

ZOOSEMIÓTICA PARA PRINCIPIANTES: DEL *UMWELT* DE UEXKÜLL A LAS FRONTERAS ZOOSEMIÓTICAS DEL SIGLO XXI*

ZOOSEMIOTICS FOR BEGINNERS: FROM UEXKÜLL'S *UMWELT* TO THE ZOOSEMIOTIC FRONTIERS OF THE 21ST CENTURY

CAMILO JOSÉ MEDINA RAMÍREZ
Facultad de Ciencias - Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México.
camilo@ciencias.unam.mx



RESUMEN

El propósito de este artículo es introducir al lector al estudio de la zoosemiótica. Para esto, primero se ejemplifica la inconsistencia del pensamiento neodarwiniano al estudiar la comunicación animal. Posteriormente, se muestra un análisis recopilatorio de las principales herramientas conceptuales y autores, que contribuyeron a la formación de la zoosemiótica. Luego se señalan sus principales contribuciones conceptuales al estudio de la evolución: homosemiosis, mimetismo y oxímoron morfológico. Por último, se resumen los métodos y herramientas que se utilizan actualmente para investigar en zoosemiótica, y se señala cuáles son los fenómenos que más recientemente representan un reto para esta disciplina.

Palabras clave: biosemiótica; zoosemiótica; teoría del significado de Uexküll; biohermenéutica; biología cognitiva; órgano semántico; selección semiótica.

ABSTRACT

The purpose of this article is to introduce the reader to the study of zoosemiotics. For this, first we analyze inconsistencies in neo-Darwinian thought regarding animal communication. Subsequently, we review the main conceptual tools and authors, who have contributed to the formation of zoosemiotics. Then its main conceptual contributions to the study of evolution are pointed out: homosemiosis, mimicry, and morphological oxymoron. Finally, we summarize the methods and tools currently used to research zoosemiotics, pointing out which are those phenomena that are currently more challenging for this discipline.

Keywords: biosemiotics; zoosemiotics; Uexküll's theory of meaning; biohermeneutics; cognitive biology; semantic organ; semiotic selection.

1. INTRODUCCIÓN

La evolución del significado biológico es difícil de explicar en términos darwinianos. No es el individuo o sus genes los que sobreviven, sino lo significativo; la supervivencia de lo significativo es la metáfora adecuada para la biosemiótica.

La explicación semiótica en seres vivos radica en que, a medida que los organismos se dirigen a ciertos objetivos durante su vida, los resultados evolutivos de sus acciones se vuelven intencionales. Si es cierto que la evolución puede producir semiosis, también es cierto que la semiosis puede producir evolución (Sharov, Maran & Tønnessen 2016).

El enfoque neodarwiniano describe la comunicación animal como una emisión de señales moldeada por las causas de reproducción o supervivencia. Esto resume el dogma de la teoría de la síntesis moderna (MS): el determinismo mecanicista. Todo atributo de los seres vivos, incluida la comunicación, surge de un proceso mecánico que comienza con una variación aleatoria de expresiones, y termina con la selección de las expresiones más aptas. Esto se da por los costos-beneficios de la forma de comunicación particular de cada ser vivo (Simonton 1999).

Aunque esta teoría puede explicar cambios cuantitativos en características ya existentes, no puede describir la aparición de nuevos órganos o vías de señalización. Cuestionar los axiomas fundamentales de la MS. hará que todo el sistema caiga como un castillo de naipes (Sharov et ál. 2016).

Kull, Emmeche & Favareau (2008) puntualizaron que la biología no debía centrarse en la evolución de la comunicación, sino en lo que la evolución comunica (biohermenéutica). A pesar del poder explicativo que han ganado la zoosemiótica y la biosemiótica a finales del siglo xx, estas aún no han encontrado su lugar en la biología (Kull 1999).

La comunicación animal ha sido relegada a estudios que mitifican su complejidad, cualquier afirmación sobre ella es inexacta por antropomórfica o porque los costos-beneficio de la comunicación no son obvios. Este punto se ejemplifica utilizando la visión en insectos. Particularmente, la visión de las moscas es similar a la de los humanos, debido a que su cerebro forma imágenes entrelazando una serie de instantáneas; sin embargo, esta se realiza con una tasa de captura más rápida, permitiéndoles percibir fluctuaciones de movimiento más pequeñas.

Por otro lado, ciertos investigadores notaron, al observar las alas de *Drosophila melanogaster* (mosca de la fruta común), que reflejaban tonos violetas sobre fondo negro, mientras que otros individuos de la misma especie pueden reflejar colores diferentes. Las hembras se aparean, preferentemente, con machos que reflejan brillos magenta, en lugar de amarillos o azules. Los colores reflejados varían según el grosor del ala, y se considera que el brillo indica qué tan bien les permite controlar el vuelo el grosor de las alas. Se ha señalado que este tipo de ornamentos es útil a las hembras como un indicador de la calidad potencial de su pareja (Katayama et ál. 2014).

La lógica de la MS aparece cuando se asocia un fenómeno (la coloración de las alas en moscas) con una causa próxima (el grosor del tejido de las alas para mantener el equilibrio durante el vuelo), y con una causa final (calidad de pareja); en este ejemplo, se señala implícitamente el escape de depredadores y la elección de parejas óptimas para transmitir esta destreza de vuelo a su descendencia (Mayr 1974).

Esta descripción de un proceso de investigación muestra cómo se asocian explicaciones evolutivas a ciertos fenómenos morfológico-comunicativos, pero parte

de muchos supuestos: Desde la observación del fenómeno, el investigador supone y se apoya en la tasa de captura más rápida de las moscas para argumentar que durante su vuelo, los tonos de las alas influyen en la elección de pareja, asumiendo que los conespecíficos de esa especie perciben los colores de las alas como lo harían los humanos (Kemp & Rutowski 2007).

La percepción humana de la comunicación de otras especies es sesgada. Es fácil para nosotros distinguir entre los colores rojo orquídea y el de las campanillas, indistinguibles para las abejas. Los humanos percibimos la comunicación interespecífica de otros seres vivos, pero somos incapaces de entender como otros perciben el mundo y por lo tanto sus motivaciones (Kleisner & Maran 2014).

Aunque se hubiera supuesto que las moscas perciben de forma diferente a nosotros, muchas características de la comunicación animal, incluso en humanos, se considera que se descubren únicamente diseccionando los sistemas sensoriales de la especie estudiada; pero hasta mediados del siglo se desconocía cuán variadas eran las formas de percepción entre los distintos seres vivos.

La percepción sensorial no se limita al conocimiento mental, sino que también incluye el conocimiento corporal que ocurre incluso en animales sin cerebro. Desde la época de Goethe y Hering, hemos sabido que los colores obedecen a sus propias leyes, que difieren de las leyes físicas de las ondas de luz. Los colores son las energías específicas de las células corticales cerebrales que son influenciadas por el ojo. El ojo clasifica las ondas de luz y, posteriormente, las transforma en impulsos nerviosos transmitiéndolas a la corteza cerebral. Los órganos de los sentidos (visuales, auditivos, olfativos, palativos y piel) están contruidos de acuerdo con los principios de una caja de cerillas. Los fósforos reaccionan solo a determinadas influencias externas. Asimismo, los estímulos también excitan selectivamente los órganos de los sentidos, para producir impulsos nerviosos que luego se transmiten al cerebro; el organismo toma la forma de un timbre viviente cuyas campanas individuales son las células que hacen sonar las diversas cualidades de su ego. Estos eventos mecánicos están de acuerdo con la ley de causalidad. La parte mecánica de los órganos de los sentidos en los animales está contruida de manera análoga; por lo tanto, pueden considerarse órganos receptores. Pero, ¿qué pasa con el límite interior de los órganos

de los sentidos? Los mecanicistas afirman que los órganos receptores de los animales no poseen un límite interno, sino que sirven exclusivamente para recopilar varios tipos de estímulos externos y enviarlos a las partes correspondientes del cerebro. Todos los signos sensoriales cualitativamente diferentes son clasificados como “signos perceptivos”, que luego se proyectan sobre objetos externos como señales perceptivas; el límite exterior sirve como un canal para los efectos del mundo exterior. Únicamente los efectos que tienen significado para el sujeto animal se transforman en impulsos nerviosos. A su vez, los impulsos nerviosos evocan los signos perceptivos en el límite interno del cerebro. De esta manera, el límite externo también afecta al límite interno y determina el número de signos visuales, auditivos, olfativos, táctiles y gustativos que pueden aparecer en los círculos perceptivos del sujeto animal. De esta manera se construye la estructura de los *Umwelt* (mundo circundante¹), porque cada sujeto es capaz de transformar los signos perceptivos disponibles en claves perceptuales en su *Umwelt*. Por lo tanto, no es la conformación activa de la forma la que está influenciada por el significado, sino que todo el programa para la conformación de la forma depende del programa de significado (Uexküll 1982 44-49).

