

La Naturaleza no enseña nada: Los errores del instruccionismo en el estudio de la conducta y de la adaptación

Juan Moreno

Depto. Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC,
José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid. E-mail: jmoreno@mncn.csic.es

eVOLUCIÓN 9(2): 61-73 (2014).

“La evolución es el ambiente con mayúsculas, pero está escrita en los genes”

Plomin et al. (2013)

La conducta animal ha sido estudiada por los humanos desde los albores de su evolución y aún antes, pues ningún organismo puede sobrevivir sin conocer a las otras especies con las que comparte hábitat. Igual que la morfología de un pez expresa conocimiento sobre las propiedades del agua, la conducta de cualquier animal expresa conocimiento de su medio sin el cual sería imposible la supervivencia. Este conocimiento implícito presente en los genes de cualquier ser vivo se hizo explícito a partir de que el desarrollo del cerebro humano permitió el lenguaje y la capacidad de pensar conscientemente (Plotkin 1994). Como resultado de este pensamiento explícito que fue posiblemente el origen de la ciencia (Liebenberg 2013), la conducta animal fue explicada desde antiguo como producto de una “Naturaleza sabia” que ha establecido por principio su adecuación a los objetivos de supervivencia y reproducción de los individuos. Para Aristóteles, la explicación del carácter adaptativo de la conducta residía en unas causas finales que eran dichos objetivos. Para la “sabia Naturaleza”, el fin explicaba los medios. Obviamente si los objetivos no se cumplieran, no habría animales que pudieran comportarse. Esta visión providencialista fue posteriormente aprovechada por las religiones monoteístas para sustituir a la “sabia Naturaleza” por un igualmente sabio creador todopoderoso que velaba por la supervivencia de sus criaturas. El carácter adaptativo de la conducta podía ser así explicado por la providencia divina que permitía a todas sus criaturas persistir en un medio hostil. Los animales se comportaban adaptativamente por principio.

Esta visión providencialista (Cziko 1995) expresada claramente en la llamada “teología natural” coexistía desde antiguo con una comprensión intuitiva sobre la adaptación en vida de la conducta de los animales a sus experiencias más recientes. Esta flexibilidad de la conducta claramente percibida, especialmente en las presas

y animales domesticados, fue interpretada como “aprendizaje” en analogía con el aprendizaje cultural humano. Las actividades circenses de los animales expresaban esta maleabilidad de la conducta animal. Donde alguien “aprende”, otro “enseña” o “instruye” como en las escuelas o academias. La experiencia directa decía que el ambiente “enseñaba” o “instruía” de forma inmediata a los animales a ajustar adecuadamente su conducta a los requerimientos impuestos por el medio. El término vernáculo “adaptación” reforzaba esta analogía de los ajustes de la conducta al ambiente con el aprendizaje humano. Esta visión “instruccionista” (término tomado de Plotkin 1994) intuitiva de la conducta fue la base de la primera teoría evolutiva, la de Lamarck (1809). Lamarck fundamentó toda su teoría evolutiva en la capacidad observable de los animales por dejarse instruir por el ambiente en cuanto a su conducta. La conducta aprendida induciría posteriormente cambios físicos en los animales. La conducta flexible era el motor de la evolución. Si el “providencialismo” venía a decir que la conducta era adaptativa por que sí, el “instruccionismo” (dado que Lamarck propuso además otras ideas y que no fue el primer instruccionista, prefiero este término al de



Fig. 1. El instruccionismo postula a priori la capacidad en los organismos de aprender “lo que hay que aprender” del ambiente en cada situación. Ello implica que deben aprender a aprender correctamente. Para aprender a aprender, hay que saber cómo aprender a aprender correctamente. El eterno retorno no puede cortarse de forma instruccionista. Así pues el instruccionismo presupone lo que tiene que explicar, un grave defecto lógico y científico.

“lamarckismo”) postulaba que lo era por aprendizaje directo del medio. Si el primero planteaba un milagro inexplicado y vacío de contenido científico, el segundo implicaba un atajo explicativo que iba directamente del cambio ambiental a la respuesta adecuada. Según este atajo o “gancho celeste” según la terminología de Dennett (1999), la capacidad de aprendizaje, demostrada por la adaptación evidente de los organismos a su medio, tenía que existir por que sí. Este atajo nos lleva directamente al problema epistemológico de cómo se adquiere nuevo conocimiento. ¿Realmente se puede adquirir nuevo conocimiento de forma dirigida y a demanda?

Uno de los primeros pensadores que dudó de esta posibilidad fue Platón cuando planteó en uno de sus diálogos la paradoja de Menón. En este diálogo, Menón plantea a Sócrates como es posible buscar conocimiento nuevo sobre algo desde la ignorancia absoluta. Para buscar conocimiento nuevo sobre algo hay que saber lo que se desconoce y por tanto hay que conocerlo conceptualmente. La solución de Platón es que ya poseemos de forma innata los conceptos básicos que subyacen al conocimiento supuestamente nuevo. Estos conceptos son ideas eternas presentes en todos nosotros desde el nacimiento. Es imposible por tanto obtener conocimiento de forma dirigida. Después de Platón otros filósofos se han mostrado escépticos sobre la posibilidad de aprender directamente del ambiente sin bagaje previo. Así David Hume (1777) propuso que el aprendizaje de generalidades del ambiente en base a observación del entorno, también llamado inducción, no se sostiene en el razonamiento sino que es una capacidad humana instintiva como la que existe en los animales no humanos. Aprendemos del ambiente por instinto, no según la razón. Kant (1781), estimulado por el escepticismo de Hume, planteó que solo entendemos el mundo por medio de categorías innatas como el tiempo, el espacio y la causalidad. Solo aprendemos del ambiente lo que nuestro sistema está preparado para captar desde el nacimiento. Popper (1972), siguiendo los pasos de sus ilustres predecesores, propuso que las nuevas ideas no pueden derivarse de ninguna manera de conocimiento previo si son realmente nuevas. Solo pueden basarse por tanto en procesos aleatorios. En definitiva, el escepticismo epistemológico de algunas de las mentes más lúcidas que conocemos plantea que no puede haber progreso cognitivo dirigido, solo interacciones con el ambiente en que la información es interpretada por instrucciones previamente existentes. Pero no es necesario acudir a los filósofos para percibir que el aprendizaje es imposible sin saber exactamente por adelantado lo que hay que aprender y como hacerlo. Como señala Heschl (2002), ante una situación ambiental cualquiera en que se puede

modificar la conducta en función del ambiente, un sujeto cualquiera se tiene que plantear primero las preguntas siguientes:

1) ¿Existe una situación en la que se puede aprender algo? Si no se sabe, el resultado de la nueva conducta es arbitrario;

2) ¿Cuál de los innumerables estímulos del ambiente es relevante en cada situación? Si no sabes de antemano cuál es o cuales son, la conducta no conducirá a ninguna mejora;

3) ¿Con qué otro estímulo lo asociamos? La cantidad de asociaciones entre estímulos del ambiente puede ser infinita dependiendo de los sistemas perceptivos del animal en cuestión;

4) ¿Con qué otro estímulo no lo asociamos?

En definitiva, todas estas capacidades necesarias para aprender adecuadamente no pueden haber surgido por aprendizaje por que ello conlleva un retroceso eterno (aprender a aprender a aprender....). La cuestión epistemológica es por tanto como saben los organismos lo que tienen que aprender, y dicha cuestión no puede ser respondida mediante apelación al propio aprendizaje (Heschl 2002). Los partidarios más beligerantes del instruccionismo han de basarse pues en los argumentos providencialistas de que la capacidad de dejarse instruir existe por que sí. Esta endeble base filosófica del instruccionismo antiguo y moderno no ha impedido su resurgir reciente en la distorsionada versión neolamarckista de la epigénesis o expresión diferencial del material genético como veremos más adelante.

