

Evolución del aprendizaje: fundamentos metateóricos a un siglo de la tesis de Thorndike

Mauricio R. PAPINI
Texas Christian University

Resumen

A cien años de la tesis doctoral de Thorndike, se abre una nueva oportunidad para reflexionar sobre los fundamentos del estudio de la evolución del aprendizaje. Durante las últimas décadas, dichos estudios han estado influenciados por un enfoque ecológico que enfatiza el significado adaptativo del aprendizaje. Avances recientes en biología evolutiva demuestran un alto grado de conservación del genotipo y fenotipo de especies divergentes. Estos descubrimientos proporcionan una base biológica al enfoque de procesos generales que Thorndike propuso en su tesis y según el cual los mecanismos de aprendizaje serían comunes a un amplio espectro de especies.

Palabras clave: Thorndike, procesos generales, enfoque ecológico, estasis evolutiva, módulos de aprendizaje, cooptación.

Abstract

A hundred years after Thorndike's dissertation, the comparative psychology of learning seems ready for a reassessment of its foundations. Research has been influenced in recent decades by an ecological view that emphasizes adaptive significance. Recent progress in evolutionary biology suggests that many aspects of the genotype and phenotype of widely divergent species are strikingly stable. Such findings provide a sound biological basis for the type of general-process view of learning advocated by Thorndike in his dissertation, according to which learning mechanisms are common to a wide range of species.

Key words: Thorndike, general processes, ecological view, evolutionary stasis, learning modules, cooption.

El enfoque ecológico

La psicología comparada del aprendizaje se ha visto influenciada en las últimas décadas por un *enfoque ecológico* que enfatiza el ajuste adaptativo entre lo que un animal aprende y las condiciones ecológicas que caracterizan su medio. Estas presiones ecológicas operaron, presumiblemente, como fuerzas selectivas en los ancestros de este animal, modelando la evolución de los procesos de aprendizaje de acuerdo con las mismas reglas que se aplican a cualquier característica biológica. En su formulación más extrema, este enfoque predice un ajuste delicado entre las capacidades de aprendizaje de una especie dada y las presiones ecológicas típicas del ambiente natural de tal especie. Por lo tanto, los procesos de aprendizaje son concebidos como *adaptaciones*, es decir, caracteres que son producto de la selección natural, relativamente específicos o típicos de una especie o de un grupo de especies altamente emparentadas. De

acuerdo con el enfoque ecológico del aprendizaje, el investigador debería elegir las especies a comparar partiendo de consideraciones sobre la función adaptativa de la conducta bajo estudio (Kamil & Clemens, 1990). Especialmente relevante es la comparación de especies altamente emparentadas (i.e., con un ancestro común relativamente reciente), pero que se caractericen por una ecología divergente. Esta combinación permitiría explicar diferencias en las capacidades de aprendizaje de tales especies en términos de las presiones ecológicas divergentes más que en términos de historia filogenética.

Una excelente analogía morfológica de este enfoque ecológico del aprendizaje puede encontrarse en los ejemplos de evolución divergente de especies distribuidas en las islas de un archipiélago, tales como las diferencias en la forma del pico de los pinzones de las Islas Galápagos (Grant, 1986). Algunas especies de pinzones que se alimentan de granos relativamente grandes

y duros han evolucionado presentando picos anchos y suficientemente fuertes para romper las semillas y alimentarse del contenido. En cambio, especies que se alimentan de arañas y pequeños insectos, o del néctar de las flores, exhiben picos mucho más delgados y largos, adecuados para el manejo de este tipo de alimento. Es posible que de la misma manera en que la selección natural ha modelado la morfología del pico de los pinzones, también haya modelado los procesos de aprendizaje en especies para las que el éxito reproductivo depende de la capacidad del animal para adquirir cierto tipo de información. El ímpetu para el desarrollo de este enfoque ecológico lo dieron, durante las décadas de 1960 y 1970, una serie de descubrimientos que sugerían serias violaciones a principios previamente considerados como generales. Por ejemplo, García y Koelling (1966) notaron que la rata adquiere una respuesta aversiva a un estímulo apareado con la administración de rayos X (lo que resulta en malestares gastrointestinales), mucho más rápidamente cuando el estímulo es un sabor relativamente nuevo para el animal que cuando es un estímulo externo, como un tono. Viceversa, el tono se convierte más fácilmente que el sabor en un estímulo aversivo condicionado cuando es apareado con un choque eléctrico que cuando es apareado con los rayos X. Tal interacción entre estímulos condicionados e incondicionados, según la cual ciertas combinaciones son más efectivas que otras, descartan la posibilidad de que los estímulos sean intrínsecamente inefectivos (por ejemplo, poco discriminables o motivantes), y sugieren que el animal está preorganizado para adquirir cierta clase de asociaciones. Descubrimientos similares ocurrieron en el área del aprendizaje de escape y evitación (Bolles, 1970) y en la sensibilidad diferencial al reforzamiento instrumental de respuestas típicas de la especie (Shettleworth, 1972). Lo que estos resultados sugirieron en su momento es que no todos los estímulos tienen la misma probabilidad de asociarse entre sí, es decir, que existirían serios límites al principio de *equipotencialidad* que, implícita o explícitamente, había sido asumido desde principios de siglo como válido.

Principios como el de la equipotencialidad de estímulos, el del intervalo óptimo entre estímulos, y el del gradualismo de la adquisición (todos presuntamente violados por las aversiones a sabores), sugirieron la idea de que la selección natural modela los procesos de aprendizaje favoreciendo conexiones que aparecen, intuitivamente, como más adaptativas respecto a otras que raramente puedan ser experimentadas por los animales bajo condiciones naturales. Siguiendo con el ejemplo de las aversiones a sabores, para un animal omnívoro como la rata sería ventajoso poder asociar el sabor de los alimentos que ingiere (especialmente si se trata de alimentos nuevos) con las consecuencias de la ingestión (dolores gastrointestinales), que asociar estímulos

exteroceptivos como sonidos o patrones visuales con tales estados internos. La aversión al sabor le permitiría al animal evitar la ingesta de alimentos tóxicos, mientras que la aversión a estímulos exteroceptivos lo llevaría a evitar aquellos lugares asociados al alimento tóxico, pero no necesariamente los alimentos tóxicos *per se*. Es esta relevancia ecológica la que explica el significado adaptativo de cualquier característica biológica, incluyendo el comportamiento y los procesos de aprendizaje. Es de esperar que tal selectividad asociativa (LoLordo & Droungas, 1989) sea bastante general pues cada especie está supuestamente adaptada a una combinación única de presiones selectivas. Así como el pico de los pinzones de las Galápagos, los procesos de aprendizaje estarían adaptados a las condiciones ecológicas más o menos únicas de cada especie.