La biosemiótica estudia los procesos de evolución del uso de signos, y la zoosemiótica la evolución de los signos en el reino animal. En comparación con la biología darwiniana, la biosemiótica, al darle un peso importante a la interpretación biológica, es la aproximación ideal para estudiar la comunicación en seres vivos. La zoosemiótica,² por su parte, es la rama de la biosemiótica que estudia cómo un rasgo físico o conductual animal llega a funcionar como signo para otros animales; es decir, es el estudio de formas animales de significado. Esta disciplina está íntimamente

¹ Para términos de este artículo consideramos *Umwelt* (mundo circundante, plural: *Umwelten*) como una categoría sociobiológica que comprende subjetivamente el entorno de un individuo animal, dadas las necesidades y órganos sensoriales simples o complejos de cada especie. (Uexküll 1982; Kull 2019; Han 2021).

² Se comprende la semiosis en zoosemiótica como un proceso por el cual la acción de un animal u objeto inanimado deviene en un significado para otro animal (Barbieri 2008; Delahaye 2019; Higuera 2019).

relacionada con los campos de la etología y la comunicación animal, y fue consolidada por el lingüista Thomas Sebeok, que se basó en las teorías de los biólogos Jakob von Uexküll y Adolf Portmann (Baer 1987; Kull 2014c).

2. VIDA AL SIGUIENTE NIVEL: UEXKÜLL

Los trabajos de Jakob von Uexküll describen el *Umwelt* del que son partícipes las criaturas vivas. Esto es, las relaciones entre todos los seres vivos mediado por expresiones corporales externas, haciendo énfasis en la significación (Castro 2009).

Todo lo que entra en un *Umwelt* es remodelado hasta convertirse en un portador de significado útil, de lo contrario es descartado. Los objetos o estructuras portadores de significado son diferentes en los diversos *Umwelten*, aunque siguen siendo idénticos en su forma. Debido a que todo comportamiento comienza creando una señal perceptiva y termina imprimiendo una señal efectiva en el mismo portador de significado, se habla de un círculo funcional que conecta al portador de significado con el sujeto. Debido a su integración en un círculo funcional, todo portador de significado se convierte en un complemento del sujeto animal (Uexküll 1982 33-36).

Los diferentes *Umwelten* están mediados por los círculos funcionales, donde los organismos obtienen posiciones e identidades de otros individuos a través de sus actividades perceptivas.

Uexküll citando a Jules Fabre, el emérito biólogo de insectos francés, señaló el problema de que el comportamiento no se puede explicar completamente por herencia, por el estudio de su sistema nervioso, u obtenida por ensayo y error. El significado debe haber sido transferido del arquetipo del sujeto al objeto (p. ej.: del depredador a la presa y viceversa). Los arquetipos están vinculados por un plan de significado integral. Existe un programa original tanto para el sujeto (p. ej.: mosca) como para el objeto (p. ej.: tela de araña; objeto de amenaza). El programa original (arquetipo) de la mosca, influye de tal manera en el arquetipo de la araña, que la mosca puede llamarse “similar a una mosca” (*fliegenhaff*); esto ocurre a través de su relación significativa entre ambos (Uexküll 1982 33-44).

Cada significado que tiene un sujeto animal para un objeto (inanimado, parte del cuerpo de otro organismo o de su propio cuerpo), puede influir potencialmente en el sujeto para modificar su estructura corporal. Por ejemplo, la seda que producen las arañas puede que sirviera en un principio para cubrir sus huevos y así brindarles protección, pero la relación entre el sujeto (araña)-objeto (fuente de alimento o presa) pudo haber influido para desarrollar un nuevo significado, y se empezara a utilizar esta secreción corporal para la depredación. Según Uexküll (1982 41-43), es suficiente trazar la articulación entre los usuarios de significado específicos y los portadores de significado específicos, para obtener una idea de la red de los *Umwelt* (*Umweltgewebe*). Cada *Umwelt* forma una unidad que abarca un espacio amplio o estrecho de resolución, determinado por los órganos de los sentidos del animal y de sus capacidades de resolución; a su vez, esto determina el número de localidades (*Orte*) en las que puede desenvolverse un organismo; formando así el escenario en el que el animal desempeñara sus roles de vida (*Lebensbühne*) (Uexküll 1982 41-43).

El esfuerzo realizado por el sujeto para reconocer correctamente los objetos del entorno lo obliga a realizar una identificación de los objetos o señales con las que se tiene una relación más estrecha. La lógica de la ms parte de la falsa suposición de que un animal puede entrar en relación con objetos neutrales en su entorno; ningún animal entra nunca en relación con objetos neutrales. Todo lo que entra en un *Umwelt* es alterado y remodelado hasta convertirse en un portador de significado útil; de lo contrario es descartado. Los contenidos de los portadores de significado son diferentes en los diversos *Umwelt*, aunque sigan siendo idénticos estructuralmente. Cada comportamiento, estructura animal u objeto comienza creando una señal, que termina imprimiéndose en el mismo portador de significado, esto conecta el portador de significado con el sujeto (Uexküll 1982 427-428).

La imagen del animal o los rasgos distintivos que son buscados entre la multitud de percepciones, fue llamada imagen de búsqueda (*Suchbild*, representamen) por Uexküll, según Maran (2017 51). Los seres vivos comprenden los signos de su *Umwelt* y se comportan en consecuencia.

Para comprender cómo funciona el *Umwelt*, imaginemos una piedra que se encuentra en medio de un río cubierta a la mitad por el agua. Este objeto se percibe

de manera diferente en varios *Umwelten*. Un animal (incluido un humano) ve un obstáculo que saltar si su propósito es llegar al otro lado sin importar su motivación: alimento, apareamiento, escapar de un depredador, etc.; una salamandra u otro animal acuático encuentra en esta un lugar donde depositar sus huevos; alguna larva acuática de una especie de insecto halla refugio de la fuerte corriente, por la velocidad disminuida que genera la roca; un ave puede verla como un objeto donde estrellar a su presa, al dejarla caer desde lo alto; alguna rana o mamífero del bosque encuentra un lugar donde realizar sus exhibiciones de apareamiento, ya sean estas sonoras, visuales o químicas; un líquen u hongo encuentran en ese espacio la totalidad de su universo, etc. La roca no tiene voz ni voto en cómo estará presente en aquellos *Umwelten*, es pasiva en relación con ellos. Siguiendo esta idea, los organismos que encarnan la imagen de búsqueda son asociados con un significado en la mente de los observadores (interpretante) (Uexküll 1982 49-52).

Uexküll señala que:

a través de este ejemplo, podemos entender por qué los escolásticos dividieron las propiedades de los objetos en *essentia* y *accidentia*. Al hacerlo, solo tenían en mente los portadores de significado; debido a que las propiedades de los objetos neutrales no son portadores de significado, no pueden ordenarse por rango de importancia. Solo el lazo más estrecho o más flojo entre el portador de significado y el sujeto hace posible la separación de las propiedades en claves (esencial = *essentia*) y subsidiarias (inesencial = *accidentia*) (Uexküll 1982 4).

En este marco, un individuo debe considerarse un conjunto en el que se entrelazan varios signos y significados debido a la potencial presencia de más de un observador, dependiendo de las relaciones comunicativas que se establezcan.

3. VENTANAS EN EL MUNDO: PORTMANN

Después de dar una breve explicación sobre cómo funciona el *Umwelt* en general para los seres vivos, la pregunta se transforma en cómo se delimita la rama conocida como zoosemiótica y cómo ocurre el *Umwelt* en animales. En el reino animal, la mayor parte del cuerpo de un portador de significado sirve como una estructura de conexión objetiva indiferenciada (*Gegengefüge*) (Uexküll 1982 26-33).

Este análisis de la morfología biológica como portadora de significado puede resultar un poco extraña, ya que en la actualidad la morfología es una disciplina descriptiva que se considera anticuada frente a los análisis moleculares, que le atribuyen a los genes una función causal, por lo que la morfología tiene el rol solamente de corroborar estos análisis genéticos; supervivencia y reproducción son las únicas y últimas causas de todas las estructuras orgánicas. Sin embargo, estas causas no explican realmente la evolución de la forma orgánica; solo revelan la lógica de las interacciones entre componentes de diferentes niveles de organización, dejando sin una respuesta satisfactoria a la pregunta ¿es posible comprender las transformaciones de constituyentes en diferentes niveles: inferiores (genéticos) a superiores (ambientales)? El problema con la genética al explicar la morfología proviene de las relaciones incongruentes entre varios niveles de organización biológica: 1) genes homólogos involucrados en la formación de estructuras no homólogas, y 2) genes no homólogos que producen morfologías homólogas.

La definición de genes homólogos se refiere a cuando dos o más genes, en su secuencia de ADN, derivan de un origen común y pueden o no tener la misma función. En oposición, la definición de genes análogos se refiere a cuando dos o más genes tienen la misma función, pero no comparten el mismo origen. Dicho esto, se considera que los genes homólogos son producto de una evolución divergente, mientras que los genes análogos emergen de una evolución convergente (Wray & Abouheif 1998).