La comprensión sin atajos de la adaptación de la conducta vino de la mano de Darwin. El medio no instruía, sino seleccionaba entre variantes heredables de una misma conducta. La variación surgía por errores en los procesos de herencia existentes en los seres vivos. No todos los animales de una población se comportaban igual y algunas variantes favorecían más a la supervivencia y reproducción de los mismos que otras. Posteriores desarrollos han mostrado que los errores son producto de las leyes de la física y la herencia es la base de la vida. Solo herencia y física son necesarias para explicar la adecuación de la conducta. Como la herencia es básicamente química de la replicación (Pross 2012), la física y la química permiten explicar la adaptación. En cuanto al aprendizaje, éste ha surgido como una capacidad heredable y por tanto seleccionable en el sistema nervioso de los animales. Ni los milagros providenciales ni los atajos de la instrucción directa son por tanto necesarios para explicar el conocimiento del medio expresado por la adaptación observable. Esta comprensión de la variación y de la herencia es la que ha permitido la domesticación de los animales mediante selección de conductas más favorables para los intereses humanos y ha llevado a la inmensa variedad de razas de animales domésticos (Darwin 1868). Los ganaderos no instruyeron a

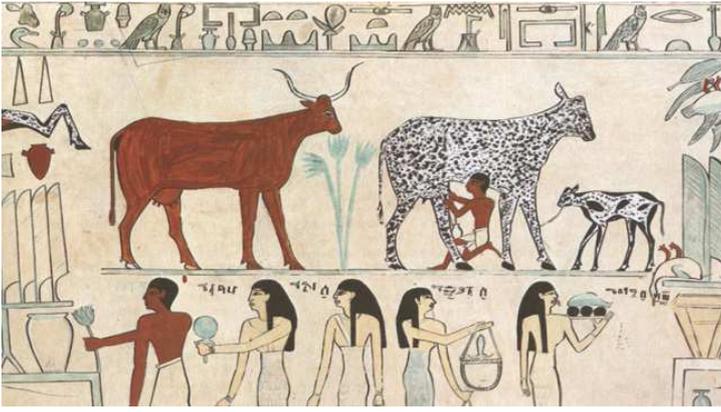


Fig. 2. La domesticación se basó en la selección, al principio involuntaria, de rasgos apreciados en animales con los que nuestros ancestros coexistían estrechamente. El instruccionismo estuvo y sigue ausente de cualquier proceso de domesticación y favorecimiento de rasgos. Hasta las más especializadas conductas de nuestras mascotas se deben a selección de rasgos apreciados por los criadores.

los perros o a las vacas a ser dóciles o a producir leche sino que seleccionaron entre los individuos más dóciles o más productivos para reproducirse, eliminando a los demás del conjunto de progenitores. Involuntariamente también seleccionaron timidez en sus antiguos depredadores y muchos otros rasgos en una fracción creciente de la biota. Probablemente la comprensión ancestral humana de que la conducta es heredable provino de la observación de la conducta animal y de su propia conducta. Variación y herencia saltan a la vista de cualquier observador de la naturaleza sin prejuicios filosóficos. El principal prejuicio en la base del instruccionismo es la identidad “esencial” entre todos los animales de un mismo tipo que la herencia mantiene porque es su única finalidad. Según los esencialistas existe herencia para mantener constantes las esencias, y las esencias se expresan como respuestas únicas a cambios ambientales. Sin esencialismo, Lamarck no hubiera podido idear su teoría evolutiva. La visión de los agricultores y criadores de ganado nunca fue instruccionista sino seleccionista porque carecían de prejuicios filosóficos. El instruccionismo proviene de una comprensión distorsionada posterior basada en analogías forzadas con el aprendizaje cultural humano.

La herencia de la conducta conlleva el concepto de conducta innata o instinto. Desde Aristóteles, el primer investigador de la conducta animal que conocemos por sus escritos, algunos animales fueron considerados incapaces de aprender por ser muy diferentes a los humanos, por lo que toda su conducta debía ser instintiva. Más tarde Descartes amplió el carácter instintivo de la conducta a todos los animales no humanos. Los animales, según esta visión simplificadora, son mecanismos automáticos cuyas conductas carecen totalmente de flexibilidad. En contra del automatismo innato de Descartes, John Locke (1689) planteó que la mente nace como una tabla rasa sobre la que el ambiente escribe la

información precisa para sobrevivir. La tabla rasa es desde entonces la base del instruccionismo en las ciencias humanas (Pinker 2002). Darwin quiso diluir todo lo posible la barrera erigida por los cartesianos entre humanos con aprendizaje y animales no humanos con instintos. Como expuso en su obra pionera sobre la expresión de las emociones (Darwin 1872), los humanos también tenían instintos mientras algunos animales eran capaces de aprender nuevas conductas. Algunos filósofos como William James (1890) le apoyaron al postular la existencia de numerosos instintos en la especie humana. El estudio de la conducta animal derivó después de Darwin hacia el estudio de las anécdotas sobre la mentalidad de los animales de su discípulo Romanes (1882) por un lado o hacia una visión neo-cartesiana sobre el condicionamiento de las respuestas animales impulsada por los trabajos del fisiólogo Pavlov. Esta segunda línea adquirió predominancia en la primera mitad del siglo pasado conduciendo desde los estudios de fisiología de la digestión del propio Pávlov hasta la utopía conductista de Walden-2.

Iván Pavlov (1927) estudió la asociación de nuevos estímulos a viejas respuestas reflejas y puede ser considerado el padre del conductismo (del inglés “behaviourism”) o estudio del aprendizaje animal prescindiendo de cualquier proceso cognitivo y de la evolución. Los perros salivan al oír una campana que han aprendido a asociar con la llegada de alimento. Posteriormente John Watson (1924) se embarcó en estudios experimentales sobre como se asocian emociones viejas a nuevos estímulos. Los bebés pueden asustarse ante cualquier objeto que asocien de algún modo con una experiencia desagradable. De él procede la idea de que es posible programar por aprendizaje a un individuo para realizar cualquier tarea o desarrollar cualquier tipo de vida, el aparente ideal de muchos instruccionistas de cualquier signo ideológico. Edward Thorndike (1911) fue el pionero del aprendizaje por “prueba-error”. Según su concepción, los estímulos del medio seleccionan entre conductas aparentemente aleatorias en lugar de instruir directamente sobre la respuesta adecuada en cada situación. Los gatos encerrados en una jaula aprenden con el tiempo a identificar cual de sus movimientos aleatorios conduce a abrir la portezuela que les permitirá salir. Skinner (1974) fue el más prolífico de los conductistas cuando estudió el llamado refuerzo de conductas al azar mediante asociación a estímulos del ambiente. Las palomas aprenden a picar en las llaves adecuadas asociadas a cualquier estímulo elegido por el experimentador para así obtener alimento. Todos los estudios de estos y otros conductistas eran realizados en el laboratorio con un número pequeño de especies modelo (humanos, ratas, palomas, perros, etc.). El conductismo clásico

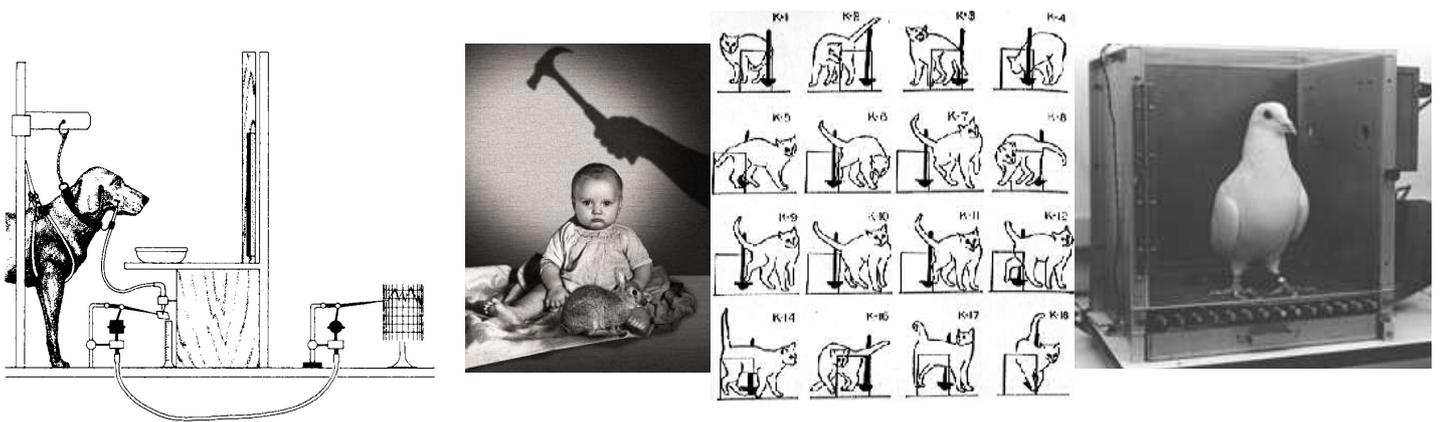


Fig. 3. Los perros salivadores de Pávlov, los bebés asustadizos de Watson, los gatos escurridizos de Thorndike o las están gobernados por procesos neurofisiológicos cerrados favorecidos por selección en el pasado. Los conductistas han manipulado estos procesos como si estuvieran abiertos a cualquier modificación, pero los límites a la presunta maleabilidad aparecen en cuanto se rasca debajo de los paradigmas concretos utilizados. Solo algunos estímulos sirven, los estímulos no son evolutivamente nuevos, las respuestas no se producen al azar y el refuerzo de respuestas es un instinto favorecido por selección.

plantea pues una flexibilidad absoluta de la conducta sin limitación innata basada en una “tabla rasa” del sistema nervioso. Skinner (1948) llegó a plantear una utopía social basada en las ideas conductistas en su obra de ficción sobre la colonia ideal Walden-2. Para el instruccionismo radical de aquellos conductistas, absolutamente todo se puede “aprender” si el ambiente es suficientemente instructivo. La “naranja mecánica” de Burgess plantea una pesadilla instruccionista parecida basada en lo que popularmente se llama “lavado de cerebro”. La idea de que se puede manipular la conducta humana a demanda es la base de ciertos sistemas de tortura antiguos y modernos en que se “enseña” a las víctimas a comportarse según los intereses de los torturadores (el conductismo utiliza en ocasiones un paradigma similar en sus experimentos con animales no humanos basado en castigos y no recompensas). Más allá de las implicaciones desagradables del conductismo, el estudio de la conducta sin neurofisiología y sin evolución ha constituido para la ciencia un callejón sin salida.

