. CONCLUSIÓN

Los organismos siempre están conformando ciclos funcionales, es decir que incorporan información de su entorno conformando de esta manera la *Innenwelt* la cual a medida que se modifica con mayores grados de especificación, guía las acciones sobre el entorno mediante la elección de los comportamientos viables y adecuados (ver figuras 1 y 4). Este ciclo emerge a lo largo de la ontogenia del organismo, de modo que tanto los comportamientos innatos como los procesos de aprendizaje se refieren a una temporalidad donde SO predomina en la frontera entre las fases juvenil y madura, F en la madura, y la AG entre la madura y senescente, durante la cual se fijan las novedades que pueden ser transmitidas a las generaciones subsiguientes (ver figura 5). Las dos primeras aportan a la innovación ontogenética, mientras que la última contribuye a su estabilización y fijación.

La información viene en diferentes formas y la señal codificada puede ser interpretada de múltiples maneras por parte del individuo (Sebeok 1965), para integrarse en la conformación de la propia *Innenmwelt* (Uxkeüll 2001). Las diferentes interpretaciones van tomando forma a medida que la información se reinterpreta, se pone al día y se chequea permanentemente por su viabilidad y funcionalidad, dándole contenido semántico a las señales informativas (Sebeok 1965). Este fenómeno profundiza las vías de desarrollo en el paisaje epigenético del animal mediante la consolidación y estabilización del registro informativo. El flujo informativo a medida que se estabiliza guía el proceso, generando metafóricamente valles cada vez más profundos, como un río que socava lentamente una roca, arrastra material desde otro punto a medida que define su curso, material que a su vez ha sufrido una historia de transformaciones. Con el paso del tiempo, este flujo promueve la formación de amplios valles, punto en el cual su serpenteante movimiento acumula material y lo sedimenta, hasta que llega un momento en que el agua desaparece y deja como remanente todo el material que sedimentó durante su existencia. De manera análoga opera la información de las experiencias de un animal, la profundización de ciertos aspectos de su *Umwelt* dejaría “amplios sedimentos” o información fijada en ese valle en la *Innenwelt*, generándose así un sistema de herencia epigenética (EIS)¹⁸, que configura el escenario para que en las redes génicas se modifiquen los sistemas de prendido y apagado de genes, la coopta-

18 Son todos los sistemas de herencia diferentes a los que dependen de secuencias génicas específicas. Mantienen las características estructurales y funcionales de las líneas celulares, cuando estas ya se han diferenciado en alguna etapa del desarrollo del organismo. En otras palabras mantienen la diferenciación fenotípica de los diversos tipos celulares independientemente de las secuencias génicas registradas en el ADN (Jablónka 2001).

ción de genes existentes para funciones nuevas y eventualmente la inducción de variantes mutacionales que estabilizan el cambio fenotípico y comportamental en curso, abriendo así nuevas posibilidades al futuro evolutivo.

En conclusión podemos afirmar que el comportamiento es una característica fenotípica de los organismos que está sometida a influencias ambientales, ontogenéticas, fisiológicas y genéticas. El aprendizaje visto como modificación de comportamientos iniciales, y este a su vez como sistema abierto receptor de tales influencias, ayudará al organismo a mantener su acople con sus diferentes entornos; procesando la información, integrándola dentro de sí y devolviéndola al medio en un nuevo comportamiento que influirá en el entorno y en él mismo. Como consecuencia de este fenómeno, el organismo asimila parte de esta información y la fija a nivel epigenético y genético, por medio de la Selección Orgánica y la Asimilación Genética, delimitando así el contexto requerido para reeditar su expresión; fenómeno que explica su papel adaptativo. Parte de la información fijada se manifestara en la formación de mecanismos generadores de conductas instintivas que se transmite a las siguientes generaciones.