Según Gould (2002), los defensores del seleccionismo génico cometen un error lógico al intentar definir una unidad de selección. No es suficiente que las unidades de selección persistan el tiempo suficiente y se transmitan a la siguiente ge-

neración, como ocurre con los genes. Las unidades de selección deben ser coherentes en cuanto a sus interacciones directas con el entorno.

Actualmente, la morfología encuentra únicamente algún uso en la sistemática, en el estudio del desarrollo o en la evolución de la forma animal, pero no representa un campo de estudio en sí mismo, como al que aspiraba Adolf Portmann al inspirarse en el concepto de *Umwelt* de Uexküll. Portmann explicó la forma orgánica por dos causas, extrínsecas e intrínsecas:³

- Causalidad intrínseca: enfatiza una forma particular, dada por constituyentes internos del organismo.
- Causalidad extrínseca: enfatiza las presiones selectivas (de otros organismos o del ambiente).

La forma (*Gestalt*) trasciende la causalidad funcional y a los constituyentes de los niveles internos. Los aspectos morfológicos no deben abordarse ni desde una perspectiva completamente intrínseca ni extrínseca, sino mediante su potencial morfológico, que supera su necesidad funcional; la forma de los organismos debe estudiarse por sí misma, pues tiene cierta autonomía con respecto a otros factores constituyentes. La evolución de componentes morfológicos es impulsada no solo por su funcionalidad, sino por su capacidad para interactuar con los seres vivos de manera significativa, si es que adquieren relevancia al interactuar con un *Umwelt*. Portmann propuso que las superficies no eran solo barreras de protección, sino un órgano que servía para la presentación de la identidad de un ser vivo. A estas superficies las llamó órganos semánticos (*semes*). Los órganos semánticos son estructuras visibles de exhibición animal, dependen parcialmente de la constitución externa (piel, pelaje, tegumento) e interna (esqueleto, músculos, red nerviosa) del cuerpo; así como de la interpretación de un observador potencial (Portmann & Carter 1990).

³ Los términos *causalidad extrínseca* y *causalidad intrínseca* fueron traducidos de la literatura en inglés: (Kleisner 2008b, Kleisner 2015).

Portmann demostró y basó su defensa del concepto de *semes* en una serie de eventos morfo-sensitivos de la historia evolutiva animal. La morfología orgánica tiende a la pigmentación y simetría óptica, en contraste con la asimetría y pigmentación funcional de los órganos internos. Esta diferencia entre estructuras internas y externas se debe, presumiblemente, al origen de la visión. Es probable que antes de la visión la mayoría de organismos tuvieran superficies semitransparentes; tales apariencias son características de organismos que habitan en entornos oscuros (parásitos, cavernícolas, subterráneos o abisales). Esto no significa que la pigmentación no existiera antes de la aparición de la visión (Kleisner 2008b).

En general, los órganos semánticos son superficies animales originadas por procesos morfogenéticos en diferentes etapas de la vida de su portador, e interpretadas como significativas dentro del *Umwelt* de otro animal. Esta categoría comprende todas las entidades superficialmente perceptibles, sin importar que sean internas o externas.

Portmann, en su convencimiento de que la superficie muestra la experiencia interna del yo a través de la auto representación orgánica (*Selbstdarstellung*), desarrolló una terminología específica para explicar estos fenómenos:

- a. Fenómenos ajenos (*uneigentliche Erscheinungen*), no alcanzan el nivel de auto representación porque son estructuras no perceptibles (generalmente internas). Puede que estén ocultas deliberadamente a los sentidos de otras criaturas y no provoquen sensación en otro individuo. Esto puede hacer pensar en la elección críptica de la lógica neodarwiniana.
- b. Fenómenos propios (*eigentliche Erscheinungen*), alcanzan el nivel de auto representación (superficie) y, potencialmente, pueden estimular los sentidos de otro ser vivo, incluso pueden haber sido seleccionados para estimular sentidos. Al encontrarse expuestos a la percepción de forma no invasiva, sirven para presentar la auto experiencia orgánica del individuo. Esto puede remitir a la explotación y trampa sensorial, como al cortejo mimético de la teoría de la selección social.

A su vez, los fenómenos propios se dividen en tratados y no tratados:

- Fenómenos tratados (adressierte Erscheinungen), funcionan como señales para un receptor particular y participan en las historias de vida del portador: coloración de advertencia, camuflaje, exhibición sexual. Se explican sin problemas dentro de la lógica neodarwiniana de la MS.
- Fenómenos no tratados (unadressierte Erscheinungen), no tienen propósito funcional relacionado con la supervivencia, y no están destinados a despertar la sensación de otro sujeto orgánico; pero representan y caracterizan a los miembros de un linaje evolutivo particular. Estos fenómenos ejemplifican la riqueza morfológica que no puede resolverse por explicaciones causales (pantallas sin dirección que trascienden la idea de “tipo”) (Kleisner 2008b).

Únicamente los fenómenos tratados son superficies animales que tienen un rol funcional (p. ej. comunicar, advertir, etc.). Por el contrario, las pantallas sin dirección o fenómenos no tratados representan aquellas expresiones morfológicas que no están condicionadas por ninguna necesidad funcional, no influyen en el órgano sensorial de un receptor particular, por lo que no existe un propósito adaptativo para el que hayan evolucionado. Uno puede preguntarse ¿cómo podrían haber evolucionado los patrones intrincados de ciertas especies o grupos de seres vivos? o ¿cómo se mantuvieron en la evolución cuando no tienen ninguna función adaptativa? Según Portmann, estos fenómenos no tratados son siempre para distinguir o reconocerse entre grupos de animales, como signos heráldicos, y tienen su origen en las causas internas de un organismo (Kleisner 2008b).

Para puntualizar, se señala que Portmann no rechazó las explicaciones funcionales, sino mostró que el razonamiento basado en funciones es incapaz de responder todas las explicaciones morfológicas. Siguiendo esta línea, solo los fenómenos tratados tienen función; por su parte, los fenómenos no tratados se entienden claramente cuando ignoramos la especie como un todo y consideramos al individuo en particular.

Para Ludwig Wittgenstein no hay algo que sea común a todos los individuos de una misma categoría (en este caso especie), solo hay similitudes generales y de detalle en una complicada red de similitudes superpuestas y entrecruzadas, estas se

caracterizan como semejanzas de familia para ciertos objetos. Kalevi Kull (2019), basándose en la idea de Wittgenstein sobre semejanzas de familia, sostuvo que la noción de especie se basa en una mera categoría más que en el cumplimiento compartido de un criterio común. Para Kull, una especie es una entidad autodefinida e integrada por la capacidad de los organismos para reconocerse entre sí como posibles compañeros de apareamiento (Uexküll 1982 59-52; Wittgenstein 2010 32-33; Sharov et ál. 2016 4).

Sin embargo, la relación entre el dominio tratado y no tratado se entiende a luz de la auto representación. El término "no tratado" significa que estos fenómenos no tienen un destinatario particular, pero no significa que ningún otro ser está allí para percibirlos como significativos (Kleisner 2008b) —más adelante se profundiza en este tema, ver el apartado 5 de este artículo—.

En principio, e independientemente de que sean dirigidos o no, los fenómenos propios presuponen la existencia de un "ojo que ve". Si son significativos en el *Umwelt* de un intérprete particular son órganos semánticos; todo órgano semántico es un fenómeno propio, pero no al revés. El órgano semántico es una entidad semiautónoma porque conecta el potencial genético y de desarrollo de un organismo con su propio *Umwelt*. Estos existen por la interacción de las características físicas constituyentes de todo animal (anatomía, morfología y genética) y la capacidad de abstracción y perceptiva de un observador animal para el que significan algo. El origen evolutivo y el mantenimiento de los órganos semánticos depende; en primer lugar, de la heredabilidad de los precursores genéticos y del desarrollo que subyace a la aparición de una superficie perceptible específica para su portador (facilitando la aparición de patrones de estructura y color); y en segundo lugar, de la composición de las propiedades perceptivas y cognitivas (*Umwelt*) del destinatario (asegurando que dichos patrones son percibidos), por lo tanto, están sujetos a procesos de selección. La selección puede contribuir tanto a la alteración como a la conservación de un órgano semántico, dependiendo del tipo de interacción entre el portador y el destinatario. El papel de la selección se define por el significado dentro del *Umwelt* del intérprete, de esta manera se vuelven estructuras semiautónomas de sus orígenes morfogénicos y de desarrollo (Kleisner 2008b).

Aquí podemos encontrar la idea central del pensamiento de Portmann: La aparición de diferentes expresiones corporales se divide en, aquellas que tienen un rol de señalización, aquellas que no lo tienen, y aquellas que lo han ganado de forma secundaria.

