

Fenotipos computacionales
Una reinterpretación de la jerarquía de Chomsky desde la perspectiva de la
biología del desarrollo

Sergio Balari & Guillermo Lorenzo
(Universitat Autònoma de Barcelona & Universidad de Oviedo)

It's in your heart, it's in your art, your beauty
Even in this world of lies, there's purity
You've got innocence in your eyes
Even in this world of lies
You're still hopeful

Audrey Clark, Lori Kramer & Inger Lorre, "Yard of blonde girls"

A Pere Alberch (1954-1998)

1. Introducción.

Este trabajo se plantea esbozar una explicación de carácter internista sobre el origen del sistema computacional asociado a la facultad humana del lenguaje (FL). Para ello, proponemos la aplicación al ámbito de la cognición de las ideas defendidas en el marco de la Biología Evolutiva del Desarrollo (Evo-Devo) y, en particular, del modelo de "evolución morfológica" formulado por Pere Alberch (1954-1998) en diversos trabajos durante los años ochenta y noventa del pasado siglo (especialmente, Alberch 1980, Alberch 1989 y Alberch 1991).

La aspiración fundamental de la Evo-Devo es la de ofrecer explicaciones sobre el origen y evolución de los diseños naturales (filogenia) basadas en la heredabilidad de las alteraciones producidas en las pautas de desarrollo individual de los organismos (ontogenia) (véase, como textos de presentación del enfoque, Hall 1999, Hall 2002, Hall & Olson 2003a, Robert 2004, Carroll 2005, García-Azkonobieta 2005 y Laubichler & Maienschein 2007). Dentro de este marco explicativo general, la propuesta de Pere Alberch descansa específicamente en la idea de que una pauta de desarrollo consiste en un conjunto de factores o parámetros morfogenéticos (no exclusivamente genéticos) cuyas perturbaciones pueden dar lugar a modificaciones de amplio alcance en los

diseños orgánicos resultantes, los cuales pueden eventualmente llegar a alcanzar un significado evolutivo. Alberch defiende que las interacciones entre los parámetros morfogenéticos son complejas y que su relación con los rasgos fenotípicos resultantes no es lineal. Esto implica que los valores de los parámetros morfogenéticos pueden ser modificados de manera continua sin que se produzcan modificaciones significativas en los fenotipos resultantes, aunque alcanzados ciertos valores críticos una pequeña perturbación puede dar lugar a la aparición de un fenotipo cualitativamente diferenciado con relación a aquellos. Alberch observa además, que tal tipo de emergencias puede ocurrir sin que se produzca modificación alguna en la naturaleza de las interacciones entre los parámetros morfogenéticos, los cuales trazan de antemano la esfera o espacio paramétrico de las posibles formas accesibles desde la pauta de desarrollo que conjuntamente componen. La geometría de dicho espacio limita severamente, de acuerdo con Alberch, la dirección que una línea de desarrollo puede seguir a partir del estado fenotípico alcanzado en un determinado momento.

La proyección de todas estas ideas al plano del desarrollo evolutivo apunta a una conclusión que puede considerarse común a los diferentes planteamientos de la Evo-Devo: la idea de que la evolución natural se encuentra fuertemente constreñida por las mismas causas que constriñen de manera muy estricta el desarrollo orgánico individual. Esta idea choca de manera frontal con el planteamiento clásico de la Síntesis Evolutiva Moderna (SEM), de acuerdo con el cual la selección natural actúa sobre una diversidad que responde a causas puramente azarosas (mutaciones genéticas puntuales) y cuyo alcance resulta, por tanto, irrestricto (véase, como textos más representativos, Morgan, Sturtevant, Muller & Bridges 1915, Dobzhansky 1937, Mayr 1942, Huxley 1942 y Simpson 1944, así como Mayr & Provine 1980 para una visión de conjunto). Esto significa que el papel creativo concedido a la selección natural en la evolución de los diseños orgánicos es transferido de forma significativa, en marco de la Evo-Devo, a las constricciones que de antemano limitan la forma posible de dichos diseños durante el desarrollo. En todo caso, de acuerdo con el mismo planteamiento, compete a la selección natural el actuar como una rigurosa fuerza estabilizadora capaz de fijar el tipo de diseños naturales más aptos en las condiciones ambientales y poblacionales vigentes (véase, por ejemplo, Goodwin 1994: 143 o Wagensberg 2004: 125, así como Alberch 1980: 664, Oster & Alberch 1982: 455, Alberch 1989: 46-48 y Alberch 1991: 16).