Thorndike y el enfoque de procesos generales

Este enfoque ecológico puede contraponerse al llamado *enfoque de procesos generales*, cuyo origen está también vinculado a la teoría darwiniana de la evolución y, en particular, al trabajo de Thorndike. De acuerdo con este enfoque, los procesos de aprendizaje serían básicamente los mismos en todas las especies capaces de adquirir información y utilizarla en la modificación del comportamiento. En su origen, la existencia de procesos generales fue tomada como evidencia de *continuidad mental* entre especies, una premisa que Darwin asumió como central en su teoría. En efecto, la idea de la modificación gradual de los caracteres biológicos, incluyendo las capacidades psicológicas, sugiere una continuidad entre especies. Las manifestaciones complejas de cierta habilidad, en una especie determinada, debe tener sus raíces en manifestaciones más simples de la misma función en los ancestros de tal especie. Fue esta idea de continuidad mental la que ofreció el ímpetu necesario para el despegue de la psicología comparada, aportando un argumento teórico plausible y, en principio, demostrable para comprender la «evolución mental».

Darwin mismo estuvo en vanguardia de lo anterior al comparar la expresión de las emociones en una variedad de especies (1873) y al estudiar la habilidad de las lombrices para desarrollar «imágenes mentales» de objetos en su ambiente inmediato (1881), si bien con métodos altamente cuestionables de acuerdo con estándares contemporáneos. Gran parte de la evidencia constaba de anécdotas narradas por observadores de objetividad dudosa y aceptadas de manera acrítica por Darwin y sus seguidores inmediatos. Por ejemplo, en su famoso libro *Animal intelligence*, Romanes (1882, p. 40) transcribe una descripción proporcionada por un supuesto testigo de la habilidad de las ratas para robar huevos. De acuerdo con este «observador», en una noche de insomnio y mientras descansaba en la cocina de su casa, pudo

observar un grupo de ratas formando una línea desde una canasta que contenía huevos hasta su cueva fuera de la casa, mientras se pasaban los huevos de una a otra con sus miembros anteriores. Que Romanes hubiera aceptado tal descripción como evidencia de planeamiento y organización grupal, indica claramente el nivel acrítico predominante y el sesgo con que se manejaba la información. Tal era el deseo de demostrar la premisa darwiniana de la continuidad mental.

La obra inicial de Thorndike (1898, 1911) puede enmarcarse dentro de la reacción generalizada que provocó el enfoque anecdotalista en otros científicos de ese período. Como estudiante de doctorado, Thorndike demostró tener una gran capacidad creativa para desarrollar situaciones de observación más o menos controladas y para concentrar su atención en medidas comportamentales que fueran fácilmente cuantificables. Pero su punto de partida era el mismo de sus predecesores: la premisa de la continuidad mental entre especies. Thorndike (1911, p. 278; las traducciones al castellano son del autor):

«La más importante de todas las habilidades primordiales es la habilidad de aprender. Como otras capacidades, la de aprender también ha evolucionado. La serie animal muestra un desarrollo desde animales cuyo sistema de conexiones experimenta sólo alguna o ninguna modificación permanente debido a la experiencia, hasta los animales cuyas conexiones son en gran medida creadas por el uso y el desuso, la satisfacción y la molestia».¹

Imbuído de las nociones de *scala naturae* (Aristóteles) y *evolución* (Darwin), Thorndike aceptaba la ausencia de abismos evolutivos entre especies, enfatizando la evolución gradual de la capacidad de aprender desde su ausencia total en animales cuyos sistemas nerviosos son inmodificables, hasta la de aquellos que poseen la capacidad de modificar sus conexiones a partir de la experiencia. Sin concordar completamente con el punto de vista conductista que se tornaría explícito en esos mismos años, Thorndike (1911, pp. 4-5) busca un lugar y una justificación para el estudio puramente conductual de la inteligencia animal:

«Me propongo definir y clarificar en este ensayo lo que cada estudioso de la psicología animal abierto a nuevas ideas siente vagamente en una primera instancia. Los estudios incluidos en este volumen producen en su autor un respeto creciente por la psicología como una ciencia del comportamiento, una voluntad de establecer un continuo entre la psicología y la fisiología y, también la seguridad de que el estudio de la conciencia por el mero hecho de inferir lo que una persona puede hacer o no, es tan adecuado como el estudio de la conducta por el mero propósito de inferir qué estados de conciencia esa persona puede tener o tendrá. Este ensayo intentará defender estos postulados y demostrar además que la psicología puede ser, al menos en parte, tan independiente de la introspección como lo es la física».²

Thorndike está a punto de inaugurar el enfoque de procesos generales, identificando una serie de regularidades de validez prácticamente universal que deriva de su trabajo empírico con una variedad de especies. En el léxico de aquel entonces, define tales regularidades como leyes, y aplica tales leyes para explicar cómo la conducta de un pollito varía gradualmente en función de la práctica y el reforzamiento, cómo un gato adquiere nuevas conductas o cómo la imitación de gestos motrices de un mono puede entenderse a partir de las mismas leyes que explican otras formas de aprendizaje. Thorndike redujo estas regularidades a sus tres famosas leyes del comportamiento: la del instinto, la de la práctica y la del efecto:

«La ley del comportamiento original, o ley del instinto, es por lo tanto aquella según la cual *un animal responderá a cualquier situación, al margen del aprendizaje, en virtud de la naturaleza hereditaria de sus sistemas de recepción, conexión y acción*».³ (Thorndike, 1911, p. 241, énfasis del propio Thorndike en todas las citas).