Portmann señaló que la forma biológica debía ser investigada como algo valioso y no como un residuo de la búsqueda de homologías y filogenia del organismo; en este sentido, la expresión de los patrones superficiales animales son resultado del observador que califica dicho rasgo como relevante (Kleisner 2008b).

A modo de cierre respecto a este tema, los casos analizados por Portmann se enfocaron en la vista, pero varias formas, patrones y conductas han evolucionado por la posibilidad de ser percibidos, por lo que pueden extrapolarse a otras formas de percepción (química, acústica, etc.). Algunos ejemplos de órganos semánticos son: el brillo de las alas de las moscas mencionado en la introducción, el rostro humano, prolongaciones de colores llamativos en alas de mariposas o colas de pavorreales, patrones de pelo o escamas, cantos, vibraciones, secreciones químicas, etc. La variabilidad semántica de una población está determinada tanto por la capacidad de los organismos para generar variabilidad morfogenética, como por su sensibilidad a la variabilidad fenotípica expuesta.

4. SEMIOSIS DE LA EVOLUCIÓN: SEBEOK

El término zoosemiótica no existió hasta 1963, cuando Thomas Sebeok introdujo el término en una conversación con Rulon Wells, definiéndola como una disciplina en la que la ciencia de los signos se cruza con la etología; un estudio científico del comportamiento de señalización a través de las especies animales (Sebeok 1968).

Sebeok señaló que la interioridad (*Innerlichkeit*) de Portmann se parece al *Umwelt* de Uexküll. Ambos conceptos representan y tienen como objeto de investigación biológica la autoexperiencia y la autoexpresión del organismo, algo imposible de abordar directamente. El investigador nunca podrá descubrir completamente la interioridad de un animal. Sin embargo, esta interioridad puede abordarse en parte

por el estudio de las expresiones conductuales de los organismos (Sebeok 2012; Maran 2010).

Sebeok pensaba que todos los seres vivos se comunican activamente con sus convivientes en el entorno y que podían mostrar toda la escala de interacciones. Lo que los organismos comunican son señales a través de las cuales entregan su identidad a otros seres vivos, y los demás lo reconocerán en consecuencia en base a su propio y particular *Umwelt* (Sebeok 1990).

Desde la perspectiva del receptor de la señal, se tiene la noción de un signo que fluye entre error y certeza. Esto indica que la conducta dual del receptor de señales es precedida por un proceso cognitivo sofisticado, en el que el signo percibido se compara con una imagen mental preexistente (arquetipo). Esto rompe la teoría de juegos con la que se analiza la comunicación animal, y establece una noción cognitiva compleja animal. Como se mencionó en la introducción, la percepción sensorial incluye cognición y conocimiento corporal sin la necesidad de un cerebro, siendo estas ideas de Uexküll las que se han convertido en los postulados teóricos de la zoosemiótica. Esto permite asegurar que todos los animales son sociables, y que no necesitan tener un sistema neuroreceptor o cerebro para lograr algún objetivo (Hoffmeyer & Emmeche 1991; Ponce 2019).

El principal aporte de Sebeok a la biosemiótica fue otorgar a esta disciplina un rol explicativo de la evolución biológica. Él planteó que los individuos que pertenecen a las especies que participan en alguna relación ecológica, así como el equilibrio entre su apariencia y percepción, fluctúan constantemente. Esto tiene sentido al concebirse que la evolución es semiosis: un proceso de interpretación y reinterpretación continua de signos hereditarios, que se originan en el cuerpo o por expresiones conductuales.

La iconicidad en la naturaleza fue mostrada por Sebeok al analizar fenómenos como marcas olfativas de insectos sociales, en los que la intensidad de la feromona emitida coincide con la cantidad de recursos alimenticios cercanos. La relevancia de un signo animal en los ciclos de retroalimentación del *Umwelt* de un observador puede diferir y cambiar por algún suceso que altere la relevancia de dicho significado, esto genera las posibilidades para que surja una resimbolización, nueva relevancia, o que se deseche un signo en los *Umwelten* de los seres vivientes a lo largo de su

evolución. Cabe aclarar que la consolidación de la zoosemiótica no ocurrió hasta que Sebeok se preguntó ¿cómo una superficie se vuelve un órgano semántico? El problema de la postura uexküll-portmanniana se evidencia al tratar de explicar cómo y por qué se origina y mantiene algún patrón fenotípico-sensorial. ¿El órgano semántico es objeto de selección?, ¿a qué se debe su cambio en el tiempo?, ¿qué ocurre con los fenómenos propios no dirigidos?, ¿qué tiene que ocurrir para que se vuelvan órganos semánticos?, ¿su proceso aplica también a los fenómenos dirigidos?, ¿en qué se diferencia la función de un significado estructural? Preguntar sobre el significado de un fenómeno propio es un intento de responder la pregunta sobre qué significan las estructuras para un destinatario en su *Umwelt*. ¿Al estudiar la apariencia de los organismos también debemos considerar las conductas que realizan con dichas estructuras? (Sebeok 1990).

5. LA DINÁMICA DE LAS FORMAS VIVAS: COOPTACIÓN Y SELECCIÓN SEMIÓTICA

Muchos investigadores sostienen que la comunicación animal carece de la creación de nuevos patrones de signos en diversas circunstancias. En contraste con una consideración del comportamiento animal condicionado, automático o involuntario, los animales se comunican mediante el uso de una variedad de signos que son relativamente arbitrarios y que parecen ser creados voluntariamente (Martinelli 2010).

Para la biosemiótica, los seres vivos no son el resultado pasivo de presiones selectivas del entorno (clima, hambre, enfermedad, depredación, apareamiento, etc.). Por el contrario, los organismos son participantes activos en la semiosis, que al interpretar signos y tomar decisiones cambian la forma de otros organismos y su propia integridad funcional (Kampis 1998).

Esto plantea interrogantes sobre la relación entre biosemiótica y evolución, sobre el lugar que ocupa la visión evolutiva en la biosemiótica. Un problema con la visión uexkülliana es su rigidez y falta de dinámica, lo que la hace inapropiada para describir relaciones ecológicas cambiantes. El círculo funcional (*Funktionskreis*) de

Uexküll no considera cómo el sujeto semiótico está involucrado en la creación de mensajes. El nivel de creación e innovación comunicativa es el más alto. La variabilidad intrínseca (intraorganísmica) está codeterminada tanto por el entorno de los organismos, como por las posibilidades de percepción específica del *Umwelt* de miembros de la misma especie, o representantes de otros taxones que pertenecen al mismo consorcio eco-semiótico, como por ejemplo, todos los organismos que depredan una misma especie (Kull 2010a 2010b).

En los fenómenos dependientes del *Umwelt*, un organismo obtiene pistas y señales de otros, las cuales interpreta para actuar selectivamente en consecuencia. En el caso de interacciones repetidas durante la historia de vida de un solo organismo o por generaciones, tal relación produce una influencia evolutiva dirigida (Kull 1998a).

La zoosemiótica enfatiza el papel de la actividad interpretativa en el cambio del entorno mediante acciones. En otras palabras, la selección semiótica no ocurre en el animal en sí, sino en el organismo observador (como unidad evolutiva), objeto del proceso selectivo (Kull 1998b).

De los órganos semánticos surgen las siguientes preguntas: ¿cuál es el material sobre el que pueden surgir y de dónde provienen?, ¿cuáles son los significados que organizan las relaciones entre animales?, ¿dónde puede aparecer la selección semiótica? La primera pregunta es un problema para la MS; no es fácil mostrar cómo aparece una adaptación, aunque al mismo tiempo, de donde alguna vez surgió algo novedoso definitivamente puede volver a surgir. Con respecto a la segunda pregunta, las relaciones entre animales están organizadas por significados en ciclos funcionales, los círculos funcionales más importantes generalmente son: comida, enemigo, sexo y cooperación (Kleisner 2015).

Los órganos semánticos son entidades semiautónomas y unidades evolutivas hereditarias discretas, que poseen tres fuentes de variabilidad: 1) procesos intrínsecos (ascendentes): efectos del potencial genético, epigenético y de desarrollo; 2) procesos extrínsecos (descendentes): factores ambientales bióticos y abióticos, que afectan a los mecanismos generadores de desarrollo de la variabilidad intrínseca durante la ontogenia; y 3) procesos perceptuales: las fuentes de variabilidad extrínsecas e intrín-

secas (1 y 2) son precursoras únicamente de los órganos semánticos. Los órganos semánticos siempre surgen del acto de percepción (Hockett 1960; Kleisner 2015).

Esto describe una situación en la que algún rasgo, ya sea nuevo o preexistente, que se formó para una función particular o no, es reconocido como significativo por otro organismo. Kull (2015) señala que para entender cómo los órganos semánticos y sus relaciones cambian a través del tiempo, es necesario entender el andamio semiótico.⁴ Si la interpretación estructural de un organismo hacia otro no es estática, sino un fenómeno dinámico que cambia por la participación de seres vivos, surge la pregunta: ¿cómo las etapas anteriores influyen en las etapas posteriores? La respuesta la dan los andamios semióticos, estos se pueden entender como trampolines evolutivos construidos sobre las estructuras directas y anteriormente operativas. Los andamios están conectados con la significación (causalidad final) del fenómeno propio.