En este trabajo nos proponemos dar apoyo a la idea de que las tesis que acabamos de resumir, habitualmente dedicadas a la explicación de los patrones formales

(o morfología) de los organismos, tienen un ámbito de extensión natural en el estudio evolutivo del sistema nervioso y de la cognición (pueden encontrarse algunos comentarios y desarrollos programáticos en la misma dirección en Griffiths & Stotz 2000, Amundson 2006, Finlay 2007 o Griffiths 2007). Para ello, nos ocuparemos del caso concreto de lenguaje, concebido como un aspecto particular de la cognición humana (véase, entre otras fuentes, Chomsky 1985), y, más específicamente, de la evolución del sistema computacional del que se sirve, del cual se sospecha que contenga los rasgos más distintivos de esta facultad con relación a otras facetas de la cognición animal (Hauser, Chomsky & Fitch 2002).

Nuestra propuesta descansa en la idea de que los diferentes niveles de complejidad computacional reflejados en la llamada “Jerarquía de Chomsky” (Chomsky 1956a y 1959) son los fenotipos posibles en un espacio paramétrico cognitivo definido por un sistema complejo de factores morfogenéticos relacionados no linealmente con el desarrollo de la base cortical requerida por el tipo de memoria de trabajo propio de cada modelo computacional. Defenderemos, más concretamente, que el tipo de gramática (débilmente) sensible al contexto propia del sistema computacional de la Facultad del Lenguaje (FL) es el resultado emergente de una perturbación mínima en la pauta de desarrollo de un circuito estriato-cortico-estriatal, que ha afectado a uno de sus parámetros morfogenéticos, situado al límite de un determinado valor crítico durante la evolución del cerebro humano. Por tanto, la adopción por parte del lenguaje de este modo de computación puede ser vista como un resultado evolutivo estrictamente canalizado por las condiciones orgánicas establecidas por dichos parámetros. De este modo, la propuesta se presenta como una alternativa internista al tipo de explicaciones propias de la Psicología Evolucionista contemporánea, cuya tesis central se resume en que la mente consiste en un conjunto de módulos de propósito específico, cuyo particular diseño se explica como una respuesta adaptativa a las condiciones ambientales o externas en que el organismo ha evolucionado (véase, por ejemplo, Pinker 1997, Plotkin 1997 o Buss 2007; Pinker & Bloom 1990 y Jackendoff 2002 son muestras especialmente representativas de la aplicación del enfoque al caso de la evolución del lenguaje). La contrapartida internista a este planteamiento que adoptamos aquí defiende, en cambio, que la propia organización interna de la mente actúa como un sistema específico de constricciones capaces de inclinar su evolución hacia ciertas

soluciones de diseño en particular, limitando así el espacio sobre el que la selección ambiental puede llegar a actuar.¹

En todo caso, aunque el peso de la explicación sobre el origen de este aspecto del lenguaje recaiga, según nuestra propuesta, en el tipo de constricciones establecidas por los factores que intervienen en su desarrollo, lo cierto es que la explicación resultaría incompleta sin una clarificación de las condiciones ambientales y poblacionales que han hecho posibles la estabilización de esta dimensión aparentemente *sui generis* de la cognición humana. En este sentido, avanzamos una propuesta según la cual el carácter originalmente maladaptativo de este rasgo del fenotipo cognitivo humano habría desempeñado, de modo aparentemente paradójico, un papel crucial en su fijación como rasgo de especie.