Por todo lo anterior, el aprendizaje (manifiesto en comportamientos novedosos) y el instinto tipifican propiedades de sistemas complejos procesadores de información, constituyen características propias de los organismos que explican la emergencia y fijación de propiedades en diferentes niveles jerárquicos por medio de procesos de canalización epigenéticos (Andrade 2009). En tanto la decisión interna del organismo da lugar a innovaciones comportamentales, se crean otros comportamientos distintos a lo que ya se venían presentando, dando a esta característica fenotípica un aire creativo que abre posibilidades a futuro en su impredecible curso evolutivo. Con el ánimo de esclarecer este punto, proponemos que la SO hace parte de los comportamientos de un animal, ya que es ella la que define la ejecución o inhibición de la conducta, haciendo parte de los mecanismos de evaluación de las situaciones y/o contextos en los que se encuentra el animal a lo largo de su ontogenia. En consecuencia la SO (como decisión o escogencia de un comportamiento determinado) hace parte constitutiva de la instancia fenotípica en la que tenemos que incluir el comportamiento animal. En este sentido argumentamos que la SO incide sobre todo el conjunto de las diversas instancias fenotípicas que interactúan como agentes que contribuyen a la generación de las novedades evolutivas.

Para finalizar, y como una propuesta de trabajo a futuro, los enfoques que aquí proponemos pueden ayudar a una mejor comprensión de las relaciones entre los organismos y el entorno. Sería interesante estudiar cómo se podría conjugar

esta visión internalista con la teoría propuesta por Lewontin y Odling-Smee, en la cual se destaca el papel de los organismos como agentes constructores del nicho que ocupan al interior de un sistema ecológico (Odling-Smee *et al.* 2003), y como estas modificaciones son heredadas a otras generaciones de organismos, sean o no de la misma especie (Laland *et al.* 2001). El estudio de casos permitiría entender los factores vinculados directa o indirectamente con los contextos en los que la expresión genética tiene lugar.

Es necesario promover estudios integrados desde una perspectiva internalista, en el sentido de entender los organismos como agentes procesadores de la información procedente del entorno en el cual están inmersos y con el cual se encuentran estructural y funcionalmente acoplados. Perspectiva que permite entender el comportamiento de los organismos como agente preferente del cambio evolutivo. Recientemente han surgido propuestas que trabajan este presupuesto resaltando la influencia de las capacidades cognitivas y del aprendizaje de los organismos sobre la ontogenia de los individuos, sobre la elección de pareja, la escogencia de los hábitats que pueden ser ocupados y de las estrategias de sobrevivencia. Elecciones que pueden modificarse haciendo más específicas y refinadas de una generación a otra en ambientes estables, y en ambientes cambiantes inducir la aparición de nuevas elecciones y modos de optar por comportamientos diferentes. Recomendamos la lectura del libro editado por Ulrika Candolin y Bob Wong "*Behavioural Responses to a Changing World*", en el cual diversos autores analizan bajo la luz de la evidencia empírica existente y de las perspectivas de la Ecología comportamental, la influencia recíproca de un mundo antropizado en cambio rápido y la flexibilidad y estabilidad de las respuestas comportamentales de los organismos cuya permanencia a lo largo del tiempo se ha visto afectada. Finalmente, sería interesante examinar el alcance de este tipo de propuestas en planes de conservación, manejo y rehabilitación de fauna, por ejemplo, con el interés de abordar otros ámbitos en los que se puedan analizar las relaciones orgánicas y proponer estrategias más integrativas.

TRABAJOS CITADOS

Alcock, J. *Animal Behavior, an Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, INC. Massachusetts, Unites States, 2001.

Andrade, E. "La Relación "Genotipo- Fenotipo" y su Posible Extrapolación al Estudio del Comportamiento y la Cultura Humana". *Ludus vitalis*. 14.8 (2000): 189- 202.