La brecha intermedia o la falta de funcionalidad en la forma es una característica de la exaptación; para la zoosemiótica, esto introduce el concepto de cooptación. La exaptación es cuando caracteres evolucionados para ciertos usos, o sin función, son cooptados para su rol actual (Gould & Vrba 1982).

El andamiaje posee una diferencia con la exaptación. Si la propiedad biológica dada obtiene funciones radicalmente nuevas, se considera una exaptación y se relaciona directamente con el equilibrio puntuado. Mientras que el andamiaje es un desarrollo escalonado relacionado con el gradualismo, cuyas etapas anteriores canalizan el surgimiento de las etapas siguientes.

No es evidente la funcionalidad inmediata o el potencial que traerá consigo para ambos tipos de adaptaciones. Un hecho importante que se incluyó luego en la noción de exaptación fue que no importa si el rasgo cooptado fue formado para cumplir alguna función específica o si no tiene ninguna (Maran 2015).

⁴ Se entiende por andamio semiótico, un proceso, que ocurre gradualmente al reinterpretarse el significado de las estructuras corporales o conductas de un grupo de organismos. Comienza antes del nacimiento individual de un organismo y continúa colectivamente tras su muerte (Kull 2015; Tønnessen, Sharov & Maran 2019; Campbell, Olteanu & Kull 2019).

Para comprender el proceso semiótico de la evolución se utilizan los conceptos de cooptación y selección semiótica. El evento de cooptación siempre es seguido de la selección semiótica. Estos procesos mantendrán y modificarán los órganos semánticos y, en consecuencia, la apariencia animal a través del tiempo (evolución, sensu stricto por semiosis).

5.1. COOPTACIÓN SEMIÓTICA

Los requisitos necesarios para que se presente la cooptación semiótica son:

1. Estructuras fenotípicas animales (formas, sonidos, olores, movimientos, etc.).
2. Se basa en complejos de sentido previamente existentes y opera en su marco.
3. Establece relaciones de significado y conexiones entre individuos de la misma y de diferentes especies.
4. Las estructuras de cooptación son objeto de una configuración dirigida más específica y, tienden a tener una variabilidad limitada basada en significados existentes (Kleisner & Markoš 2009).

La cooptación semiótica explica cómo las apariencias, formas y relaciones animales se remodelan a sí mismas: este proceso aprovecha los complejos de significado existentes en la biosemiósfera para fomentar el desarrollo de vínculos semióticos emergentes que traen consigo funciones y nuevos usos de las formas existentes. Si un rasgo morfológico o conductual expresado por un organismo no posee referencia en el *Umwelt* de ciertos perceptores, romperá la imagen tipo de las relaciones ecológicas que se entablan en el entorno (apareamiento, competencia, depredación, etc.). Si el rasgo es asociación con un determinado evento, este resultara relevante adquiriendo un significado en el *Umwelt* de los observadores o del portador del rasgo (Kull 2015; Maran 2015).

Las imperfecciones en la percepción del arquetipo se deben al ancho de la ventana de reconocimiento (capacidades cognitivas) de alguna asociación de rasgos-eventos. La ventana funciona si los organismos identifican una asociación de características que no excede el ancho de dicha ventana: fidelidad sensorial, diferentes características perceptivas entre individuos, o la combinación de estos factores. Este fenómeno, teóricamente se puede describir en todos los niveles de organización biológica por encima del nivel celular (Dalziell & Welbergen 2016).

En contraposición a esta afirmación, la biosemiótica necesita resolver el problema de creatividad organísmica, es decir, explicar la capacidad de los organismos para modificar sus estructuras y desarrollar nuevas con significados novedosos en diferentes *Umwelt* (Pascal 2021). Dicho tema va más allá del trabajo actual y deberá abordarse de una manera interdisciplinaria como la que se sugiere en la sección final de este artículo.

5.2. SELECCIÓN SEMIÓTICA

La *selección semiótica* enfatiza que las acciones de diferentes sujetos semióticos (selectores), producirán presiones selectivas cualitativamente diferentes. El término selección semiótica abarca todos los fenómenos en los que está en juego la interpretación del sujeto.

La selección semiótica opera mediante la percepción, interpretación y retroalimentación, siendo un derivado evolutivo del círculo funcional (*Funktionskreis*) de Uexküll. En la selección semiótica, el sujeto selector del signo (receptor) no tiene influencia directa en el desarrollo de la estructura de otro organismo; solo interpreta y elige entre las formas que se le presentan, por lo que puede que no haya efecto evolutivo sobre este receptor. Si el significado se perpetúa a través del tiempo, esto inicia una presión selectiva que conduce a mejorar el efecto ecológico del órgano semántico (p. ej.: atraer parejas). Las estructuras se emancipan parcialmente de sus fundamentos físicos, “colonizando” la superficie del portador, convirtiéndose en órganos semánticos. También puede interpretarse en términos evolutivos, como una

experiencia evolutiva recopilada por un linaje. Esta no se puede borrar, olvidar o sobrescribir (Kull 1998a 1998b; 2014a 2014b; Kleisner & Saribay 2019).

Los cambios evolutivos, sociales y culturales en animales son el resultado de la reinterpretación continua de signos conservados, así como de los cambios en el proceso interpretativo en sí. Este proceso semiótico resulta en una invención continua de nuevas formas de vida.

La información funcional se define como una red de signos (memoria, mensajes internos y signos externos) que son utilizados por los agentes para preservar y regular funciones. Los organismos conservan la información funcional mediante procesos activos de copia y construcción: se copian los componentes mientras se construyen subagentes de interpretación. La reproducción selectiva de agentes en cualquier nivel ayuda a mejorar las funciones a lo largo del tiempo en diferentes entornos (p. ej.: rasgos que señalan a un individuo de alta calidad como pareja). Si el carácter estudiado no pudiera llegar a la etapa actual sin hacer uso de condiciones de desarrollo o evolutivas directas de etapa anterior es el criterio que caracteriza el andamiaje y lo distingue de la exaptación o cooptación semiótica, por ejemplo, la presencia de ocelos (manchas de color contrastante), necesarias para la formación de una cabeza falsa en varias especies de mariposas como la *Pseudolycaena damo* (Maran & Kleisner 2010).

El razonamiento zoosemiótico que comprende el *Umwelt*, los órganos semánticos, el andamiaje, la cooptación y la selección semiótica, en años recientes ha aportado explicaciones a tres fenómenos que ocurren en el reino animal: la homosemiosis, la mimesis y el denominado oxímoron morfológico.

6. SUPERFICIES VIVAS: TEORÍA DEL SIGNIFICADO DE UEXKÜLL APLICADA

6.1. HOMOSEMIOSIS

Las similitudes superficiales en varios taxones independientes es un fenómeno frecuentemente reportado en toda la biota. Si son estructuralmente similares, puede que lleven un mensaje semántico común para un intérprete.

La zoosemiótica se ocupa de la propagación de relaciones significativas en animales. Refiriéndonos a morfología semántica, el enfoque darwiniano se centra en la imitación estructural; y en la dimensión semiótica, a la comunicativa evolutiva que conduce a propagación y proliferación de semejanzas y similitudes. Cuando concebimos las superficies visibles del organismo como órganos de auto representación, podemos comprender las estructuras homólogas y análogas con una naturaleza no objetiva sino interpretativa (Ghiselin 2005).

En zoosemiótica, no importa si algunos órganos son idénticos en términos de linaje o función (homólogos o análogos), pero es importante que sean considerados idénticos para el organismo receptor que se investiga. De este razonamiento surgen tres conceptos comparativos con significados distintos, entre ellos, el término utilizado en la zoosemiótica, la homosemiosis. Estos conceptos son:

1. Analogía: correspondencia de diferentes órganos que tienen la misma función o son superficialmente similares.
2. Homología: correspondencia (similitud) de órganos que se heredan en el presente, del ancestro común más reciente.
3. Homosemiosis (del griego homos = mismo, semeion = signo): marca los fenómenos donde aparece la congruencia de significado para un observador (Kleisner 2008a).

El concepto de *homosemiosis* representa la relación y correspondencia entre entidades superficiales orgánicas perceptibles, que se interpretan como los mismos objetos en el mundo perceptivo (*Umwelt*) de un organismo o grupo de organismos (independientemente del desarrollo y origen filogenético de dicho órgano). En otras palabras, estructuras mediadas por signos donde aparece la congruencia de significado (Kleisner & Maran 2014).

La evolución de señales homosemióticas presupone: 1) la existencia de factores internos de conformación y, 2) un tipo de no referente para el reconocimiento del objeto o señal percibida dentro del mundo perceptivo (*Umwelt*) del intérprete animal (Kleisner 2008a).