El conductismo como paradigma cerrado carente de cualquier base neurofisiológica empezó pronto a hacer aguas. En primer lugar, los modernos modelos neuronales plantean que el aprendizaje se basa en responder a discrepancias con respecto a expectativas innatas y ajustar las expectativas por refuerzos de sinapsis para que la conducta pueda anticiparse a cambios ambientales (Montague et al. 1996). Se ha propuesto que el refuerzo de sinapsis entre neuronas de percepción y de respuesta se produce por diferencias temporales entre recepción del estímulo y obtención de la respuesta mediadas por neuronas llamadas de expectativa y de discrepancia. Tanto las expectativas como los mecanismos de refuerzo de sinapsis serían innatos. Se aprende solo aquello que estos sistemas neuronales permiten. Como veremos más adelante, el debilitamiento y refuerzo de

sinapsis ocurre por procesos epigenéticos regulados por moléculas provenientes del entorno celular inmediato. El ambiente asocia nuevos estímulos sensoriales a conductas beneficiosas mediante mecanismos programados. El aprendizaje es determinado por los genes (Heschl 2002). Los genes cuya transcripción define los cambios neuronales han sido favorecidos por selección natural en los linajes ancestrales de los organismos actuales. Por otro lado, el desprecio de Pávlov por la evolución le llevó a ignorar que solo algunos estímulos pueden ser asociados a los reflejos. Watson no tuvo en cuenta que los estímulos que él creía nuevos podían no serlo tanto desde el punto de vista evolutivo. Aquellos niños entrenados a temer a objetos de su entorno probablemente poseían de forma innata programas para aborrecer objetos peligrosos encontrados en su proximidad. Thorndike no consideró que los movimientos aparentemente aleatorios de aquellos gatos encerrados formaban parte de todo un programa de movimientos practicado ya por los ancestros de estos animales durante miles de generaciones en situaciones similares. Skinner no tuvo en cuenta que el refuerzo de respuestas es un instinto acotado que solo permite ciertas asociaciones entre respuestas y estímulos. La lección de la biología evolutiva es que la novedad de situaciones que provocaban los conductistas era solo aparente ya que los sistemas nerviosos de los animales “conocen” multitud de situaciones diversas desde hace millones de años y están preparados para ajustar su respuesta a infinidad de situaciones. Lo que es novedoso para un individuo en el transcurso de su vida no lo es para su sistema nervioso que contiene el potencial innato de responder a muchas más situaciones a las que cualquier individuo se pueda enfrentar en toda su vida. La neurobiología está descubriendo el enorme potencial de respuesta de los sistemas nerviosos, potencial solo parcialmente utilizado por cada individuo durante su vida. Este potencial es el resultado de centenares de millones de años

de selección desde el origen de los sistemas nerviosos en los metazoos. En definitiva, se aprende por instinto.

La caída en desgracia del instruccionismo conductista fue el resultado de una serie de resultados inesperados para sus practicantes que se fueron acumulando durante el siglo pasado. En los experimentos con ratas de Krechevsky (1932) se intentó predisponerlas a comportamientos aleatorios en un laberinto al escoger destino. Sin embargo, las ratas elegían una dirección que utilizaban sistemáticamente, aprendiendo en vacío a contrapelo de las expectativas conductistas. Las ratas son animales territoriales y se desplazan por recorridos conocidos sin tener en cuenta lo que se espere de ellas. Los experimentos de John García y colaboradores (1955) mostraron como las ratas asociaban dos estímulos sin relación alguna preparada por los experimentadores. Cuando sufrían radiación rechazaban el agua con sacarina de los bebederos que se les ofrecía. La radiación provocaba náuseas, y las ratas parecían poseer un programa no aprendido para aborrecer cualquier sustancia consumida justo antes de sufrir náuseas. Algo que ya saben las empresas de desratización. La sorpresa de los conductistas ante estas asociaciones inesperadas en los sistemas nerviosos de las ratas nos parece ingenua con nuestros actuales conocimientos sobre programas adaptativos de conducta, pero hay que tener en cuenta el absoluto desprecio por la evolución de la conducta entre los practicantes del conductismo de la época. Los estudios de impronta de Konrad Lorenz mostraron como se podía aprender algo muy concreto de forma acotada en el tiempo y sin posibilidad de modificación posterior. No se podía desaprender lo improntado. Los experimen-

tos con macacos de Harry Harlow (1958) demostraron como las crías sin madre preferían a modelos de madre con símiles de pelaje a otros símiles cubiertos de rejilla metálica pero con un buen biberón adjunto. Ninguna recompensa podía cambiar las preferencias de estos pobres huérfanos por un sucedáneo blando de su madre. Susan Mineka y colaboradores (1980) posteriormente mostraron como los macacos eran capaces de aprender fácilmente a temer a modelos de serpiente pero difícilmente a temer a modelos de mariposa. Nada sorprendente podemos pensar hoy después del éxito de la ecología evolutiva y de la etología, pero para el conductismo estos ejemplos de cómo el aprendizaje posible está siempre condicionado, atado y constreñido por la herencia evolutiva significaron un revulsivo para sus practicantes. Pero la puntilla no provino del estudio de la conducta animal sino del estudio del lenguaje en humanos, un típico ejemplo para los conductistas de cómo se aprenden cuestiones importantes. En un célebre debate con Skinner, Noam Chomsky (1959) destrozó dialécticamente a su adversario demostrando como solo una gramática innata puede permitir la comprensión de una serie potencialmente infinita de nuevas frases. Es claramente imposible aprender a hablar de forma instruccionista. Para Chomsky, uno de los intelectuales más influyentes de nuestra época, es indudable que la capacidad de hablar no se aprende, sino que madura. Gracias a detallados procesos existentes en nuestro sistema nervioso, desarrollamos el lenguaje sin necesidad más que de escucharlo a nuestro alrededor. Es el idioma concreto lo que se incorpora a nuestra mente, no la capacidad de hablar que es innata. Chomsky, quizás por prejuicios ideológicos, no fue capaz de dar el paso de explicar nuestra capacidad para el

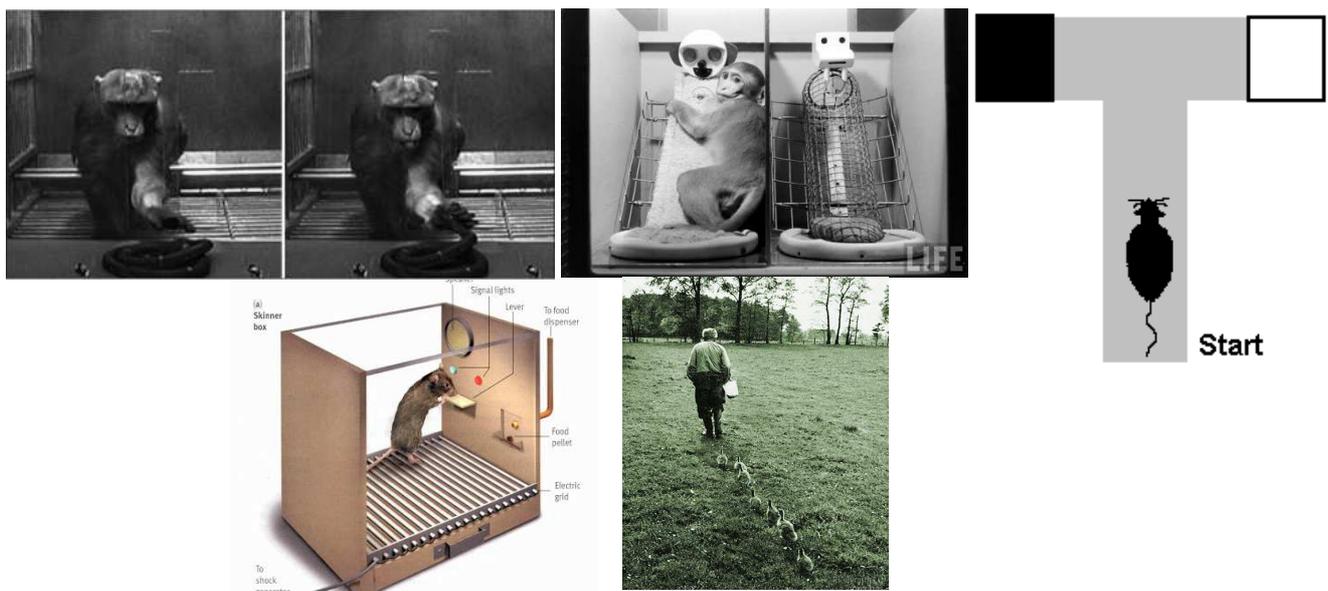


Fig. 4. Los macacos se asustan más fácilmente ante serpientes que ante mariposas sin mediar entrenamiento alguno, las crías de macaco prefieren ciertos estímulos independientemente de las recompensas conductistas, las ratas escogen una dirección en laberintos cuando no se les recompensa por ello y asocian estímulos en función de ancestrales programas de respuesta, y los patitos seguían a Konrad Lorenz al nacer aunque nadie hubiera favorecido que lo hicieran. Estos son algunos de los ejemplos que hicieron dudar del paradigma instruccionista del conductismo clásico.