El trabajo que presentamos a continuación está organizado del siguiente modo. Tras este apartado introductorio, la segunda parte contiene una presentación general de los supuestos básicos de la Biología Evolutiva del Desarrollo y explica con algún detenimiento los principios fundamentales del modelo de “evolución morfológica” desarrollado por Pere Alberch. La tercera parte del trabajo consiste en una aplicación pormenorizada de dichos principios al estudio evolutivo del sistema computacional del lenguaje humano, tratando de dar simultáneamente cuenta tanto de su carácter excepcional dentro de la evolución de la cognición animal como de su inevitable conexión con el resto del mundo orgánico. Un apartado final de conclusiones servirá para avanzar algunas ideas sobre la aplicación de este mismo modelo a la explicación evolutiva del lenguaje en un sentido amplio.

2. Evolucionando a través del desarrollo.

El desarrollo histórico de la biología durante el siglo XX dio lugar, de manera un tanto insospechada, a un divorcio entre la explicación del desarrollo individual, objeto de estudio clásico de la embriología, y la explicación del desarrollo evolutivo de las especies, que acabaría por convertirse en competencia casi exclusiva de la genética de poblaciones. La causa de tal circunstancia, magistralmente desvelada en el relato histórico de Amundson (2007: Parte II; véase también West-Eberhard 2003: cap. 1), parece haber sido la fijación por parte de la (SEM) de la idea de evolución como una serie de cambios producidos en las tasas de distribución alélica entre los organismos

¹ Sobre la contraposición de los enfoques externista e internista, véase Alberch (1991: 25-28), que contiene asimismo algunos apuntes sobre la historia de ambos puntos de vista.

pertenecientes a una misma población. Tal idea parece haber servido de coartada para dispensar a los teóricos de la evolución de la necesidad de tomar en consideración la manera como las diferentes versiones de los genes dan lugar a rasgos adultos a través de procesos de maduración o desarrollo, haciendo uso de un argumento que es posible sintetizar del siguiente modo. Si todo lo que cuenta a efectos de la selección natural es el disponer de las versiones de los rasgos que garantizan las mejores tasas reproductivas a sus portadores, ciertamente parece que la evolución no debe consistir en otra cosa que en una dinámica de redistribución constante en el acervo genético de las poblaciones en favor de los alelos responsables del desarrollo de los rasgos que mejor favorecen su propia perpetuación. La implicación más importante de esta posición, cuya lógica subyacente parece aplastante, es que la única fuente de la diversidad sobre la que actúa la selección natural en la evolución orgánica serían las mutaciones operadas azarosamente sobre determinadas posiciones genómicas. Esto significa, además, que toda la capacidad creativa en la evolución de los diseños orgánicos se hace recaer sobre la propia selección natural (por tanto, sobre los factores ambientales o externos en que la evolución tiene lugar), que supuestamente interviene sobre un material en principio irrestricto en cuanto a su capacidad para generar variación. De acuerdo con el análisis de Amundson, es esta línea argumental la que ha llevado a que los pormenores del proceso que lleva del gen al rasgo (o del genotipo al fenotipo, en términos más generales) haya podido convertirse en una “caja negra” por parte de la biología evolutiva inspirada por la SEM (Amundson 2007: 157, cf. especialmente su fig. 6, y Reid 2007: cap. 1; también Gould 1977 y Bonner 1982).

2.1. La Biología Evolutiva del Desarrollo (Evo-Devo): unidad de fondo y diversidad de planteamientos.

Es probable, sin embargo, que haya un punto de benevolencia en la apreciación de Amundson, pues la línea argumental implícita en el ideario de la SEM no puede apoyarse realmente en pasar por alto la naturaleza de los procesos de desarrollo individual, ignorando así su potencial complejidad y declarándolos causalmente inertes a efectos de la explicación evolutiva. En realidad, lo que realmente presupone la lógica subyacente al arrinconamiento del desarrollo por parte de la SEM es un modelo sobre el desarrollo orgánico basado en una mecánica simple y lineal en la expresión fenotípica de los genes. Esta mecánica, representada esquemáticamente en la Fig. 1A, es

efectivamente la única que puede servir para justificar el modelo de evolución asumido por la SEM, que se representa también esquemáticamente en la Fig. 1B.