«La ley de la práctica dice que: *la fortaleza de la conexión entre una respuesta y una situación –a igualdad del resto de los factores– será directamente proporcional al número de veces que la respuesta ha sido conectada con tal situación y al vigor y duración promedio de las conexiones*».⁴ (Thorndike, 1911, p. 244).

1. «The most important of all original abilities is the ability to learn. It, like other capacities, has evolve. The animal series shows a development from animals whose connection-system suffers little or no permanent modification by experience to animals whose connections are in large measure created by use and disuse, satisfaction and discomfort».

2. «What each open-minded student of animal psychology at first hand comes thus to feel vaguely. I propose in this essay to try to make definite and clear. The studies reprinted in this volume produced in their author an increased respect for psychology as the science of behavior, a willingness to make psychology continuous with physiology, and a surety that to study consciousness for the sake of inferring what a man can or will do, is as proper as to study behavior for the sake of inferring what conscious states he can or will have. This essay will attempt to defend these positions and to show further that psychology may be. at least in pan, as independent of introspection as physics is».

3. «The law of original behavior, or the law of instinct, is then that to any situation an animal will. apart from learning. respond by virtue of the inherited nature of its reception- connection- and action-systems».

4. «The Law of Exercise is that: Any response to a situation will. other things being equal. be more strongly connected with the situation in proportion to the number of times it has been connected with that situation and to the average vigor and duration of the connections».

«La ley del efecto dice que: *entre las diversas respuestas emitidas en la misma situación, aquellas que van acompañadas o seguidas inmediatamente por satisfacción para el animal quedarán, a igualdad del resto de los factores, más firmemente conectadas con la situación, de modo que cuando ésta vuelva a ocurrir, será más probable que se repitan tales respuestas; aquellas que van acompañadas o seguidas inmediatamente por molestias para el animal, si todo lo demás permanece igual, verán debilitadas sus conexiones con la situación, de tal manera que cuando ésta ocurra nuevamente, será menos probable que se repitan esas respuestas. Cuanto mayor sea la satisfacción o la molestia, mayor será el efecto de fortalecimiento o debilitamiento de la conexión*». ⁵ (Thorndike, 1911, p. 244).

La visión conexionista de Thorndike adquiere ribetes verdaderamente actuales cuando especula sobre la manera en que las leyes de la práctica y del efecto pueden afectar la estructura misma del sistema nervioso para sustentar la capacidad de aprendizaje. Esta es la hipótesis de Thorndike (1911, pp. 247-248) sobre las bases neurobiológicas de la ley del efecto:

«Las conexiones formadas entre la situación y la respuesta están representadas por conexiones entre unas neuronas y otras, de manera que las perturbaciones o corrientes neuronales que se originan en la una son conducidas a la otra a través de sus sinapsis. La fuerza o debilidad de una conexión significa que la probabilidad de que la corriente sea conducida de la una a la otra, en vez de hacia algún otro lugar, será mayor o menor. La fuerza o debilidad de una conexión es una condición de la sinapsis. En qué consiste exactamente tal condición de la sinapsis es un tema de especulación. Una conexión íntima podría significar la unión protoplasmática, o la proximidad espacial de las neuronas, o una mayor permeabilidad de la membrana, o una menor resistencia eléctrica, o una condición química favorable. Denominaremos familiaridad sináptica a esta condición indefinida que es un correlato de la fuerza de una conexión entre la situación y la respuesta. Por lo tanto, la modificabilidad o habilidad de cambiar la conexión de una neurona es igual a su poder para alterar la familiaridad de sus sinapsis». ⁶

El ingenio de Thorndike parece compensar las carencias propias de su época, cuando el estudio de aspectos básicos del funcionamiento del sistema nervioso había dado recientemente sus primeros pasos. Esta hipótesis de Thorndike es muy cercana a la que utilizó su contemporáneo Ramón y Cajal (citado en Morris, 1994, p. 137) para explicar cómo un pianista aprende a ejecutar su instrumento o un pensador a razonar:

«Se podría proponer, en primer lugar, que las conexiones preexistentes son reforzadas por la práctica, añadiendo después la suposición de que se podrían llegar a establecer nuevas vías por medio de la ramificación y el aumento progresivo en el tamaño de las arborizaciones tanto dendríticas como axónicas». ⁷

Y aún cercana a la definición de la sinapsis hebbiana (Hebb, 1949, p. 180), implementada en muchos modelos contemporáneos de rede neuronales, según la cual:

«De acuerdo con estas ideas, el aprendizaje consiste en un cambio perdurable de la facilitación de las actividades de estructuras neuronales específicas. Este cambio ocurre cuando dos estructuras (sean vías individuales o ensambles) que poseen suficientes conexiones anatómicas están activas al mismo tiempo». ⁸

La sinapsis hebbiana y otras nociones similares son regularidades de carácter general, en el más genuino espíritu thordikiano, ampliamente utilizadas en la actualidad como mecanismos plausibles en modelo de almacenamiento de información en el sistema nervioso o central (Schmajuk, 1997). En el plano de la conducta, existe también un cierto acuerdo tácito sobre la generalidad de ciertos procesos fundamentales, tales como la adquisición, extinción, recuperación espontánea, discriminación, generalización, y otros similares. Estos se aplican incluso a fenómenos tales como las aversiones gustativas que forman la base empírica del enfoque ecológico. Y fue esta misma convicción la que llevó a Thorndike a proponer su visión gradualista de la evolución del aprendizaje, según la

5. «The Law of Effect is that: *Of several responses made to the same situation, those which are accompanied or closely followed by satisfaction to the animal will, other things being equal, be more firmly connected with the situation, so that when it recurs, they will be more likely to recur; those which are accompanied or closely followed by discomfort to the animal will, other things being equal, have their connections with that situation weakened. so that, when it recurs, they will be less likely to occur; the greater the satisfaction or discomfort, the greater the strengthening or weakening of the bond*».

6. «The connections formed between situation and response are represented by connections between neurones and neurones, whereby the disturbance or neural current arising in the former is conducted to the latter across their synapses. The strength or weakness of a connection means the greater or less likelihood that the same current will be conducted from the former to the latter rather than to some other place. The strength or weakness of the connection is a condition of the synapses. What condition of the synapse it is remains a matter for hypothesis. Close connection might mean protoplasmatic union, or proximity of the neurones in space, or a greater permeability of a membrane, or a lowered electrical resistance, or a favorable chemical condition of some other sort. Let us call this undefined condition which parallels the strength of a connection between situation and response the intimacy of the synapse. Then the modifiability or connection changing of a neurone equals its power to alter the intimacy of its synapses».