- _____. *La ontogenia del pensamiento evolutivo. Hacia una interpretación semiótica*. Universidad Nacional de Colombia., 2009.
- Baldwin, M. J. "A New Factor in Evolution". *American Naturalist*. 30 (1896): 441- 451, 536- 553.
- Barnard, C. J. *Animal Behaviour: Mechanism, Development, Function and Evolution*. Pearson Prentice Hall. United Kingdom, 2004.
- Candolin, U. & Wong, B. Eds. *Behavioural Responses to a Changing World: Mechanism and Consequences*. Oxford University Press, London, 2012.
- Darwin, C. "Inherited Instinct". *Nature*. 13.7. (1873a): 281.
- _____. "Origin of certain Instincts". *Nature*. 3.7. (1873b): 417- 418.
- De la O-Rodríguez, C.; Montoya, B. "Biología del comportamiento animal: la etología como un puente en el estudio del comportamiento". *Darwin y las ciencias del comportamiento*. Germán Gutiérrez y Mauricio R. Papini (eds.). Universidad Nacional de Colombia. Colombia, 2011.
- Foladori, G. "El Comportamiento Humano con su Ambiente a la Luz de las Teorías Biológicas de la Evolución". *Ludus vitalis*. 14. 8, (2000): 165- 187.
- Gotlieb, G. *A Developmental Psychobiological Systems View: Early Formulations and Current Status. Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Susan Oyama, Paul E. Griffiths and Gray D. Russell, 2001.
- Jablonka, E. *The systems of inheritance. Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Susan Oyama, Paul E. Griffiths and Gray D. Russell, (eds.) The MIT Press, Massachusetts, 2001.
- Japyassú, H. "Comportamento animal: entre o sujeito e o objeto". *Revista de Etologia* 1.1. (1999): 47-64.
- Johnston, T. *Toward a Systems View of Development: an Appraisal of Lehrman's Critique of Lorenz. Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Susan Oyama, Paul E. Griffiths and Gray D. Russell (eds.) The MIT Press, Massachusetts, 2001.
- Laland, K. N.; Odling-Smee, F. J., and Feldman, M. W. *Niche Construction, Ecological Inheritance, and Cycles of Contingency in Evolution. Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Susan Oyama, Paul E. Griffiths and Gray D. Russell, (eds.) The MIT Press, Massachusetts, 2001.
- Lehner, P. *Handbook of Ethological Methods*. Cambridge University Press. United Kingdom, 1996.
- Lehrman, D. S. "A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior". *The Quarterly Review of Biology* 28.4. (1953): 337-363.

- Lickliter, R., & Schnieder, S. "The Role of Development in Evolutionary Change: a View from Comparative Psychology". *International Journal of Comparative Psychology*, 19, (2006): 151-169.
- Lorenz, K. "Las Bases Innatas del Aprendizaje". *Biología del Aprendizaje*. Paidós. Buenos Aires, 1976.
- Maier, R. *Comportamiento Animal, un Enfoque Evolutivo y Ecológico*. McGraw Hill. España, 2001.
- Mameli, M., & Bateson, P. "An evaluation of the concept of innateness". *Philosophical Transactions of The Royal Society B*. 366. (2011): 436-443.
- Morgan, C. Ll. *Instinct and experience*. Methuen & Co, LTD. London, 1913.
- Odling-Smee, F. J.; Laland, K. N., and Feldman, M. W. *Niche Construction: The Neglected process in evolution*. Princeton. Princeton University Press, 2003.
- Ord, T. J., Martins, E. P., Thakur, S. Mane, K. K., & Börner, K. "Trends in animal behaviour research (1968–2002): ethoinformatics and the mining of library databases". *Animal Behaviour*. 69.6. (2005): 1399–1413.
- Patten, B. C. "Jakob von Uexküll and Theory of Enviros". *Semiótica*. 134.423, (2001): 443.
- Salthe, S. *Development and Evolution. Complexity and Change in Biology. A Bradford Book*. The MIT Press. Cambridge, MA, 1993.
- Salthe, S. N. "Theoretical Biology as an Anticipatori Text: The Relevance of Uexküll to Current Issues in Evolutionary Systems". *Semiótica*. 134. (2001): 359- 380.
- Sebeok, T. "Animal Communication". *Science*. 147. (1965): 1006- 1014.
- Tinbergen, N. *Estudio del Instinto*. Siglo Veintiuno Editores. México, 1969.
- Uexküll, J. V. "An Introduction on Umwelt". *Semiótica*. 134. (2001): 1007.
- From J. *Von Uexküll. Niegeschaute Welten*. Berlin, 1936.
- Wagner, C. P. Rupert Riedl and the Re- Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology: Bodi Plans and Evolvability. *Journal of Experimental Zoology*. 302B (2004): 92- 102.
- West-Eberhardt, M.J. "Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity", *Annual Review of Ecological Systems* 20 (1989): 249-278.
- _____. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.