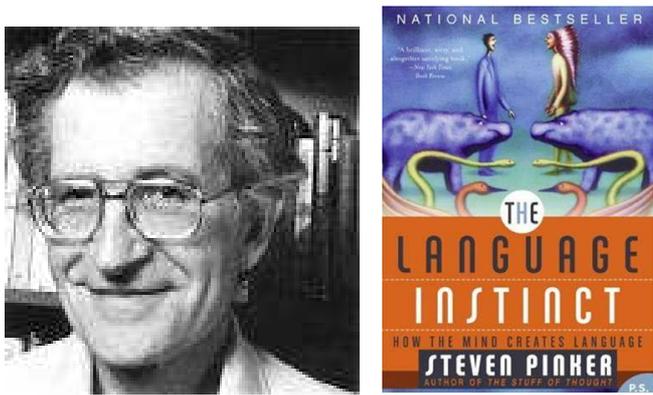


Fig. 5. La vieja idea de que enseñamos a hablar a los niños de forma instruccionista fue desechada por la lingüística moderna desde que *Noam Chomsky* (imagen izquierda) debatió con Skinner hace más de medio siglo. Sin una gramática innata, el aprendizaje de cualquier idioma es imposible. *Steven Pinker* definió el lenguaje como un instinto humano y expuso la demoleadora evidencia a favor de esta conclusión.

lenguaje, única en los animales, por ventajas favorecidas por selección en el pasado remoto. Ese paso lo dio su discípulo Steven Pinker (1994), uno de los más prolíficos y articulados defensores actuales de la visión evolucionista de la realidad humana. Para Pinker, el lenguaje humano es un instinto. Chomsky provocó la revolución cognitiva en las ciencias humanas al enfatizar la existencia de procesos innatos en nuestra mente. El filósofo Jerry Fodor (1975) retornó a la paradoja de Menón y manifestó que no podemos adquirir conceptos nuevos que no poseamos previamente. El pedagogo Jean Piaget (1950) postuló que los niños pasan por una serie de etapas cognitivas invariables y endógenas independientes del ambiente. La revolución cognitiva en la segunda mitad del siglo pasado vino a decir después de tanto exceso instruccionista que el animal humano está equipado innatamente para responder a las necesidades impuestas por el ambiente a lo largo de su vida.

Los excesos instruccionistas del conductismo y su rechazo radical del instinto provocaron también la discrepancia con los estudiosos de la conducta en ambientes naturales, lejos de los laboratorios y de las batas blancas. Los pioneros Lorenz y Tinbergen fundaron en los años treinta la etología, centrando su estudio en las conductas innatas. Siguiendo los pasos de Darwin, consideraron a los patrones de conducta como rasgos tan capaces de evolucionar por selección natural como la morfología o la fisiología, aunque la selección postulada era en ocasiones selección de especie (Tinbergen 1970, Lorenz 1971). Para los etólogos, los instintos no eran las sencillas respuestas a estímulos de la visión conductista, sino patrones de conducta con resultados beneficiosos en circunstancias adecuadas que podían ser de una enorme complejidad. Los etólogos han estudiado desde entonces numerosos ejemplos de patrones invariables de conducta que se producen sin aprendizaje posible,

en su forma definitiva desde la primera ocasión y en respuesta a estímulos característicos del ambiente. Así, el pollo recién eclosionado del cuco ejecuta la expulsión de los huevos del hospedador con los que comparte nido de forma instintiva y sorprendentemente eficaz con un programa de movimientos que sugieren un objetivo perfectamente establecido en el sistema nervioso de un embrión que acaba de salir del huevo. Los experimentos de los pioneros de la etología han demostrado convincentemente que ciertos instintos maduran en respuesta a información obtenida del ambiente.

El patente carácter intencional de la conducta tan despreciado por los conductistas, ha conducido a reinterpretaciones sobre lo que en realidad se hereda y se selecciona. Los pioneros de la psicología William James (1890) y John Dewey (1896) ya habían señalado que la respuesta continua a estímulos del ambiente conlleva la consecución de un resultado invariable que el animal parece buscar: el mismo fin se obtiene de formas diversas según las circunstancias. Ello se debe a que existe una relación de dos sentidos entre estímulos y respuestas por la que las respuestas afectan a la situación perceptiva que a su vez afecta a las respuestas. Como más tarde observaron los etólogos, los animales parecen buscar las situaciones adecuadas para estimular determinadas conductas. Para garantizar la supervivencia y reproducción exitosa, la conducta debe ajustarse continuamente mientras se ejecuta a un ambiente cambiante. Con el desarrollo por ingenieros de sistemas de control en la instrumentación y de la cibernética se obtuvo un símil técnico de cómo podría funcionar la conducta intencional. Los patrones fijos de acción de Lorenz, considerados innatos e inmutables, se componen en realidad de conductas ajustables en función de estímulos ambientales (Powers 1973). Existen niveles de referencia en el sistema nervioso que ajustan la conducta de forma continua a información proveniente del medio que a su vez se ve modificada por la conducta. Lo que se selecciona no es un patrón de acción fijo sin variación posible sino la red de sistemas de control que detectan diferencias de la situación en cada momento con respecto a una situación programada en el sistema nervioso. La conducta en cada momento posee la misma intencionalidad que los sistemas de aire acondicionado controlados por un termostato o los coches gobernados por sistemas de gasto de combustible. El termostato es innato y ha sido seleccionado en los ancestros de los animales que estudian los etólogos. El pollo de cuco responde continuamente al número y posición de los huevos en el nido en función de sus propios movimientos. Este automatismo “intencional” confiere a los instintos su eficacia en términos de supervivencia. El refuerzo de respuestas estudiado por los

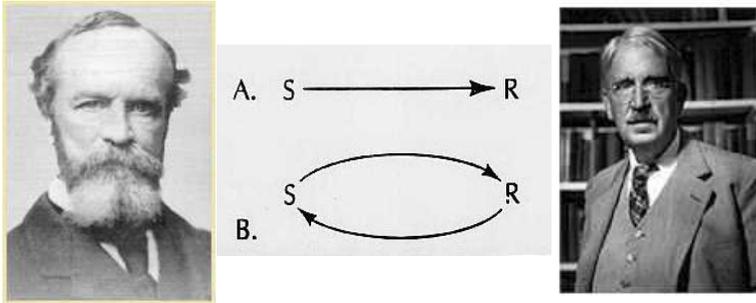


Fig. 6. Los psicólogos *William James* (izquierda) y *John Dewey* (derecha) postularon que los estímulos y las respuestas no presentan una asociación unidireccional (A) como planteaban los conductistas, sino bidireccional (B), por la que la respuesta conductual cambiaba el estímulo al modificar el ambiente en que se encontraba el animal. Esta relación bidireccional rechaza el instruccionismo al plantear que el ambiente no es independiente del animal por lo que no puede enseñar nada. Si lo que dice el maestro depende de lo que haga el alumno, ¿quién enseña a quién?

conductistas se basa también en los sistemas de control innatos que mantienen al animal en situaciones favorables a su supervivencia y reproducción. En realidad la conducta controla el ambiente y no al revés como pensaban los conductistas. Ello contradice totalmente el postulado básico del instruccionismo. Cuando un sistema de control de la conducta innata falla, solo la aparición de sistemas ligeramente diferentes y más eficaces puede solucionar el problema en la población en cuestión. Los sistemas de control no se reprograman solos por información del medio sino que hay que reprogramarlos, y el reprogramador es la selección natural.

Uno de los primeros debates de la etología fue el que se estableció entre Lorenz y Daniel Lehrman en los cincuenta sobre la conducta innata. Lehrman (1953) arguyó que los instintos son siempre afectados por la experiencia durante el desarrollo y que por tanto no muestran patrones invariables como defendía Lorenz. Para Lehrman la conducta podía ser flexible aunque hubiera sido favorecida por selección. Sería el patrón de respuestas el que se heredaría. La canalización de la conducta por el ambiente durante el desarrollo y la vida adulta no es ajena a los genes sino todo lo contrario. Los genes especifican como ocurre el desarrollo del sistema nervioso y ello a su vez especifica como se realiza la conducta. La conducta podría considerarse como una forma extrema de desarrollo continuado y transitorio en vida adulta (Ridley 2003). Las conductas innatas pueden ser tremendamente flexibles. Se hereda el patrón de respuestas, una forma de plasticidad fenotípica. Experimentos recientes con ratones en que se desactivan ciertos genes por procedimientos 'knock-out' han mostrado claras relaciones entre niveles de ciertas proteínas en las neuronas y disfunciones cognitivas (un ejemplo es Trinh et al. 2012). Ello nos lleva a la metáfora de la receta. Los genes especifican una receta para construir un sistema nervioso en que cada sencilla

regla interactúa con las demás en una secuencia temporal de causas y efectos siempre locales. La mera idea de que el sistema nervioso se construya por la combinación de secuencias ordenadas de millones de interacciones moleculares locales desborda la imaginación y provoca muchos rechazos debidos en buena medida a la incomprensión absoluta de la escala temporal durante la cual han surgido estos procesos locales con efectos globales. La selección natural no ha favorecido en nuestros ancestros la comprensión intuitiva de la dimensión temporal más allá de la duración de unas pocas generaciones. Dicha incomprensión, derivada de nuestras limitaciones cognitivas, dificulta enormemente la comprensión de la evolución biológica. O expresado de otro modo, estamos constituidos para no entender bien el proceso que nos ha producido.