7. «One may do so by proposing, first, that pre-existing connections are reinforced by the exercise and then by adding the supposition that new pathways become established by ramification and progressive increase in the size of arborizations, both dendritic and axonal».

8. «Learning according to the present ideas consists of a lasting change of facilitations between the activities of specific neural structures. The change results when two structures (single pathways or assemblies) that have sufficient anatomical connections are active at the same time».

cual no existirían transiciones dramáticas o saltos cualitativos entre las especies, sino la mera acumulación de componentes y, tal vez, la presencia de sistema de conexiones más eficaces. Haciendo uso de la premisa aristotélica del ordenamiento gradual de los organismos según el grado de su sensibilidad, conocida como *scala naturae*, Thorndike (1911) describe el siguiente ejemplo hipotético. Nos pide que imaginemos dos animales, una lombriz y un pollito, bajo control de un estímulo externo y pudiendo optar entre dos respuestas. Una de estas conductas tiene el efecto de mantener las condiciones externas prevalecientes. La otra, en cambio, permite al animal modificar su ambiente en dirección de un estado óptimo, cualquiera que fuese su definición de acuerdo a la especie. Aunque las condiciones de aprendizaje sean las mismas, Thorndike mantiene que el fortalecimiento de la asociación entre los estímulos externos y la respuesta que tiene consecuencias óptimas para el animal se establecerá más rápido en el pollito que en la lombriz. ¿Por qué? Simplemente porque las aves son más avanzada que los anélidos. Muy pocos psicólogos comparados contemporáneos estarían de acuerdo con este tipo de razonamiento basado en la noción de que los animales cuyo nivel de organización aparece como relativamente más simple (tales como un anélido), sean más lentos en adquirir cualquier comportamiento, no importa cuan relevante sea el aprendizaje para el ajuste a las condiciones naturales de vida de tal animal.

El intento por reducir la variedad de formas de aprendizaje en unas pocas leyes conduce a Thorndike a una visión drásticamente simplificada de la evolución del aprendizaje. La premisa central sigue siendo el gradualismo darwiniano de la continuidad mental; tal gradualismo evolutivo encierra la paradoja según la cual la evolución del aprendizaje tendría más que ver con la *estasis* de sus procesos fundamentales, que con su *cambio* y *transformación* a través de la filogenia. Thorndike (1911, pp. 280-281) resume su visión de la evolución del aprendizaje con estas palabras:

«Si mi análisis es correcto, la evolución del comportamiento es un problema relativamente simple. Formalmente, un cangrejo, un pez, una tortuga, un perro, un gato, un mono y un niño tienen intelecto y caracteres muy similares. Todo ellos son sistemas de conexiones sujetos a cambios por las leyes de la práctica y el efecto. Las diferencias son: primero, en las conexiones concretas y particulares, en *qué* estimula al animal a responder, *qué* respuestas se efectúan, *qué* estímulo se conecta con *qué* respuesta y, segundo, en el grado de habilidad para aprender — en la magnitud de la influencia de un grado particular de satisfacción o molestia sobre la conexión que produce tal efecto».⁹

Ejemplos de conservadurismo evolutivo

Desde el punto de vista ecológico, la anterior afirmación de Thorndike carece de sentido. ¿Cómo podrían especies adaptadas a condiciones ecológicas tan diversas como un pez y un mono compartir mecanismos de aprendizaje, tal como postula Thorndike en la cita previa? Las diferencias en el tipo de presiones de selección son abismales y, en consecuencia, el resultado de una historia tan divergente debería ser la producción de organismos completamente diferentes en sus características biológicas, incluyendo los procesos de aprendizaje. Si los mecanismos de aprendizaje son tan adaptativos como otras características biológicas, deberían variar en función de las propiedades del nicho ecológico en el que las especies evolucionaron. Pero cabe preguntarse: ¿es esta visión ecológica adecuada para comprender la evolución de todos los caracteres biológicos que conforman un organismo? O por el contrario: ¿hay caracteres que cambian más que otros?

A menudo confundimos «evolución» con «cambio» o «transformación» sin darnos cuenta que tales cambios (divergencia) ocurren en un contexto de estasis o conservación (Papini, 1998). Mientras que la forma y tamaño del pico de los pinzones de las Galápagos muestra claros indicios de divergencia, otros caracteres de estas aves muestran —como ilustra la figura 1— un alto grado de conservación. Las plumas (comunes a toda la *Clase Aves*), los ojos (comunes a todo el *Subfilo Vertebrata*), y la simetría bilateral (común al *Superfilo Bilateria*), a diferencia del pico, son algunos aspectos altamente conservados del fenotipo de los pinzones. ¿A cuál de estos caracteres se parecerán más los procesos de aprendizaje: a aquellos que divergen con facilidad, como la forma del pico, o a los que muestran un obstinado conservadurismo, como la simetría bilateral?

Existen muchas características biológicas que muestran un alto grado de conservación, tanto a nivel de genotipo como de fenotipo. Tal vez el descubrimiento más importante de la biología del Siglo XX haya sido el del *código genético*, según el cual tripletes de bases en la molécula del ácido desoxirribonucleico (ADN) determinan la identidad de cada aminoácido en la secuencia de aminoácidos que constituye una proteína. Tal código genético es prácticamente universal entre los seres vivos (las escasas violaciones conocidas son un dato relativamente menor), y ciertamente universal entre los animales. Existen numerosos ejemplos de genes y grupos de genes que han permanecido estables durante millones de años. Entre ellos, tal vez el grupo de genes

9. "If my analysis is true, the evolution of behavior is a rather simple matter. Formally the crab, fish, turtle, dog, cat, monkey and baby have very similar intellects and characters. All are systems of connection subject to change by the law of exercise and effect. The differences are: first, in the concrete particular connections, in *what* stimulates the animal to response, *what* responses it makes, *what* stimulus connects with *what* response, and second, in the degree of ability to learn—in the amount of influence of a given degree of satisfyingness or annoyingness upon the connection that produced it».