6.2. MIMETISMO

Hay un punto importante que se deriva de la lógica de los órganos semánticos. Se admite, por lo general, que las superficies expuestas de los organismos a menudo son imitadas, y dado que muchas superficies orgánicas son órganos semánticos, estas también deben ser sujetos de imitación. La imitación biológica es cotidiana, pero los órganos semánticos no se imitan con facilidad, tal imitación nunca sería segura; cambiar un órgano semántico implica cambiar la interioridad de un ser. El fenómeno de los diferentes tipos de mimetismo (mülleriano y batesiano⁵) es relevante considerarlo desde la perspectiva de la teoría del órgano semántico, debido a que este fenómeno observable dentro del comportamiento animal interviene como un

⁵ El *mimetismo batesiano*, llamado así en honor a Henry Walter Bates, ocurre cuando una especie inofensiva se asemeja a otra peligrosa o repugnante para el depredador. Como, por ejemplo, el parecido entre algunas moscas de la familia Syrphidae (Díptera) que presentan patrones de coloración similares a las abejas o avispas (Hymenoptera). Por su parte, el *mimetismo mülleriano*, llamado así en honor a Fritz Müller, ocurre cuando la forma y coloración es compartida por especies que presentan veneno o mal sabor. Como, por ejemplo, insectos del género *Hypodynerus*, *Protodiscoelius*, *Stenodynerus* y *Pachodynerus* (Hymenoptera: Vespidae) (Lanteri & del Rio 2014).

recurso que permite delimitar los alcances de qué se entiende por órgano semántico. Por el contrario, uno de los tópicos prominentes de la morfología animal, objeto de estudio por excelencia de la zoosemiótica, es el de los ocelos (manchas oculares u *eyespot*s). Aunque los ocelos adquieren una gran diversidad de formas y colores, tienen algo en común: el significado de un ojo. Son signos icónicos que se encuentran en casi todo tipo de ecosistemas: subacuáticos, aire, tierra firme; se encuentran en los cuerpos de organismos de diferente origen filogenético, tanto extintos como vivos: babosas marinas, calamares, tortugas, tiburones, rayas, peces, anfibios, mamíferos, reptiles, aves e insectos (Maran & Kleisner 2010).

Cuando una mancha superficial es cooptada para simular un ojo en el *Umwelt* de un intérprete particular, se convierte en objeto de selección semiótica y puede perfeccionarse aún más de acuerdo con las preferencias de los electores (comunidad). Las características que ya cumplen una función específica también pueden ser cooptadas para una función alternativa o adicional (Vane-Wright 1980). Por ejemplo, las orejas de muchos mamíferos superiores se utilizaron para la comunicación visual; las nalgas y escroto de primates adquirieron un papel social; el enrojecimiento de la sangre fue cooptado como una señal de advertencia, etc. Tales eventos pueden cambiar la dirección de las presiones selectivas activas, y así influir en la trayectoria evolutiva de un rasgo particular.

Ahora, es importante realizar una revisión breve sobre cómo el fenómeno del mimetismo es abordado desde la perspectiva teórica de la MS neodarwinista (de carácter funcionalista-evolutivo). Los organismos imitadores obtienen una ventaja selectiva al adoptar los órganos semánticos de un modelo. En la lógica neodarwiniana clásica, la historia termina en este punto. Pero en la zoosemiótica, la pérdida de las apariencias específicas de la especie involucra un cambio interno y la posible pérdida de su identidad como grupo, así como su nicho en el entorno. Este es el costo a pagar por imitar para aumentar la adecuación de por vida, para esconderse detrás de un modelo (Maran & Kull 2014).

En la biología de la MS o neodarwiniana, los rasgos de múltiples funciones pueden nublar la capacidad de análisis de los biólogos. Esto encuentra su origen en la hipótesis de partición de señales, en la que los ejes de superficie ofrecen diferentes

dimensiones espaciales, que pueden dividirse para cumplir funciones de señales antagónicas (depredación; atracción de parejas) (Campbell 1972).

Oliver, Robertson & Monteiro (2009) realizaron un estudio para analizar las señales morfológicas con múltiples funciones, y el conflicto antagónico que pudieran presentar. Sus resultados mostraron que la división de ciertos rasgos superficiales en el plan corporal, asociados con una función particular, no es óptima o posible en todos los casos. La partición de señales se produce aunque algunos caracteres o superficies pueden cumplir múltiples funciones de señalización; estas son señal de cooptación. Por esta razón, Oliver, Robertson y Monteiro concluyeron que los animales usan patrones homólogos para diferentes funciones de señalización.

Los ocelos, desde una perspectiva semiótica, son señales que no poseen restricción lógica para combinar mensajes con significados contradictorios. Este tipo de mensaje se conoce como un oxímoron (p. ej.: ‘agridulce’, ‘silencio ensordecedor’). Los órganos semánticos pueden entenderse como un oxímoron morfológico, debido a que tienen diferentes significados en más de un *Umwelt* (por ejemplo, atraer parejas, usarse para competencias intraespecíficas, o disuadir ataques de depredadores) (Maran 2017).

6.3. OXÍMORON MORFOLÓGICO

Las superficies expuestas de los animales no tienen por qué tener un solo significado ni un único destinatario, esto se determina por la amplia gama de observadores a los que les es relevante un rasgo particular (Smith & Harper 2003).

Un signo puede tener más de un significado (signo ambivalente). En su *Umwelt*, el intérprete no puede combinar interpretaciones que correspondan a la intencionalidad del remitente, pero debe elegir entre estas. En teoría, primero debemos definir lo que se va a comparar para someter algo a la comparación; en otras palabras, reconocimiento y memoria del receptor de señal (Kruis 2014).

Así mismo, los órganos semánticos que tienen el mismo significado no necesitan ser generados por las mismas vías morfogenéticas; la similitud superficial pue-

de surgir por convergencia, paralelismo y por azar. Al adquirir un significado en el *Umwelt* de los intérpretes animales, los órganos pueden extenderse horizontalmente y colonizar las superficies expuestas de organismos en consorcios eco-semióticos. Esto es, que reciban el mismo tipo de significado para la misma comunidad de observadores. Por ejemplo, todos los depredadores (diferentes tipos de aves, reptiles, artrópodos, mamíferos, etc.) perciben, sensorial y cognitivamente el camuflaje (mimetismo de fondo) en la piel de un tipo particular de presa. Para determinar cómo y cuándo ocurre uno u otro fenómeno debe tenerse en cuenta la conducta del organismo estudiado, pues este es el eslabón final del andamiaje semiótico; o en otras palabras, es el escalón final que muestra la intencionalidad del organismo. Para entender con mayor perspectiva cómo hacer el análisis zoosemiótico de algún fenómeno se debe discutir cómo se hace la investigación zoosemiótica contemporánea (Maran 2017).

7. CÓMO ENTENDER UN SIGNO: EL INVESTIGADOR ZOOSEMIÓTICO

7.1. EL ORGANISMO RECEPTOR

Ya que la selección semiótica puede ocurrir en los más diversos tipos de interacciones, es necesario un análisis específico de las formas corporales y *Umwelten* de los animales que conforman el objeto de estudio.

Las categorías básicas de significado que se transmiten en la comunicación animal y que deben considerarse antes de realizar cualquier estudio son: 1) identidad del remitente (especie, grupo, edad, sexo y situación individual); 2) motivación (estado fisiológico —hambre— y estado de comportamiento —intención—; 3) su relación con otros seres vivos (peligroso, no peligroso); y 4) entorno (territorio, alimento, condiciones climáticas).

Hay varios medios que los animales usan para mantener la comprensión de un mensaje de su interés (sistema de signos): 1) localizar un(os) signo(s) específico(s);

2) aumentar la distancia espacial-temporal, en el contraste entre los signos intra o interespecíficos, para decodificar el mensaje; 3) detectar signos que tengan un significado aparte de su trasfondo, posición o ubicación; y 4) utilizando super-liberadores (o estímulos supernormales) para señales que evocan una respuesta particular sobre el receptor (Maran 2007).

Los parámetros a través de los cuales un individuo puede generar mensajes también son relevantes para estudiar un organismo porque delimitan los hechos en los cuales enfocarse, estos son: 1) influidos por el desarrollo (elección del entorno, actividad del organismo en el metabolismo, etc.); 2) aprender a comunicarse (aprendizaje de los usos corporal-conductuales, y adquirir un repertorio de signos específicos para la especie); 3) reconocer el entorno, eligiendo ubicaciones y socios específicos para la comunicación (distinguiendo compañeros, miembros de otras especies y las relaciones ecológicas que entabla con estos); y 4) tomar decisiones en situaciones particulares (seleccionar entre señales, comportamientos y organizarlos en secuencias) (Blough 2001).

En sentido amplio, describir la secuencia de signos para formar una serie significativa (como una oración), representa un gran reto para el observador humano.