La complejidad del sistema nervioso también ha estimulado el rechazo del reduccionismo científico como mejor estrategia para entender su funcionamiento. Los partidarios de las redes neuronales y de la complejidad auto-organizada proponen una aproximación holista en que se pretende entender el funcionamiento de toda la red en base a su estructura completa y sin meterse en los entresijos de cómo se producen las conexiones. Como irónicamente señala Ridley (2003), la aproximación holista se asemeja a querer formar un bosque sin plantar árboles. Ramón y Cajal fue un firme partidario del enfoque reduccionista al plantear de forma pionera que había que estudiar como se desarrollaban las neuronas individuales. Así propuso que los axones de las neuronas crecen en respuesta a gradientes químicos, algo que ha sido confirmado por la neurobiología moderna. Sabemos que muy pocos genes están implicados en la guía de axones hacia las células adecuadas y que los mismos genes determinan la formación de conexiones nerviosas en el cerebro de moscas y ratones (Tessier-Lavigne y Goodman 1996). Así por ejemplo el gen N-cadherina tiene un papel fundamental en el encuentro entre neuronas en el cerebro (Lee et al. 2001). Existen numerosos genes de cadherinas pero además estos genes experimentan un proceso de 'splicing' similar a los genes de las inmunoglobulinas. Formas alternativas de 'splicing' dan lugar a miles de variantes de un gen cuyos productos son infinidad de proteínas diferentes que permiten las conexiones adecuadas entre miles de neuronas diferentes (Schmucker et al. 2000). Además las cadherinas presentan diferentes promotores para cada exon lo que podría permitir combinar la transcripción de exones entre distintos genes. Ello determinaría una combinatoria basada en millones de diferentes versiones de las proteínas (Wu y Maniatis 1999). Esta multiplicidad de proteínas derivadas de un mismo gen ha puesto en entredicho la idea de que los genes no pueden codificar la complejidad de la conducta. Igual que

las inmunoglobulinas permiten identificar molecularmente a múltiples patógenos, las cadherinas permiten identificar a las neuronas correctas durante la formación del sistema nervioso. Como señaló Jacques Monod (1979) todo parece indicar que “la complejidad del sistema nervioso no requiere más detalles de los que el genoma puede suministrar”. La visión del genoma que preside los argumentos instruccionistas se suele caracterizar por un simplismo abrumador que la desautoriza científicamente. A ello contribuye desafortunadamente que demasiados genetistas siguen todavía anclados en lo que Ernst Mayr llamó la ‘genética de la bolsa de alubias’. El genoma no es un listín telefónico ni una sarta de chips sino un entramado molecular con una enorme riqueza de interacciones. No es de extrañar esta riqueza dado que una buena parte de la materia viva se compone de ácidos nucleicos que intervienen continuamente en reacciones químicas en cada célula. Todos los seres vivos somos en buena parte ADN y ARN (curiosamente parece que algunos observadores solo quieren ser proteínas). También nos falla la intuición para comprender la enorme complicación de las redes regulatorias entre partes del genoma por lo que intentamos atajar mediante modelos de ordenador. Pero las redes del genoma se han montado durante miles de millones de años y no de nuevas, por lo que los modelos son aproximaciones endebles a la realidad. Para cambiar algo en el genoma son necesarios cambios aleatorios en las moléculas (ADN, ARN). El genoma tiene capacidad de responder al ambiente y el ambiente solo puede afectar al fenotipo vía el genoma. La intuición de los filósofos escépticos era correcta en cuanto al aprendizaje dirigido: el conocimiento del mundo presente en el genoma no se puede modificar desde dentro a demanda del organismo.

Recientemente la literatura científica ha recibido un aluvión de propuestas sobre nuevos paradigmas y síntesis que utilizan como estandarte el adjetivo epigenético (p.ej. Danchin et al. 2011, Ledón-Rettig et al. 2012). La red se ha hecho eco de este aluvión con su propia avalancha de propuestas instruccionistas con

ribetes de vitalismo y filosofía “new-age”. El término “epigenético” es interpretado por muchos autores, no todos ellos investigadores del área, como soporte más o menos manifiesto de instruccionismo para plantear una especie de dicotomía entre genes y epigenes, interpretando la creciente información sobre estados epigenéticos heredables como evidencia de mecanismos evolutivos ajenos a la selección de genes (Jablonka y Lamb 2010). En realidad, la epigenesis es controlada en todo momento por el genoma que es algo más que los genes transcritos estudiados. Epigenesis es un término que describe a todos aquellos procesos que producen variación fenotípica no basada en la presencia de determinados alelos en el genoma sino en la transcripción o no de estos alelos. La epigenesis existe desde que existen células pues se favoreció desde el inicio transcribir los genes solo en las circunstancias adecuadas, no siempre. En toda célula viva existen genes que solo se transcriben en determinadas circunstancias. Es decir, la mayoría de los genes están silenciados en algún momento en cualquier célula. La evolución de organismos pluricelulares obviamente requirió la transcripción de genes según la función del tejido. Asimismo, la fisiología está basada en la transcripción en unos momentos de unos genes en respuesta a moléculas portadoras de información ambiental como hormonas o sustancias neurotransmisoras, transcripción que no se produce en otros momentos. Podemos decir que todo el funcionamiento de las células en cualquier organismo se fundamenta en expresión epigenética del genoma según las necesidades del organismo en cada momento, incluidas las etapas de su desarrollo. No hay nada de revolucionario en la epigenesis en contradicción con la hipérbole presente en inter-net.

En cada momento de la vida existen en cada célula genes que están siendo transcritos y genes que no lo están. Si en un individuo en ciertas circunstancias ambientales un gen está siendo transcrito en cierto tejido y en otro individuo en otras circunstancias no lo está, ello tiene que deberse a sensibilidad a ciertas moléculas de la parte promotora de dicho gen que activan o

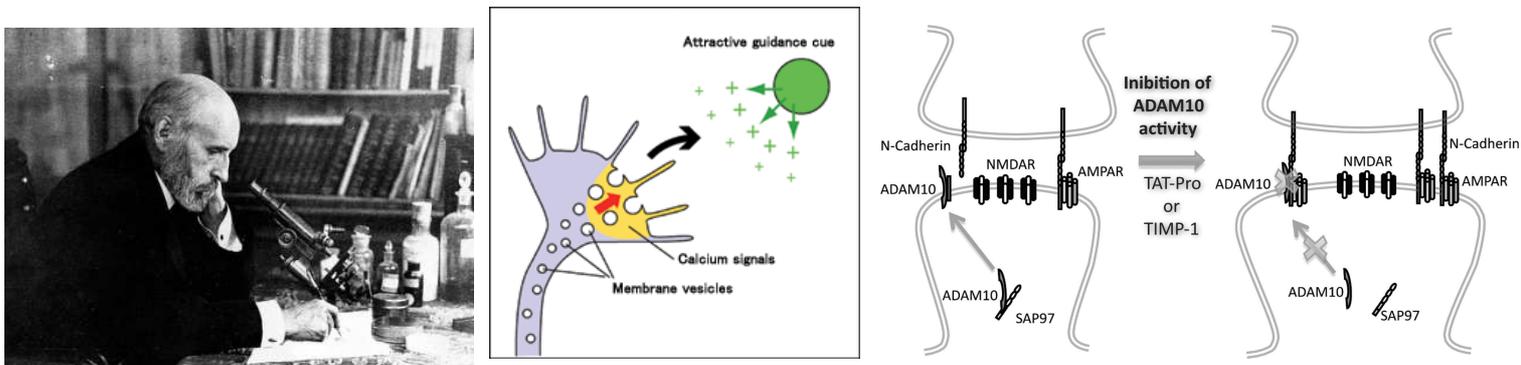
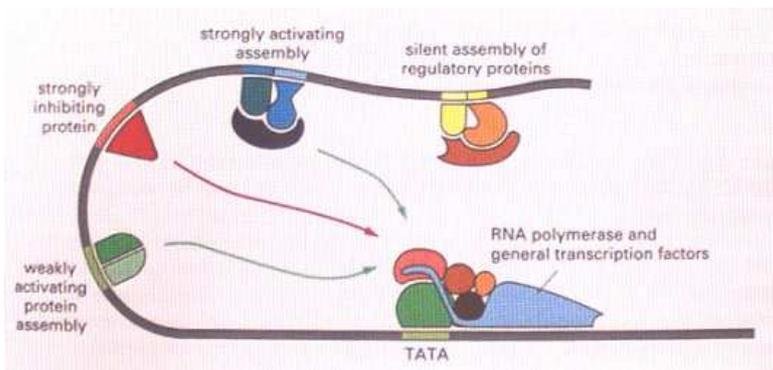