mejor estudiado desde el punto de vista comparativo sea el denominado *grupo Hox*, que aparece en variaciones homólogas en prácticamente todos los filos animales vivientes (Carroll, 1995). Los genes de este grupo son puramente regulatorios, es decir, producen proteínas cuya única función parece ser la de afectar la activación de otros genes. Su función radica en determinar la identidad de los diferentes segmentos que conforman el eje cefálico-caudal de los animales, independientemente del tipo de estructura que eventualmente se desarrollará en cada segmento. La mutación de estos genes Hox produce cambios en la identidad de los segmentos, que en lugar de desarrollar un par de antenas (en un insecto, por ejemplo), desarrollan un par de alas. La similitud de estos genes en especies cuya organización corporal es tan diferente como la de los nematodos, los insectos, los equinodermos y los vertebrados es un ejemplo notable de conservadurismo evolutivo. Algo similar ocurre con genes cuya función es determinar ritmos circadianos y que aparecen conservados en hongos, moscas y ratones (Dunlap, 1996).

Uno de los ejemplos clásicos de estabilidad fenotípica es el de la proteína mitocondrial denominada *citocromo-c*, que participa en el transporte de oxígeno. Esta proteína tiene una conformación tan general que ha permitido los primeros ejercicios de taxonomía molecular en la década de 1960 (Fitch & Margoliash, 1967). La estructura de esta proteína permite comparar organismos tales como un hongo, un roble, una levadura y un chimpancé sobre una base común, a pesar de que

muy pocos aspectos del fenotipo de estos organismos es comparable. La estasis neural, tanto funcional como morfológica, es también común. Por ejemplo, las neuronas de los cnidarios, animales como las medusas y los corales, cuyo sistema de redes neurales difusas es ampliamente considerado como el más simple en el reino animal, exhiben una serie de características neurofisiológicas iguales a las de las neuronas de los vertebrados (Spencer, 1989). Algunas propiedades similares incluyen la presencia de potenciales postsinápticos graduales excitatorios e inhibitorios, potenciales de placa terminal, sumación temporal y espacial de potenciales y sinapsis eléctricas. La liberación de neurotransmisores en sinapsis químicas depende también del calcio, tal como ocurre en los mamíferos.

Señales de conservadurismo evolutivo pueden apreciarse también en la organización macro y micro-anatómica del sistema nervioso de los vertebrados (Papini, Salas & Muzio, en prensa). Poblaciones neuronales homólogas de las principales áreas que se observan en el telencéfalo de los mamíferos pueden detectarse en prácticamente todas las clases de vertebrados (Northcutt, 1995; Striedter, 1997). En algunos casos, la homología se extiende a algunos aspectos funcionales, tales como el efecto de lesiones cerebrales sobre el aprendizaje. Por ejemplo, las lesiones hipocámpicas en mamíferos, o en regiones consideradas homólogas en otros vertebrados tales como aves, anfibios y peces teleósteos, tienen efectos similares en el aprendizaje espacial y la extinción de comportamientos instrumentales (Papini, Muzio

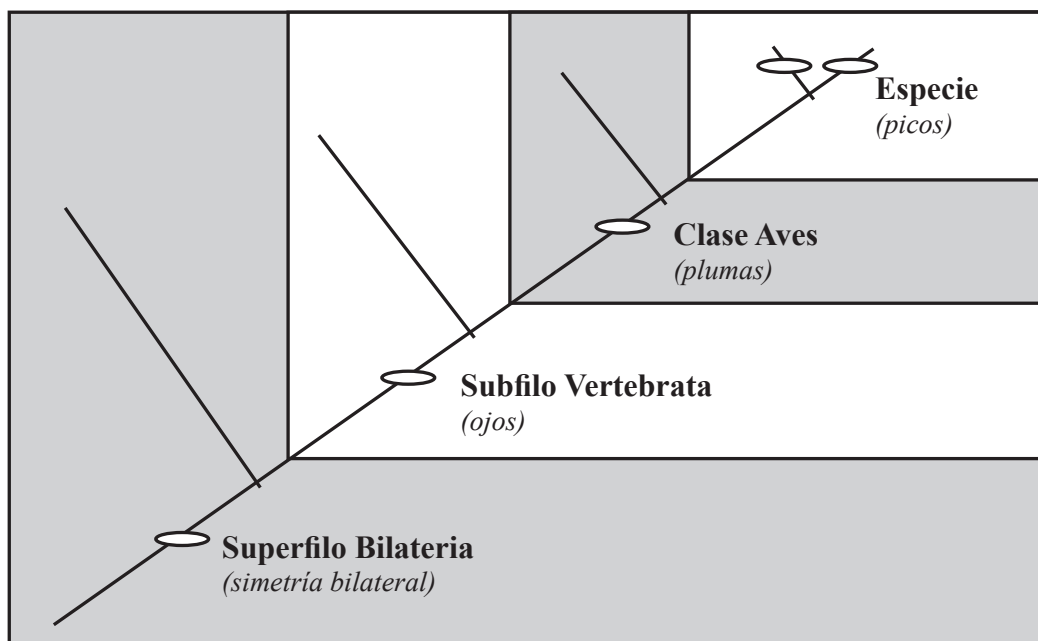


Figura 1. Representación de niveles taxonómicos progresivamente más generales. desde especie (arriba) hasta superfilo (abajo). Con referencia a las aves, hay caracteres específicos para cada nivel taxonómico. La distribución de un carácter dado puede ser muy restringida o muy general, pero el valor adaptativo es independiente de su distribución.

& Segura, 1995; Salas *et al.*, 1996; Sherry, Jacobs & Gaulin, 1992).