7.2. EL OBSERVADOR HUMANO

Muchos biólogos todavía creen que los objetos son independientes de los sujetos que los conocen. La descripción conductual se considera idealmente basada en hechos, neutral e independiente de la psicología humana, la estructura biológica o el contexto cultural. Sin embargo, las capacidades de percepción humana en realidad son relevantes, la posición de un ser humano como observador no es neutral de ninguna manera, debido a las características específicas de nuestros órganos perceptivos, nuestro *Umwelt* y nuestra carga teórica.

Para un estudio semiótico alfabetizado, las características específicas del *Umwelt* humano deben analizarse como parte de la investigación. Esto significa que debemos tener en cuenta los detalles del *Umwelt* del animal receptor, así como su

diferencia con el *Umwelt* del observador humano. Esto generalmente se logra realizando protocolos de investigación de un fenómeno determinado antes del análisis de un caso, enfocándose únicamente en la depredación, la interacción social, la reproducción, etc.

Posteriormente, se contrastan ideas con algún otro investigador que se haya enfocado en otra área del mismo fenómeno y se confrontan posturas. También se busca respaldo empírico en alguna de las otras fuentes de investigación. La zoosemiótica utiliza directa e indirectamente diversos hallazgos teóricos y empíricos de una amplia gama de disciplinas biológicas actuales: la biología evolutiva, la psicología evolutiva, la ecología del comportamiento, la morfología teórica, etc. (Kull & Velmezova 2014).

La zoosemiótica actual solamente presenta evidencias de diferentes estudios como ejemplos que sirvan para contraponer o respaldar la descripción de los fenómenos naturales de interés.

Una investigación práctica de los órganos semánticos debe incluir un análisis exhaustivo y formal de los aspectos estructurales de estos órganos (coloración, forma y comportamiento asociado), y un análisis de los parámetros sensoriales, perceptuales y cognitivos de los posibles destinatarios. Este marco nos permite tratar los órganos semánticos, para cuantificar y visualizar el grado de variación estructural y perceptual, aunque no parece haber una relación estadística entre las variaciones morfológicas y los diversos factores ecológicos y geográficos que podrían tomarse en consideración (Kleisner & Saribay 2019).

Se ha cuestionado la necesidad de nuevos conceptos como órganos semánticos, cooptación y selección semiótica, cuando la biología contemporánea tiene términos como pistas (*cues*) y señales (*signals*) para etiquetar las apariencias orgánicas y conductuales. El vocabulario neodarwiniano y el trasfondo de su lógica biológica no se ajusta a las situaciones del mundo animal (Kleisner & Maran 2014).

8. CONCLUSIONES

Algunas de las ideas presentadas en este artículo siguen siendo inaceptables y bastante controvertidas para el pensamiento biológico dominante. El enfoque biosemiótico uexküll-portmanniano introduce un giro inesperado a la comunicación de los significados y los roles de remitentes e intérpretes.

Procesos como la formación de una primera impresión o la activación neuronal son de interés para la biología evolutiva contemporánea. Estos procesos atributivos de significado subyacen en la lógica zoosemiótica, pero hace falta un análisis comparativo entre escuelas de pensamiento para esclarecer sus similitudes y puntos irresolubles.

Los temas relacionados más recientemente con la zoosemiótica son: la filosofía/teoría de la mente animal, la sociabilidad y la cultura animal, y la evolución del lenguaje en animales. Valdría la pena pensar en pruebas empíricas experimentales para la zoosemiótica, para contrastar sus principios y predicciones aplicados a estos complejos problemas frontera de la expresión animal.

La psicología del receptor no es la única, pero es la principal causa de referente en el *Umwelt* y, por consiguiente, en la conducta del animal. Al mismo tiempo, este error es el origen del dinamismo evolutivo por semiosis, de la zoosemiótica, y de la teoría del significado de Uexküll.

TRABAJOS CITADOS

- Barbieri, Marcello. "Biosemiotics: a New Understanding of Life". *Naturwissenschaften* 95.7 (2008): 577-599. <<https://doi.org/10.1007/s00114-008-0368-x>>
- Baer, Eugen. "Thomas A. Sebeok's Doctrine of Signs". *Classics of Semiotics*. Eds. Martin Krampen, et ál. Boston MA: Springer, 1987. 181-210. <https://www.doi.org/10.1007/978-1-4757-9700-8_8>

- Blough, Donald S. "The Perception of Similarity". Ed. Cook, Robert G. *Avian Visual Cognition*, 2001. 23-25. Online <<http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/dblough/>>
- Campbell, Bernard. Ed. *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. Chicago: Aldine Publishing Company, 1972.
- Campbell, Cary., Olteanu, Alin., y Kull, Kalevi. "Learning and Knowing as Semiosis: Extending the Conceptual Apparatus of Semiotics". *Sign Systems Studies* 47.3/4. (2019): 352-381. <doi.org/10.12697/SSS.2019.47.3-4.01>
- Castro, Oscar. *Jakob von Uexküll: El concepto de Umwelt y el origen de la biosemiótica*. Barcelona, España: UAB, 2009.
- Dalziell, Anastasia H., y Welbergen, Justin A. "Mimicry for all Modalities". *Ecology Letters* 19.6 (2016): 609-619. <<https://doi.org/10.1111/ele.12602>>
- Delahaye, Pauline. "Building Zoosemiotics". *A Semiotic Methodology for Animal Studies* 19. Cham, Switzerland: Springer Nature, 2019. 183-195. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-28813-6_8>
- Ghiselin, Michel T. "Homology as a Relation of Correspondence between Parts of Individuals". *Theory in Biosciences* 124.2 (2005): 91-103. <<https://doi.org/10.1007/BF02814478>>
- Gould, Stephen Jay. *The Structure of Evolutionary Theory*. Massachusetts: Harvard University Press, 2002.
- Gould, Stephen Jay., & Vrba, Elisabeth S. "Exaptation-a Missing Term in the Science of Form". *Paleobiology* 8.1 (1982): 4-15. <<https://doi.org/10.1017/S0094837300004310>>
- Han, Lei. "The Idealistic Elements in Modern Semiotic Studies: With Particular Recourse to the Umwelt Theory". *Concentric-Literary and Cultural Studies* 47.1 (2021): 107-128. <[10.6240/concentric.lit.202103_47\(1\).0006](https://doi.org/10.6240/concentric.lit.202103_47(1).0006)>
- Hockett, Charles Francis. *Logical Considerations in the Study of Animal Communication*. Washington: American Institute of Biological Sciences, 1960.
- Hoffmeyer, Jesper., y Emmeche, Claus. "Code-duality and the semiotics of nature". *On semiotic modelin*. Eds. Myrdene Anderson and Floyd Merrell. Berlin and New York: De Gruyter, 1991.

- Kampis, George. "Evolution as its Own Cause and Effect". *Evolutionary Systems*. Eds. van de Vijver G., Salthe S.N., Delpo M. Dordrecht: Springer, 1998. 255-265. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-1510-2_19>
- Katayama, Natsu., Abbott, Jessica K., Kjærandsen, Jostein., Takahashi, Yuma., y Svensson, Erik I. "Sexual Selection on Wing Interference patterns in *Drosophila melanogaster*". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111.42 (2014): 15144-15148. <<https://www.doi.org/10.1073/pnas.1407595111>>
- Kemp, Darrell J., y Rutowski, Ronald L. "Condition Dependence, Quantitative Genetics, and the Potential Signal Content of Iridescent Ultraviolet Butterfly Coloration". *Evolution* 61.1 (2007): 168-183. <<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00014.x>>
- Kleisner, Karel. "Homosemiosis, Mimicry and Superficial Similarity: Notes on the Conceptualization of Independent Emergence of Similarity in Biology." *Theory in Biosciences* 127.1 (2008a): 15-21. <doi.org/10.1007/s12064-007-0019-3>
- _____. "The Semantic Morphology of Adolf Portmann: a Starting Point for the Biosemiotics of Organic Form?" *Biosemiotics* 1.2 (2008b): 207-219. <<https://doi.org/10.1007/s12304-008-9014-4>>
- _____. "Semantic Organs: The Concept and its Theoretical Ramifications". *Biosemiotics* 8.3 (2015): 367-379. <<https://www.doi.org/10.1007/s12304-015-9246-z>>
- Kleisner, Karel., y Markoš, Anton. "Mutual Understanding and Misunderstanding in Biological Systems Mediated by Self-representational Meaning of Organisms". *Sign Systems Studies* 37.1 (2009): 299-310. <<https://www.doi.org/10.12697/SSS.2009.37.1-2.11>>
- Kleisner, Karel., y Maran, Timo. "30. Visual Communication in Animals: Applying Portmannian and Uexküllian Biosemiotic Approach". *Mach D Vis Commun Gruyter*. Ed. David Machin. Berlin, Boston: De Gruyter Mouton, 2014. 659-676. <<https://doi.org/10.1515/9783110255492.659>>
- Kleisner, Karel., y Saribay S., Adil. "The Dual Nature of Mimicry: Organismal form and Beholder's Eye". *Biosemiotics* 12.1 (2019): 79-98. <[10.1007/s12304-018-9333-z](https://doi.org/10.1007/s12304-018-9333-z)>