Fig. 7. Desde la propuesta inicial de Ramón y Cajal sobre la guía de axones por gradientes químicos hasta la detección de proteínas especializadas en facilitar sinápsis entre neuronas como las cadherinas, la neurofisiología reduccionista ha contribuido a desvelar como se forma el sistema nervioso sin que su complejidad suponga un problema. Como señaló Jacques Monod, la complejidad del sistema nervioso no requiere más detalles de los que el genoma puede suministrar.

reprimen su transcripción, o a receptividad por parte de los promotores de otros genes que inducen la síntesis de moléculas activadoras o represoras del gen en cuestión. En el primer caso existe variación genética, aunque ésta se dé en la parte promotora y no en la parte exónica del gen en cuestión. En el segundo caso existe variación genética en los genes involucrados en la síntesis de estas moléculas activadoras o represoras que conduce a diferencias entre individuos en niveles de los mismos. No es cierto por tanto que el ambiente active o reprima la transcripción de un gen sin involucrar para nada al resto del genoma. Por ejemplo, la metilación como mecanismo de inhibición más común se debe a la activación o desactivación del gen de la ADN-metiltransferasa. Por tanto, la variación epigenética se sustenta en variación genética en otras partes del genoma no estudiadas, muchas de las cuales son difíciles de identificar. Es aquí donde el supuesto reduccionismo de los neo-lamarckistas falla pues pasan de detectar transcripción diferencial entre individuos en un gen a achacarlo al “ambiente”,



cuando el ambiente solo puede expresarse en las células por medio de variación genética. El ambiente principal para cualquier gen es el resto del genoma. El genoma posee una lógica regulatoria tan compleja que permite explicar cualquier fenómeno epigenético sin apelar a algo que no sea transcripción de unos genes por la acción de otros. La información ambiental obtenida por los sentidos afecta al genoma de las células nerviosas por procesos de transcripción preparados al efecto. Como bien señalan Heschl (2002) y Ridley (2003) el ambiente no puede afectar a los genes sino vía la acción de otros genes. Cuando los modernos instruccionistas establezcan en detalle toda la variación genética relacionada con un gen incluyendo a sus promotores, a sus activadores y a sus represores, comprobarán, quizás para su sorpresa, que detrás de la epigenética existe variación genética y que están contemplando en sus estudios la trompa del elefante sin tener ni idea del resto del elefante genético que se encuentra detrás de la función de cualquier gen. La epigenética es pues la mera expresión de la genética y las respuestas al ambiente que estudian sus partidarios están programadas hasta el más mínimo detalle en el genoma. Así pues, cuando oigamos el término epigenética no nos dejemos llevar por los cantos de sirena de los instruccionistas y demos al término su significado real como producto de la selección natural que opera sobre los genes a través de favorecer mecanismos de transcripción diferencial.

Aunque el aprendizaje de la conducta ocurre por refuerzo diferencial de conexiones neuronales en cada generación mediante procesos programados hasta sus más ínfimos detalles y sometidos a selección previa, los modernos instruccionistas apelan al traspaso de información ambiental entre generaciones para reivindicar su aproximación (Jablonka y Lamb 1995, 2005, 2010). La hambruna en Holanda durante la última guerra mundial afectó a los fenotipos de los hijos de aquellos fetos cuyas madres la sufrieron en sus primeros meses de gestación. Las hijas de estas madres, aunque nacieron con un peso normal, parieron niños especialmente pequeños. Este efecto transgeneracional se ha adscrito a instrucción ambiental proveniente del útero materno que ha modificado la expresión génica en la vida adulta de los embriones afectados (Bateson 2001). Esta supuesta herencia de caracteres adquiridos se basa realmente en modificación duradera del fenotipo en fase temprana para adaptarlo a las circunstancias ambientales existentes. Si el ambiente en que se desarrolló el feto en el útero fue pobre en recursos, existen altas probabilidades de que el ambiente experimentado en vida adulta sea igualmente pobre y requiera una reasignación de recursos de la reproducción a la mera supervivencia. Obviamente, la evolución no puede prever que después de una hambruna,

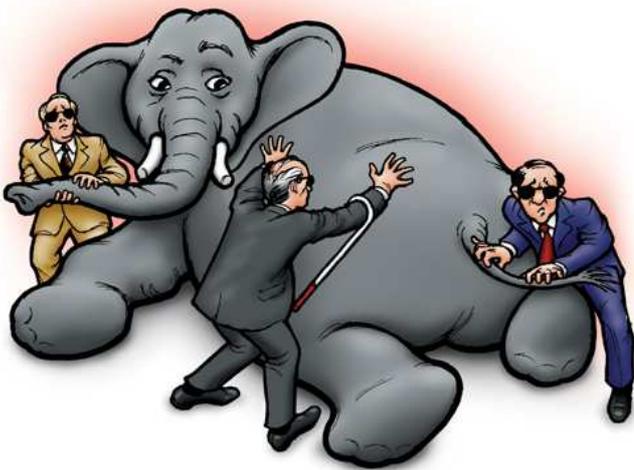


Fig. 8. Para que cambie evolutivamente un proceso epigenético debe cambiar por mutación o bien la parte promotora del gen a la que se asocian los factores de transcripción, normalmente proteínas, o bien los genes de estos factores. Existe variabilidad genética en las poblaciones en relación con estos procesos de transcripción de genes, y esta variación está siendo permanentemente favorecida o rechazada por selección. La epigenética es una expresión de la genética subyacente. Los instruccionistas estudian procesos epigenéticos aislados sin contemplar el conjunto de genes involucrados en cualquier proceso epigenético como en la parábola de los ciegos y el elefante.

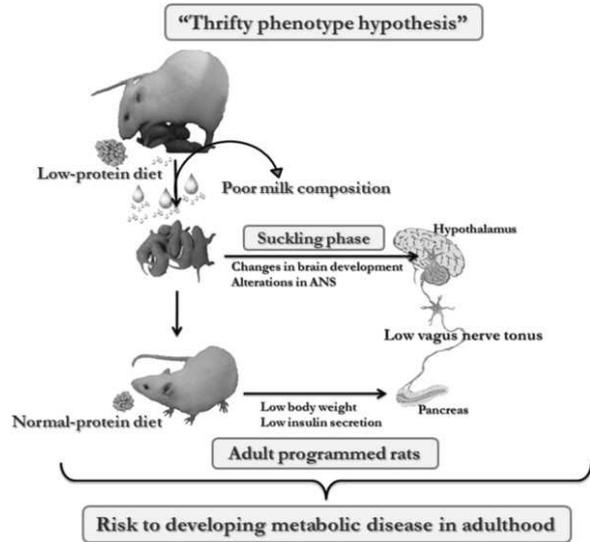


Fig. 9. Las langostas que cambian el fenotipo de su descendencia en condiciones de hacinamiento para que sean migratorias, las hembras de ratón que en condiciones adversas legan a su descendencia una menor propensión maternal o las ratas que programan a sus crías para que ahorren recursos son ejemplos de efectos maternos derivados de mecanismos programados de regulación génica. Los mecanismos están latentes en todos los individuos y solo se activan cuando es necesario. Los genes “saben” como responder cuando los estímulos del ambiente inducen cambios en su fisiología. Las situaciones no son nuevas para el genoma aunque puedan serlo para el individuo concreto. Confundir novedad para el individuo con novedad evolutiva es un error muy extendido.

las condiciones de alimentación se modifiquen drásticamente en un plazo inferior a una generación. Este sistema de respuesta es probablemente antiquísimo y se seleccionó en ambientes con determinados ciclos de variación ambiental. Otro ejemplo clásico es el de como los ratones que no han sido lamidos por sus madres como crías son más reacios a cuidar de su propia prole como adultos (Meaney 2001). En este caso también la información ambiental procede del útero de la madre y no del lamido en sí como se ha demostrado con transplantes de embriones de líneas endogámicas de ratones (Champagne et al. 2001). La cadena causal va de condiciones adversas para la madre a su sistema nervioso que afecta a las células del útero y promueve que se transcriban genes de un inhibidor, inhibidor que pasa al sistema nervioso del embrión e induce en el mismo el bloqueo de la transcripción del gen del receptor de la oxitocina, lo que produce menos cantidad de receptores en las neuronas del embrión, lo que en fase adulta determina una menor sensibilidad a la oxitocina en las neuronas implicadas en cuidados parentales, lo que conlleva un peor cuidado parental por parte de las hijas. Los genes de las madres se expresan en el útero afectando a la receptividad a estímulos del sistema nervioso de sus hijas. Para que cambie algo en este sistema de control de la conducta tiene que mutar la parte promotora del gen receptor o el propio gen del inhibidor. Esta vía indirecta de traspaso de información genética permite ajustar mejor el comportamiento a circunstancias cambiantes y está controlada en todo momento por el genoma. Son las respuestas epigenéticas las que han sido favorecidas por selección natural cuando los efectos duraderos sobre el fenotipo han redundado en un mayor

éxito reproductivo en el adulto. Los ciclos de los roedores y las plagas de langosta se basan igualmente en respuestas programadas que funcionan siempre igual cuando se producen condiciones de hacinamiento. Para los individuos, las hambrunas, las situaciones adversas o las condiciones de hacinamiento pueden ser nuevas, pero ello no significa que lo sean para sus sistemas nerviosos o para sus genomas. Innumerables generaciones de humanos, ratones, topillos y langostas han experimentado ya estas condiciones que solo activan mecanismos ancestrales programados. Son los genes a lo largo de cuantiosas generaciones los que han aprendido, no los fetos humanos, las crías de ratones o las langostas migratorias.