Si estos aspectos conservadores del reino animal son tan obvios ¿por qué se dejan a un lado en el momento de considerar aspectos evolutivos del aprendizaje? ¿Por qué un enfoque evolucionista del aprendizaje se identifica de una manera tan exclusiva con ideas de significación adaptativa y valor ecológico? En parte, esto ocurre porque las diferencias fenotípicas son más fácilmente apreciables cuando se dan en el nivel de la especie que cuando se presentan a niveles taxonómicos superiores. Por ejemplo, las diferencias en la forma y tamaño del pico de los pinzones es una característica biológica destacable porque se trata de una característica específica de cada especie. De la misma manera, cuando la capacidad de aprendizaje aparece restringida a una especie o a un grupo relativamente pequeño de especies, pareciera que su significado adaptativo fuera obvio. Ejemplos tales como la improntación (restringida a aves precoces), el aprendizaje del canto (presente en algunas especies de aves paseriformes), la memoria espacial en aves que almacenan semillas (algunas especies aisladas de varias familias), o el lenguaje humano sobresalen como adaptaciones precisamente por su escasa generalidad filogenética. Pero suponer que sólo los caracteres propios de una especie, o un género, son verdaderas adaptaciones sería limitar seriamente el concepto de adaptación (Stearns, 1992). El hecho de que la distribución taxonómica de un carácter biológico exceda el nivel de especie o género no le quita valor adaptativo al carácter. Pocos se animarían a poner en duda el valor adaptativo de estructuras tales como las plumas de las aves, los miembros de los tetrápodos, o los ojos de los vertebrados simplemente porque son caracteres generales. Por la misma razón, la generalidad del reforzamiento instrumental basado en alimento o de la conducta instrumental de desplazarse en el espacio o de manipular una palanca no debiera inducirnos a sospechar que se trata de fenómenos arbitrarios que, de alguna manera, son generados por las condiciones «artificiales» en que se llevan a cabo la mayoría de los experimentos de aprendizaje. El hecho de que un pequeño trozo de alimento pueda ser utilizado como reforzador en una amplia gama de situaciones y especies no le quita valor adaptativo (Papini & Ishida, en prensa).

Evolución modular y cooptación

Aunque es posible que algunos fenómenos de aprendizaje sean extremadamente restringidos, el conocimiento acumulado en el último siglo de trabajo desde la tesis de Thorndike (1898) sugiere que la mayoría de estos fenómenos son generales. Tal vez, como sugirió Dickinson (1980), esta generalidad se relaciona con dimensiones comunes a una amplia variedad de nichos

ecológicos. Por ejemplo, los mecanismos de aprendizaje parecen estar diseñados para captar regularidades temporales y espaciales del ambiente que contienen información útil para el animal. El tiempo y el espacio pueden ser concebidos como dimensiones comunes a una gran variedad de nichos.

La habituación y la sensibilización son probablemente comunes a todos los animales con sistema nervioso (Haralson & Haralson, 1988; Johnson & Wuensch, 1994). La capacidad de aprender asociaciones simples, tales como las que se desarrollan en situaciones básicas de condicionamiento clásico e instrumental, es posiblemente común a todos los animales con simetría bilateral (Bitterman, 1996; Carew & Sahley, 1986). Algunos procesos de aprendizaje tales como la adquisición, extinción, discriminación y generalización son tan generales que parecen desafiar las variaciones en contexto ecológico (Macphail, 1982). Parafraseando a Darwin (1859/1993, pp. 261-262), se podría decir que las «condiciones de existencia» (es decir, las presiones ecológicas) parecieran tener que adaptarse a estos caracteres,

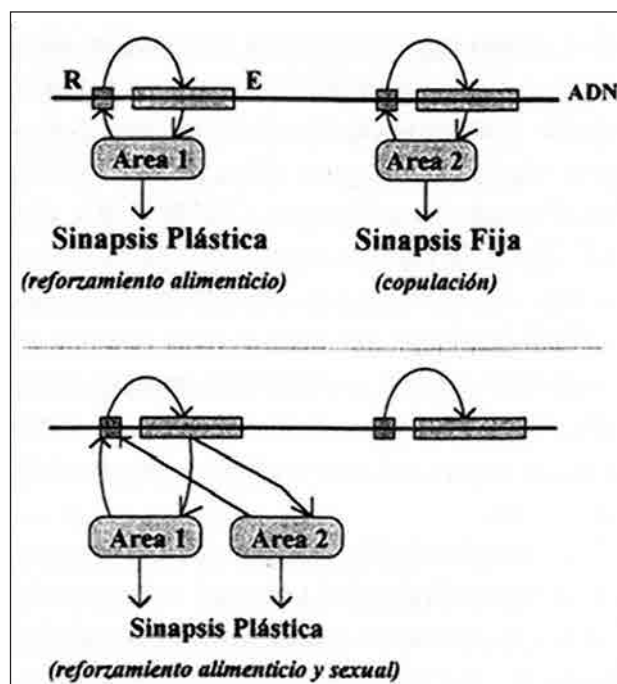


Figura 2. Una representación hipotética del proceso de cooptación. La parte superior representa la condición ancestral, mientras que la parte inferior es la condición derivada. Un gen estructural (E), con su correspondiente regulador (R), interviene en la generación de una sinapsis plástica que juega un papel en el aprendizaje basado en alimento. En esta especie, la cópula está regulada por otro gen estructural cuyo producto es una sinapsis fija. Un cambio en la regulación del primer gen en el área cerebral responsable del control de la conducta sexual podría permitir el reforzamiento sexual basándose en la activación del mismo gen que interviene en el aprendizaje alimenticio. El aumento en la plasticidad del comportamiento sexual no requeriría cambios en genes estructurales, sino cambios en la regulación de aquellos genes ya presentes.

más que los caracteres a las presiones ecológicas, como se desprendería de un enfoque meramente ecológico.

La estabilidad filogenética de los procesos de aprendizaje tal vez esté relacionada con la existencia de módulos fundamentales de almacenamiento y utilización de información. Tales módulos pueden concebirse o bien como mecanismos moleculares que permiten la plasticidad sináptica, o como una arquitectura de conexiones específicas que permite ciertas propiedades de almacenamiento en redes relativamente locales. Una vez que la maquinaria genética necesaria para implementar un módulo está en funcionamiento (a través de un proceso guiado por la selección natural), tales genes podrían activarse selectivamente en áreas neurales vinculadas con los diferentes sistemas motivacionales de acuerdo a las diferentes presiones ecológicas. La figura 2 muestra un ejemplo hipotético. Un módulo que evolucionó en relación con el aprendizaje para localizar fuentes de alimentos podría luego ser activado en un área neural vinculada al reforzamiento sexual, donde su función será la de almacenar información vinculada al territorio, cortejo o cópula sexual. Desde el punto de vista de un observador de la conducta, el aprendizaje basado en reforzamiento sexual aparecerá similar en muchos aspectos al aprendizaje basado en alimentos (Domjan, 1992). Este tipo de *cooptación* de un módulo sólo requeriría la modificación de los genes regulatorios que activarían o desactivarían el módulo, pero no requeriría rediseñar el módulo en sí mismo.