- Kruis, Jamie. "Expanding Umwelt Theory". *Chinese Semiotic Studies* 10. 3 (2014): 497-507. <<https://www.doi.org/10.1515/css-2014-0040>>
- Kull, Kalevi. "On Semiosis, Umwelt, and Semiosphere". *Semiotica-La Haye Then Berlin* 120.3 (1998a): 299-310. <<http://www.zbi.ee/~kalevi/jesphohp.htm>>
- _____. "Semiotic Ecology: Different Natures in the Semiosphere". *Σημειωτική-Sign Systems Studies* 26.1 (1998b): 344-371. <<http://www.zbi.ee/~kalevi/ecosem.htm>>
- _____. "Biosemiotics in the Twentieth Century: A View from Biology". *Semiotica* 127.1/4 (1999): 385-414. <<https://www.doi.org/10.1515/semi.1999.127.1-4.385>>
- _____. *Umwelt and Modelling. The Routledge Companion to Semiotics*. New York and London: Routledge Companion, 2010a. 43-56.
- _____. "Ecosystems are Made of Semiosic Bonds: Consortia, umwelten, Biophony and Ecological Codes". *Biosemiotics* 3.3 (2010b): 347-357. <<https://www.doi.org/10.1007/s12304-010-9081-1>>
- _____. "Catalysis and Scaffolding in Semiosis". *The Catalyzing Mind*. Eds. Cabell K., y Valsiner J. New York: Springer, 2014a. 111-121. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8821-7_6>
- _____. "Adaptive Evolution without Natural Selection". *Biological Journal of the Linnean Society* 112.2 (2014b): 287-294. <<https://doi.org/10.1111/bij.12124>>
- _____. "Zoosemiotics is the Study of Animal forms of Knowing". *Semiotica* 198. (2014c): 47-60. <[10.1515/sem-2013-0101](https://www.doi.org/10.1515/sem-2013-0101)>
- _____. "Evolution, Choice, and Scaffolding: Semiosis is Changing its Own Building". *Biosemiotics* 8. 2. (2015). <<https://www.doi.org/10.1007/s12304-015-9243-2>>
- _____. "Jakob von Uexküll and the Study of Primary Meaning-making". *Jakob von Uexküll and Philosophy*. Eds. Micheline, Francesca y Köchy, Kristian. London: Routledge, 2019. 220-237. <<https://doi.org/10.4324/9780429279096>>
- Kull, Kalevi, Emmeche, Claus., y Favareau, Donald. "Biosemiotic Questions". *Biosemiotics* 1.1 (2008): 41-55. <<https://www.doi.org/10.1007/s12304-008-9008-2>>

- Kull, Kalevi., y Velmezova, Ekaterina. "What is the Main Challenge for Contemporary Semiotics?" *Sign Systems Studies* 42.4 (2014): 530-548. <<https://www.doi.org/10.12697/SSS.2014.42.4.06>>
- Lanteri, Analía A., y Guadalupe del Rio, María . "La imitación en la naturaleza". *Ciencia Hoy*. Asociación Civil *Ciencia Hoy*, 2014. Online. <<https://cienciahoy.org.ar/la-imitacion-en-la-naturaleza/>>
- Maran, Timo. "Semiotic Interpretations of Biological Mimicry". *Semiotica* 2007.167 (2007): 223-248. <<https://doi.org/10.1515/SEM.2007.077>>
- _____. "Why was Thomas A. Sebeok not a Cognitive Ethologist? From "Animal Mind" to "Semiotic Self"." *Biosemiotics* 3.3. (2010): 315-329. <<https://www.doi.org/10.1007/s12304-010-9079-8>>
- _____. "Scaffolding and Mimicry: A Semiotic View of the Evolutionary Dynamics of Mimicry Systems". *Biosemiotics* 8.2 (2015): 211-222. <<https://doi.org/10.1007/s12304-014-9223-y>>
- _____. "Semiotics of Mimicry". *Mimicry and Meaning: Structure and Semiotics of Biological Mimicry*. Cham: Springer International Publishing, 2017. 35-53. <https://www.doi.org/10.1007/978-3-319-50317-2_4>
- Maran, Timo., y Kleisner, Karel. "Towards an Evolutionary Biosemiotics: Semiotic Selection and Semiotic Co-option". *Biosemiotics* 3.2 (2010): 189-200. <<https://doi.org/10.1007/s12304-010-9087-8>>
- Maran, Timo., y Kull, Kaleiv. "Ecosemiotics: Main Principles and Current Developments". *Geografiska Annaler: Series B, Human Geography* 96.1 (2014): 41-50. <<https://doi.org/10.1111/geob.12035>>
- Martinelli, Dario. "Introduction to Zoosemiotics". *A Critical Companion to Zoosemiotics: People, Paths, Ideas*. Dordrecht: Springer, 2010. 1-64. <https://www.doi.org/10.1007/978-90-481-9249-6_1>
- Mayr, Ernst. "Teleological and Teleonomic, a New Analysis". *Methodological and historical Essays in the Natural and Social Sciences*. Eds. Cohen R.S., y Wartofsky M.W. Dordrecht: Springer, 1974. 91-117. <https://www.doi.org/10.1007/978-94-009-5345-1_10>

- Oliver, Jeffrey C., Robertson, Kendra A., y Monteiro, Antónia. “Accommodating Natural and Sexual Selection in Butterfly Wing Pattern Evolution”. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276.1666 (2009): 2369-2375. <<https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0182>>
- Pascal, David C. “NR Hanson and von Uexküll: A biosemiotic and evolutionary account of theories.2 *Journal for General Philosophy of Science*. 52. 2. (2021): 247-261. <<https://www.doi.org/10.1007/s10838-021-09552-8>>
- Ponce, Javier. *Zoosemiótica*. Lucano, Nely. México. Jalisco; Guadalajara, Universidad de Guadalajara. Av. Juárez 976, Col Americana, Americana, 44160. 12 de febrero 2019. Conferencia. <http://www.cucsh.udg.mx/noticia/zoosemiotica>
- Portmann, Adolfo., y Carter, Richard B. *Essays in Philosophical Zoology by Adolf Portmann the Living Form and the Seeing Eye*. New York: Edwin Mellen Press Ltd., 1990.
- Rodríguez, Claudio Julio. “Some Challenges to the Evolutionary Status of Semiosis”. *Biosemiotics* 12.3 (2019): 405-421. <<https://www.doi.org/10.1007/s12304-019-09366-8>>
- Sebeok, Thomas A. “Zoosemiotics”. *American Speech* 43.2 (1968): 142-144. <<https://doi.org/10.2307/454548>>
- _____. “The Sign Science and the Life Science”. *Semiotics* (1990): 243-252. <<https://doi.org/10.5840/cpsem19901>>
- _____. “Talking with Animals: Zoosemiotics Explained”. *Readings in Zoosemiotics*. Eds. Timo Maran, Dario Martinelli y Aleksei Turovski. Germany: De Gruyter, 2012. <<https://doi.org/10.1515/9783110253436.87>>
- Sharov, Alexei., Maran, Timo., y Tønnessen, Morten. “Comprehending the Semiosis of Evolution”. *Biosemiotics* 9.1 (2016): 1-6. <<https://doi.org/10.1007/s12304-016-9262-7>>
- Simonton, Dean K. “Creativity as Blind Variation and Selective Retention: Is the Creative Process Darwinian?”. *Psychological Inquiry* 10.4 (1999): 309-328. <<https://www.jstor.org/stable/1449455>>
- Smith, John M., y Harper, David. *Animal Signals*. Oxford and New York: Oxford University Press, 2003.

- Tønnessen, Morten., Sharov, Alexei., y Maran, Timo. “Jesper Hoffmeyer’s Biosemiotic Legacy”. *Biosemiotics* 12.1 (2019): 357–363. <<https://doi.org/10.1007/s12304-019-09369-5>>
- Vane-Wright, R. I. “On the Definition of Mimicry”. *Biological Journal of the Linnean Society* 13.1 (1980): 1-6. <<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1980.tb00066.x>>
- Von Uexküll, Jakob. “A stroll through the worlds of animals and men”. *Instinctive Behavior*. New York: Int. Univ. Press, 1957. 5-80.
- _____. “The Theory of Meaning”. *Semiotica* 42.1 (1982): 25-79. <<https://doi.org/10.1515/semi.1982.42.1.25>>
- Wittgenstein, Ludwig. *Philosophical Investigations*. Eds. Hacker, P.M., y Schulte, J. Hong Kong: John Wiley & Sons, 2010.
- Wray, Gregory A., y Abouheif, Ehab. “When is Homology not Homology?”. *Current Opinion in Genetics & Development* 8.6 (1998): 675-680. <[https://doi.org/10.1016/S0959-437X\(98\)80036-1](https://doi.org/10.1016/S0959-437X(98)80036-1)>