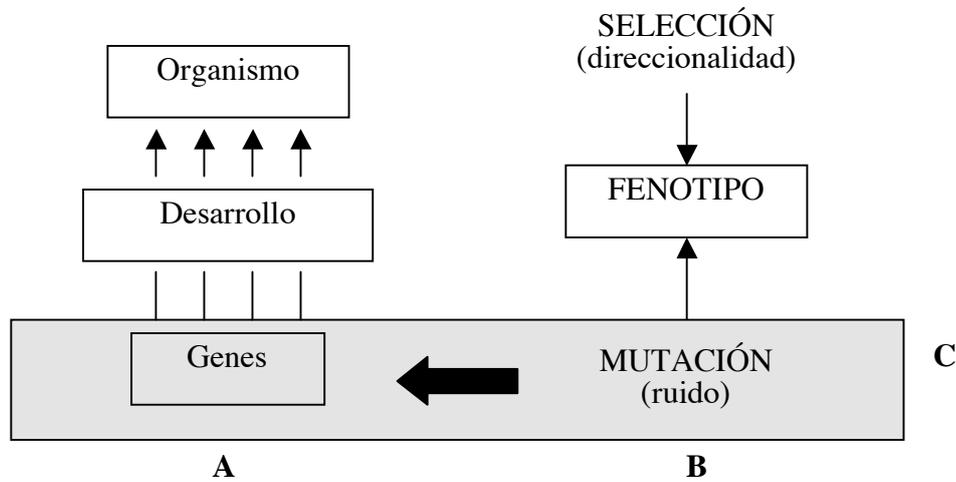


Fig. 1. Síntesis Evolutiva Moderna. A. Desarrollo.– El papel de los genes es central en el desarrollo orgánico y su relación con los caracteres fenotípicos se basa en una mecánica lineal y simple. B. Evolución.– La selección natural actúa creativamente imponiendo orden sobre mutaciones genéticas operadas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

Son muchos los motivos por los que el razonamiento que subyace a la omisión del desarrollo en la explicación de los procesos evolutivos puede sin embargo ser puesto en entredicho, algunos de ellos bastante elementales y que ni siquiera obligan a revisar otros supuestos básicos de la SEM. Parece evidente, por ejemplo, que tan importante como que el organismo adulto sea portador de los rasgos que mejor lo adapten a las contingencias del medio es que efectivamente consiga llegar a convertirse en tal, esto es, en un organismo estabilizado, robusto y reproductivamente activo. Esto significa que las vías del desarrollo orgánico pueden también ser muy razonablemente consideradas objeto de la selección natural, pues, como recuerda Gilbert (2003: 3), todo organismo debe funcionar mientras se construye a sí mismo. Así, ciertas vías de desarrollo que, por ejemplo, dejen menos expuesto al organismo a la agresión ambiental, lo doten de una mayor robustez o permitan una aparición más temprana de características ventajosas se impondrán muy probablemente sobre vías de desarrollo alternativas y se convertirán en predominantes dentro de una población. Este potencial protagonismo del desarrollo en los procesos evolutivos puede efectivamente ser incorporado al modelo explicativo de la

SEM con relativa normalidad.² Cuanto se requiere es considerar a la vía de desarrollo en cuestión como un rasgo más del fenotipo y asumir también en su caso la idealización mendeliano-morganiana consistente en relacionarlo simple y linealmente con determinadas posiciones genómicas. Esta es, de hecho, una tendencia particular identificable dentro de la diversidad de enfoques que es posible apreciar dentro de Evo-Devo, cuya seña de identidad teórica consiste en el supuesto de que la evolución de los procesos de desarrollo tiene lugar a través de mutaciones localizadas en regiones genéticas reguladoras, es decir, responsables de coordinar la actividad de otros genes en el desarrollo de determinadas estructuras orgánicas (desde el esbozo del plan corporal básico a los detalles del diseño y cromatismo de un ornamento superficial). Puede decirse que esta posición, de la que podemos considerar especialmente representativo el modelo presentado en Carroll (2005), constituye una aportación constructiva, más que una revisión crítica, a la SEM, en la medida en que el “gencentristro” que caracteriza a la Síntesis se mantiene incólume en dicho marco.