Sin duda la evolución opera de manera modular, lo que explica que algunos caracteres fenotípicos cambien más rápido que otros dentro de un linaje específico. Como ejemplo se pueden considerar los cambios en las manos y pies en los últimos cinco millones de años de evolución homínida. El plan pentadigital de la mano de los tetrápodos se ha modificado muy poco durante este período, mientras que la morfología de los pies ha sufrido un alto grado de modificación asociado con la evolución de la postura bípeda. Obviamente, la regulación de los genes que producen nuestros pies ha sido modificada de modo que se ha perdido la prensibilidad en favor de una disposición adecuada para la marcha bípeda. Tales cambios regulatorios involucran la cooptación de sistemas de genes estructurales en un nuevo patrón de desarrollo que conduce a un fenotipo diferente. Según se piensa actualmente (cf. Raff, 1996), este tipo de cooptación podría ser un mecanismo relativamente común en la evolución de nuevos caracteres. Un ejemplo mejor conocido a nivel molecular es el de la regulación circadiana mencionado previamente. Especies de roedores predominantemente nocturnas o diurnas parecen regular sus ritmos circadianos según los mismos genes (llamados *período* y *frecuencia*). La transcripción de estos genes está regulada de modo que su pico de actividad corresponda al ciclo circadiano apropiado a

cada especie (Dunlap, 1996). Con el mismo material genético estructural se pueden conseguir máximos de actividad durante diferentes momentos del ciclo diario por medio de modificaciones estrictamente regulatorias.

Además de la evidencia conductual proveniente del estudio del aprendizaje en una amplia variedad de especies de vertebrados e invertebrados, existe ahora evidencia de conservadurismo evolutivo de los genes vinculados al aprendizaje. En años recientes se han conseguido identificar animales de varias especies que poseen diferentes alteraciones del aprendizaje. Estos animales pueden luego criarse selectivamente, dando lugar a cepas que pueden estudiarse conductual y molecularmente. Mutantes con déficits relativamente específicos a procesos de aprendizaje han sido aislados en el nematodo *Caenorhabditis elegans* (Wen *et al.*, 1997) y en la mosca *Drosophila melanogaster* (Dubnau y Tully, 1998). En la mosca se han podido determinar los efectos inmediatos de algunas de estas mutaciones, tales como la denominada *dunce* y la *rutabaga*. Estas mutaciones afectan genes que codifican información para construir proteínas involucradas en el vía del mono fosfato de adenosina cíclico (MFAc). Esta vía del MFAc podría pensarse como un módulo molecular tal como fue definido previamente. Esta cadena de reacciones intracelulares se activa en neuronas que están experimentando un alto grado de activación sináptica, tal como ocurre durante el entrenamiento conductual. Una consecuencia de la activación de la vía del MFAc es la producción de enzimas que penetran el núcleo de las neuronas y se aparean a otras enzimas que controlan la transcripción de ciertos genes. Como consecuencia de este proceso, la neurona podría generar proteínas que modifiquen la eficacia sináptica en el corto y largo término, tales como receptores de neurotransmisores (Nestler y Greengard, 1994). La hipótesis de que esta vía del MFAc podría ser un ejemplo de módulo molecular es consistente con el hecho de que ha sido identificada como un componente esencial en el aprendizaje no sólo de insectos, sino también del molusco *Aplysia californica* y de los vertebrados (Cedar, Kandel & Schwartz, 1972; Huang & Kandel, 1994). Dado que el ancestro común de artrópodos (*Drosophila*), moluscos (*Aplysia*) y vertebrados (*Rattus*) fue un organismo sumamente simple, parecido tal vez a las planarias actuales, que vivió hace más de 520 millones de años (Brusca & Brusca, 1990), el papel de la vía del MFAc en el aprendizaje aparece como extremadamente estable.

Conclusiones

Aunque el tipo de evidencia de que disponía Thorndike a principios del Siglo XX era limitada, es notorio que su conclusión parezca tan contemporánea. La idea de que los mecanismos de aprendizaje se caracterizan por el grado

extremo de su estabilidad evolutiva está comenzando a adquirir una sustancia que Thorndike no pudo darle por las limitaciones propias del contexto científico de su época. El enfoque ecológico que tanta influencia ha tenido en las últimas décadas ha estimulado el estudio de fenómenos de aprendizaje que parecen estar restringidos a ciertos grupos taxonómicos. Sin embargo, la premisa ecológica de que el estudio de la evolución del aprendizaje sólo tiene sentido biológico si se enmarca en un contexto adaptacionista es errónea. Muchos caracteres biológicos exhiben un alto grado de estabilidad evolutiva. El reconocimiento de que algunos procesos de aprendizaje podrían ser igualmente estables y generales requiere el desarrollo de un nuevo marco metateórico. Conceptos centrales a la biología evolutiva, tales como los de homología, homoplasia, divergencia, y nociones que se están aplicando exitosamente a otras áreas de investigación, tales como las de evolución modular y cooptación, podrían resultar fundamentales en el desarrollo de tal marco metateórico.

En el siglo que comienza es posible predecir una complementación cada vez más íntima entre estudios de aprendizaje en el plano de la conducta y de sus correlatos moleculares. Es esperable que los modelos de redes neuronales se tornen menos abstractos y se conecten mejor con la realidad de zonas específicas del sistema nervioso en las que tiene lugar el almacenamiento y manipulación de información. La comparación de módulos y arquitecturas neurales entre especies permitirá una determinación del grado de homología, homoplasia y divergencia de mecanismos de aprendizaje imposible de establecer con los métodos de que disponemos en la actualidad.