Resumiendo, es imposible aprender de la naturaleza de forma dirigida y a demanda del organismo como postula el instruccionismo. En primer lugar, el ambiente principal para cualquier gen es el resto del genoma. Además, la existencia de fuertes correlaciones genotipo-ambiente en muchos estudios de genética del comportamiento (Plomin et al. 2013) ha mostrado que el ambiente no es independiente de los genes pues los genes seleccionan por medio de la conducta el ambiente en que mejor se replican. Además como vimos antes cuando tratábamos la intencionalidad, la conducta adaptativa consiste en modificar el ambiente en cada momento para no tener que aprender. Por otro lado, la reciente teoría evolutiva sobre construcción de nichos (Odling-Smee et al. 2003) propone que muchos animales construyen sus propios nichos ecológicos para no tener que aprender del ambiente. Hemos señalado también que la variabilidad ambiental que aparentemente requiere aprendizaje, aunque nueva para el individuo, no es nueva para su

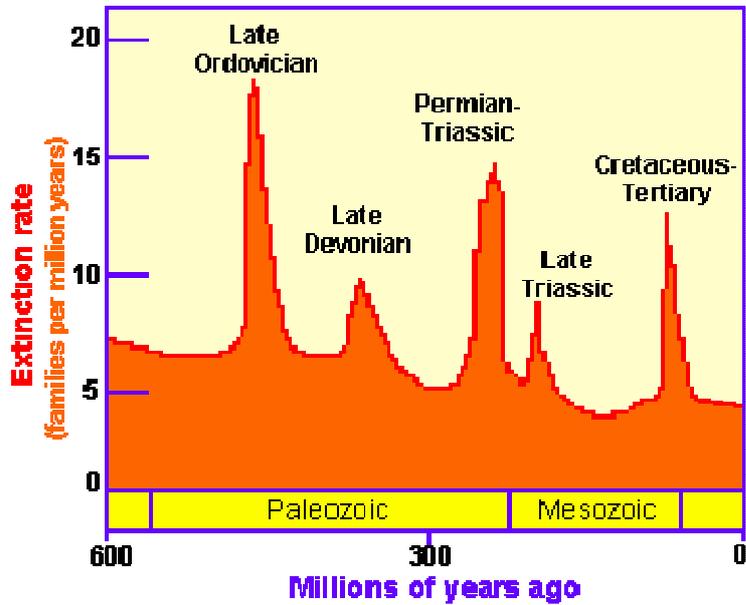


Fig. 10. La extinción, nunca contemplada por Lamarck como posibilidad real, es sin embargo la prueba más contundente de la imposibilidad de aprender del ambiente a demanda. Cuando el ambiente cambia drásticamente, solo se salvan los linajes cuyos genomas presentan capacidad de respuesta debido a procesos de selección en el pasado. La madre naturaleza ni es sabia ni enseña nada a los pobres organismos cuyos linajes se extinguen sin remedio.

genoma. Existen probablemente infinidad de capacidades de respuesta a cambios ambientales que apenas son puestos a prueba pero que están latentes en los sistemas nerviosos, debido a selección previa. La novedad para el individuo es solo aparente y no es novedad evolutiva. El “aprendizaje” que estudiamos solo pone a prueba capacidades innatas seleccionadas en un pasado de inmensa duración. Cuando ocurre algo realmente nuevo en el ambiente, o existen genes adecuados para responder o el linaje se extingue. La frecuente extinción de linajes enteros durante la historia de este planeta es la expresión más clara de la imposibilidad de aprender a demanda.

Hay que mencionar también que la impresión de que existe instrucción en la naturaleza es falaz y se sustenta en un serio problema epistemológico humano. Solo estudiamos los mecanismos epigenéticos que han superado las pruebas de la selección natural, no los innumerables mecanismos que en el transcurso de miles de generaciones resultaron en fracasos reproductivos. Todos los organismos existentes hoy día procedemos de una ininterrumpida cadena de éxitos reproductivos desde el origen de la vida, por lo que solo tenemos una visión tremendamente limitada y parcial del proceso evolutivo. Aunque es difícil intuir que los ancestros de nuestros genomas anteceden al Cámbrico, es indudable que no puede haber habido ninguna interrupción en la transmisión de genes desde las primeras células hasta nosotros. Los innumerables fenotipos sin descendencia del pasado no existen para contarnos como eran sus procesos epigenéticos. Un programa apasionante para los instruccionistas actuales sería el de

explorar los efectos fenotípicos de sutiles variaciones en procesos de determinación epigenética del fenotipo. Quizás podrían obtener un fugaz pantallazo del funcionamiento de la selección natural y descartar de una vez el recurso a atajos explicativos que pretenden saltarse los inevitables pasos de variación aleatoria y retención selectiva, los únicos pasos que ha habido en la evolución de la conducta. Actualmente existen seguro innumerables ejemplos de procesos epigenéticos que están conduciendo a fracasos reproductivos o mortalidad temprana, algunos presentes en los millones de embriones y fetos que son eliminados antes de que puedan ser observados. Que no los estudiemos o no los podamos estudiar no quiere decir que no existan.

Así pues, la naturaleza como conjunto de procesos físico-químicos sin intención alguna, ni es sabia ni enseña nada a las criaturas. Pobre epistemología, esencialismo tipológico, incapacidad humana de entender intuitivamente el tiempo evolutivo y la complejidad de procesos históricos, falsas analogías y estudio sesgado de lo que funciona en biología han caracterizado desde Lamarck el recurso al instruccionismo como alternativa a la selección natural. Esta alternativa no es tal a pesar de la utilización falaz del término “epigenética” en sentido instruccionista. El instruccionismo presupone lo que tiene que explicar. Podemos extraer las siguientes conclusiones de este breve repaso de los errores del instruccionismo científico en el estudio de la conducta:

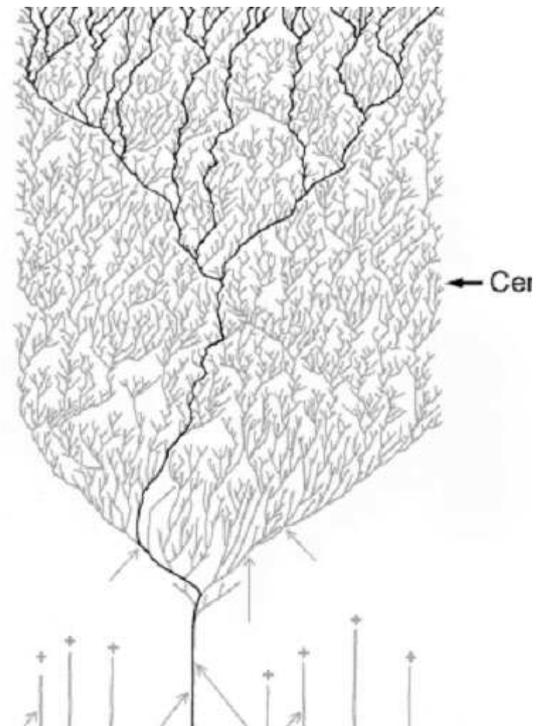


Fig. 11. En toda población existen numerosos individuos que no logran sus genes a las siguientes generaciones por problemas durante el desarrollo o la vida adulta (ver ramitas que se interrumpen). Muchos de estos problemas que impiden la reproducción exitosa pueden deberse a procesos epigenéticos que resultan en fenotipos ineficaces en alguna etapa de la vida. Son esos procesos epigenéticos los que hay que estudiar para detectar como la epigenética es producto de la selección natural.

- 1) El instruccionismo es incapaz de explicar como los organismos “saben” lo que tienen que aprender y por tanto incapaz de explicar la flexibilidad de la conducta y el aprendizaje;
- 2) La etología y psicología han identificado las limitaciones del aprendizaje siempre basado en capacidades innatas;
- 3) La “novedad” para el individuo no significa novedad evolutiva, por lo que el aprendizaje es casi siempre solo aparente;
- 4) La epigenética confirma la importancia del genoma al explicar como el ambiente solo afecta al fenotipo vía la acción de muchos genes;
- 5) La conducta se basa en transcripción diferencial de genes igual que la fisiología y el desarrollo, y dicha transcripción es ejecutada por los productos de otros genes;
- 6) Las redes de interacciones moleculares que sustentan la conducta se han constituido a lo largo de millones de años de cambios evolutivos y son producto de selección natural sobre sus efectos fenotípicos;
- 7) Hay que estudiar también los procesos epigenéticos que dan lugar a fenotipos fracasados, incluyendo la fase embrionaria;
- 8) No hay que recurrir en ciencia a atajos explicativos por muy tentadores que sean.

Por último podríamos preguntarnos a qué se debe el permanente anhelo de instruccionismo que late detrás de la utilización errónea de la epigenética y que ha llevado en el pasado a la popularidad del lisenkoísmo en genética o del conductismo en psicología. Muchos pensamos que la fuente de este anhelo insaciable de que la naturaleza nos enseñe es que promete que mediante cambios ambientales podemos cambiar el curso de la evolución y nuestra naturaleza a nuestro antojo. Podríamos preguntar a qué antojo se refieren, dada la presumible disparidad de criterios en nuestras sociedades sobre modificaciones ambientales deseables. Los que se nutren de esta pasión por ser enseñados por la madre naturaleza deberían además plantearse cuáles habrían sido y serían las lecciones posibles a extraer de los terribles ambientes del pasado y del presente. Afortunadamente no existe evidencia alguna de que la dureza del ambiente en que ha vivido y vive la mayor parte de la humanidad haya modificado significativamente los patrones de conducta heredados de nuestros ancestros, ni para “bien” ni para “mal”. Termino con las palabras de Noam Chomsky (1973), uno de los principales enterradores del instruccionismo moderno: “Los hechos dejan suponer y mi confianza en la humanidad me permite esperar que existan estructuras intelectuales innatas. Si no existieran, la gente serían solo organismos moldeables y accidentales, y serían objetos apropiados para un control de su conducta desde

fuera...Espero, naturalmente, que emerja que existen estructuras internas que determinan las necesidades humanas y la satisfacción de dichas necesidades”.

REFERENCIAS

- Aristóteles. Editado 1990. *Historia de los Animales*. Akal Clásica, Madrid.
- Bateson, P. 2001. Fetal experience and good adult design. *Int. J. Epidemiol.* 30: 928-934.
- Champagne, F., Diorio, J., Sharma, S. y Meaney, M.J. 2001 Naturally occurring variations in maternal behavior in the rat are associated with differences in estrogen-inducible central oxytocin receptors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 12736-12741.
- Chomsky, N. 1959. A review of B.F. Skinner “Verbal Behaviour”. *Language* 35: 26-58.
- Chomsky, N. 1973. Linguistics and Politics. En: *Language and Mind*. Harcourt, Brace & World, New York.
- Cziko, G. 1995. *Without Miracles: Universal Selection Theory and the Second Darwinian Revolution*. MIT Press, Cambridge-MA.
- Danchin, E., Charmantier, A., Champagne, F.A., Mesoudi, A., Pujol, B. y Blanchet, S. 2011. Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nature Rev. Genetics* 12: 475-486.
- Darwin, C.R. 1868. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. John Murray, Londres.
- Darwin, C.R. 1872. *The Expresión of the Emotions in Man and Animals*. John Murray, Londres.
- Dennett, D.C. 1999. *La Peligrosa Idea de Darwin: Evolución y Significados de la Vida*. Galaxia Gutenberg, Barcelona.
- Dewey, J. 1896. The reflex arc concept in psychology. *Psychol. Rev.* 3: 357-370.
- Fodor, J.A. 1975. *The Language of Thought*. Crowell, Nueva York.
- García, J., Kimeldorf, D.J. y Koelling, R.A. 1955. A conditioned aversion towards sacharin resulting from exposure to gamma radiation. *Science* 122: 157-158.
- Harlow, H. 1958. The nature of love. *Amer. Psychol.* 13: 673-685.
- Heschl, A. 2002. *The Intelligent Genome*. Springer, Berlin.
- Hume, D. 1777/2007. *An Enquiry concerning Human Understanding*. Oxford Univ. Press.
- Jablonka, E. y Lamb, M. 1995. *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Jablonka, E. y Lamb, M.J. 2005. *Evolution on Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. The MIT Press, Cambridge MA.

- Jablónka, E. y Lamb, M.J. 2010. Transgenerational epigenetic inheritance. Pp. 137-174. *En*: Pigliucci, M. y Müller, G.B. (eds.) *Evolution: the Extended Synthesis*. MIT Press, Cambridge MA.
- James, W. 1890. *The Principles of Psychology*. Henry Holt.
- Kant, I. 1781/1960. *Crítica de la Razón Pura*. Losada, Buenos Aires.
- Krechevsky, I. 1932. "Hypothesis" in rats. *Psychol. Rev.* 39: 516-532.
- Lamarck, J.B. 1809. *Philosophie Zoologique*. Traducido al castellano y reeditado como "Filosofía Zoológica" 1986. Alta Fulla, Barcelona.
- Ledón-Rettig, C.C., Richards, C.L. y Martin, L.B. 2012. Epigenetics for behavioral ecologists. *Behav. Ecol.* 24: 311-324.
- Lee, C.H., Herman, T., Clandinin, T.R., Lee, R. y Zipursky, S.L. 2001. N-cadherin regulates target specificity in the Drosophila visual system. *Neuron* 30: 437-450.
- Lehrman, D.S. 1953. A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. *Q. Rev. Biol.* 28: 337-33.
- Liebenberg, L. 2013. *The Origin of Science*. New Africa books – David Philip imprint.
- Locke, J. 1689/1996. *An Essay Concerning Human Understanding*. Hackett, Indianapolis.
- Lorenz, K. 1971. *Evolución y Modificación de la Conducta*. Siglo XXI, México.
- Meaney, M.J. 2001. Maternal care, gene expression and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations. *Annu. Rev. Neurosci.* 24: 1161-1182.
- Mineka, S., Keir, R. y Price, V. 1980. Fear of snakes in wild- and laboratory-reared rhesus monkeys *Macaca mulatta*. *Learn. & Behav.* 8: 653-663.
- Monod, J. 1979. Théories de langage, théories du apprentissage. Pp. 291. *En*: Piatelli-Palmarini, M. (ed.). *Le Débat entre Jean Piaget et Noam Chomsky*. Éd. du Seuil, Paris.
- Montague, P.R., P. Dayan y T.J. Sejnowski 1996. A framework for mesencephalic dopamine systems based on predictive Hebbian learning. *J. Neurosci.* 16: 1936-47.
- Odling-Smee, F.J., Laland, K.N. y Feldman, M.W. 2003. *Niche Construction. The Neglected Process in Evolution*. Princeton Univ. Press, Princeton NJ.
- Pavlov, I.P. 1927. *Conditioned Reflexes: An Investigation of the Physiological Activity of the Cerebral Cortex*. Trad. Y ed- G.V. Anrep. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Piaget, J. 1950/99. *The Construction of Reality in the Child*. Routledge, Londres.
- Pinker, S. 1994/95. *El Instinto del Lenguaje*. Alianza Ed., Madrid.
- Pinker, S. 2002/03. *La Tabla Rasa. La Negación Moderna de la Naturaleza Humana*. Paidós, Barcelona.
- Platón. *Dialogos*. S.L.U. Espasa Libros, Madrid.
- Plomin, R., DeFries, J.C., Knopik, V.S. y Neiderhisser, J.M. 2013. *Behavioral Genetics*. Worth Publ., Nueva York.
- Plotkin, H. 1994. *Darwin Machines and the Nature of Knowledge*. Allen Lane, Londres.
- Popper, K.R. 1972. *Objective Knowledge. An Evolutionary Approach*. Oxford Univ. Press.
- Powers, W.T. 1973. *Behavior: The Control of Perception*. Aldine de Gruyter, Nueva York.
- Pross, A. 2012. *What is Life? How Chemistry becomes Biology*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Ridley, M. 2003. *Nature via Nurture: Genes, Experience and What Makes Us Human*. Harper Collins, Londres.
- Romanes, G.J. 1882. *Animal Intelligence*. Kegan Paul, Trench & Co., Londres.
- Schmucker, D., Clemens, J.C., Shu, H., Worby, C.A., Xiao, J., Muda, M., Dixon, J.E. y Zipursky, S.L. 2000. *Drosophila Dscam* is an axon guidance receptor exhibiting extraordinary molecular diversity. *Cell* 101: 671-684.
- Skinner, B.F. 1948. *Walden Two*. Prentice Hall.
- Skinner, B.F. 1974. *About Behaviorism*. Knopf, Nueva York.
- Tessier-Lavigne, M. y Goodman, C.S. 1996. The molecular biology of axon guidance. *Science* 274: 1123-1133.
- Thorndike, E.L. 1911. *Animal Intelligence*. MacMillan, Nueva York.
- Tinbergen, N. 1970. *El Estudio del Instinto*. Siglo XXI, México.
- Trinh, M.A., Kaphazan, H., Wek, R.C., Pierr, P., Cavener, D.R. y Klann, E. 2012. Brain-specific disruption of the eIF2 α Kinase PERK decreases ATF4 expression and impairs behavioral flexibility. *Cell Rep.* 1: 676-688
- Watson, J.B. 1924. *Behaviorism*. WW Norton, Nueva York.
- Wu, Q. y Maniatis, T. 1999. A striking organization of a large family of human neural cadherin-like cell adhesion genes. *Cell* 97: 779-790.

Información del Autor

Juan Moreno Klemming se doctoró en ecología animal por la Universidad de Uppsala (Suecia) y actualmente es profesor de investigación del CSIC en el Departamento de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Desde 1980 ha estudiado diversos aspectos de la ecología evolutiva y eco-fisiología de aves en Suecia, España, Antártida y Patagonia, especialmente en relación con la reproducción. Ha publicado más de 190 trabajos científicos en revistas internacionales sobre estos temas, además de varios artículos divulgativos, capítulos de libro, y dos libros.