Referencias

- Bitterman, M.E. (1996). Comparative analysis of learning in honeybees. *Animal Learning and Behavior*, 24, 123-141.
- Bolles, R.C. (1970). Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, 77, 32-48.
- Brusca, R.C., & Brusca, G.J. (1990). *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer.
- Carew, T.J., & Sahley, C.L. (1986). Invertebrate learning and memory: From behavior to molecules. *Annual Review of Neuroscience*, 9, 435-487.
- Carroll, S.B. (1995). Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates. *Nature*, 376, 479-485.
- Cedar, H., Kandel, E.R., & Schwartz, J.H. (1972). Cyclic adenosine monophosphate in the nervous system of *Aplysia californica*. I. Increased synthesis in response to synaptic stimulation. *Journal of General Physiology*, 60, 558-569.
- Darwin, C. (1859/1993). *The origin of species*. Nueva York: Random House.
- Darwin, C. (1873/1965). *The expression of the emotions in man and animals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Darwin, C. (1881/1985). *The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits*. Chicago: University of Chicago Press.
- Dickinson, A. (1980). *Contemporary animal learning theory*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Domjan, M. (1992). Adult learning and mate choice: Possibilities and experimental evidence. *American Zoologist*, 32, 48-61.
- Dubnau, J., & Tully, J. (1998). Gene discovery in *Drosophila*: New insights for learning and memory. *Annual Review of Neuroscience*, 21, 407-444.
- Dunlap, J.C. (1996). Genetic and molecular analysis of circadian rhythms. *Annual Review of Genetics*, 30, 579-601.
- Fitch, W.M., & Margoliash, E. (1967). Construction of phylogenetic trees. *Science*, 155, 279-284.
- García, J., & Koelling, R.A. (1966). Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, 4, 123-124.
- Grant, P.R. (1986). *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton: Princeton University Press.
- Haralson, S.J. y Haralson, J.B. (1988). Habituation in the sea anemone (*Anthopleura elegantissima*): Spatial discrimination. *International Journal of Comparative Psychology*, 1, 245-253.
- Hebb, D.O. (1949). *Organization of behavior*. Nueva York: Wiley.
- Huang, Y.Y., & Kandel, E.R. (1994). Recruitment of long-lasting and protein kinase A-dependent long-term potentiation in the CA1 region of hippocampus requires repeated tetanization. *Learning and Memory*, 1, 74-82.
- Johnson, M.C., & Wuensch, K.L. (1994). An investigation of habituation in the jellyfish *Aurelia aurita*. *Behavioral and Neural Biology*, 61, 54-59.
- Kamil, A.C., & Clements, K.C. (1990). Learning, memory, and foraging behavior. En D.A. Dewsbury (Ed.), *Contemporary issues in Comparative Psychology* (pp. 7-30). Sunderland: Sinauer.
- LoLordo, V.M., & Droungas, A. (1989). Selective associations and adaptive specializations: Taste aversions and phobias. En S.B. Klein, & R.R. Mowrer (Eds.), *Contemporary learning theories: instrumental conditioning theory and the impact of biological constraints on Learning* (pp. 145-179). Hillsdale: Erlbaum.
- Macphail, E.M. (1982). *Brain and intelligence in vertebrates*. Oxford: Clarendon.
- Morris, R.G.M. (1994). The neural basis of learning with particular reference to the role of synaptic plasticity. Where are we a century after Cajal's speculations? En N.J. Mackintosh (Ed.), *Animal learning and cognition* (pp. 135-183). San Diego: Academic Press.
- Nestler, E.J., & Greengard, P. (1994). Protein phosphorylation and the regulation of neuronal function. En G.J. Siegel, B.W. Agranoff, R.W. Albers, & P.B. Molinoff (Eds.), *Basic neurochemistry*, 5th Ed. (pp. 449-474). Nueva York: Raven Press.
- Northcutt, R.G. (1995). The forebrain of gnathostomes: In search of a morphotype. *Brain, Behavior and Evolution*, 46, 275-318.
- Papini, M.R. (1998). *Pattern and process in the evolution of learning*. Manuscrito en revisión.
- Papini, M.R., & Ishida, M. (en prensa). Comparative psychology of learning: Recent issues and problems. *Memoirs of Kyoiku Osaka University*.
- Papini, M.R., Muzio, R.N., & Segura, E.T. (1995). Instrumental learning in toads (*Bufo arenarum*): Reinforcer

- magnitude and the medial pallium. *Brain, Behavior and Evolution*, 46, 61-71.
- Papini, M.R., Salas, C., & Muzio, R.N. (en prensa). Análisis comparativo del aprendizaje en vertebrados. *Revista Latinoamericana de Psicología*.
- Raff, R.A. (1996). *The shape of life*. Chicago: University of Chicago Press.
- Romanes, G. (1882). *Animal intelligence*. Londres: Kegan Paul.
- Salas, C., Broglio, C., Rodríguez, F., López, J.C., Portavella, M., & Torres, B. (1996). Telencephalic ablation in goldfish impairs performance in a spatial constancy problem but not in a cued one. *Behavioural Brain Research*, 79, 193-200.
- Schmajuk, N. (1997). *Animal learning and cognition*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sherry, D.F., Jacobs, L.F., & Gaulin, S.J.C. (1992). Spatial memory and adaptive specialization of the hippocampus. *Trends in Neuroscience*, 15, 298-303.
- Shettleworth, S.J. (1972). Constraints on learning. *Advances in the Study of Behavior*, 4, 1-68.
- Spencer, A.N. (1989). Chemical and electrical synaptic transmission in the Cnidaria. En P.A.V. Anderson (Ed.), *Evolution of the first nervous systems* (pp. 33-53). Nueva York: Plenum.
- Stearns, S.C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Striedter, G.F. (1997). The telencephalon of tetrapods in evolution. *Brain, Behavior and Evolution*, 49, 179-213.
- Thorndike, E.L. (1898). Animal intelligence. An experimental study of the associative processes in animals. *Psychological Review*, 2, 1-109.
- Thorndike, E.L. (1911). *Animal intelligence*. Nueva York: Hafner.
- Wen, J.Y.M., Kumar, N., Morrison, G., Rambaldini, G., Runciman, S., Rousseau, J., & van der Kooy, D. (1997). Mutations that prevent associative learning in *C. elegans*. *Behavioral Neuroscience*, 111, 354-368.