La SEM se ve abierta y explícitamente cuestionada, en cambio, por un conjunto de posicionamientos dentro de Evo-Devo cuyo común denominador consiste en la suposición de que los genes (a) ni son los únicos agentes causales del desarrollo orgánico, ni (b) constituyen el único material implicado en el desarrollo susceptible de ser transmitido intergeneracionalmente (Fig. 2A). Tales supuestos, que conjuntamente se traducen en la introducción de una noción extendida de “herencia” en la teoría evolutiva, abren ciertamente un brecha conceptual importante con relación a la ortodoxia neo-darwinista (véase, como muestra especialmente ilustrativa de todas estas ideas, Jablonka & Lamb 2005). La idea subyacente a todos estos enfoques descansa en el siguiente razonamiento:

(1) los genes forman parte de pautas de desarrollo en las que participan otros factores causales no genéticos (productos celulares, mecanismos de comunicación

² Un ejemplo clásico y pionero de esta posición lo representa el fenómeno de “canalización” genética estudiado por Waddington (1957), consistente en que la prolongada exposición de un determinado diseño orgánico a los rigores de la selección natural resulta en la estabilización y fortalecimiento de la vía de desarrollo que conduce a él. La selección natural actuaría, por tanto, sobre aquellas mutaciones genéticas con alguna incidencia en el desarrollo, sesgándolo en favor de ciertos fenotipos y rebajando la probabilidad de los diseños mutantes. Waddington planteó, en definitiva, la idea de que ciertas constricciones sobre el desarrollo puedan ser directamente efecto de la selección natural (véase un comentario en este sentido en Maynard Smith *et al.* 1985: 270).

intercelular, estados fenotípicos intermedios, prácticas comportamentales o elementos ambientales) al margen de los cuales los genes permanecerían totalmente inertes;

(2) en la medida en que se constata variación en todos esos factores, y en que dicha variación resulta persistente a través de las generaciones y se asocia a tasas reproductivas desiguales entre los fenotipos así diferenciados, resulta obligado reconocerles un papel en la evolución no diferente al habitualmente atribuido a los genes;³

(3) por tanto, la idealización mendeliano-morganiana (la única correlación causal evolutivamente relevante es la existente entre los factores genéticos y los rasgos fenotípicos) resulta insostenible.

Este verdadero paso hacia adelante en el panorama de la biología evolutiva no se ha concretado, sin embargo, en un enfoque teóricamente monolítico, sino en un conjunto de planteamientos hasta cierto punto rivales (Fig. 2B). De ahí que quepa conceder la razón a Hall (2003) cuando afirma que la Evo-Devo debe ser vista más como una rama o disciplina biológica, centrada en el estudio de la evolución a través de los procesos de desarrollo, que como un planteamiento teórico particular sobre la evolución de las especies.⁴ Los parámetros teóricos que determinan la diversidad de planteamientos dentro de esta disciplina biológica tienen que ver, por su parte, con los factores o niveles considerados en los procesos de desarrollo, el papel y relevancia causales concedido a cada uno de ellos, la naturaleza de sus interacciones o el modo como se correlacionan con los resultados fenotípicos alcanzados (véase, por ejemplo, Robert, Hall & Olson 2001 y, especialmente, Robert 2004). Tienen así cabida bajo el paraguas de Evo-Devo enfoques que mantienen básicamente intacta la metáfora del “programa genético”, mínimamente actualizada con la relevancia evolutiva concedida a las regiones reguladoras (véase el mencionado Carroll 2005), enfoques que extienden la metáfora más allá del factor genético y trabajan con la idea de un “programa de desarrollo” multidimensional (véanse Keller 2000 o Moore 2001), o enfoques que rompen con la imagen cuasi-algorítmica de los procesos de desarrollo propia de la metáfora del “programa” y optan en su lugar por una noción de “sistema de desarrollo”

³ En palabras de Hall & Olson (2003b: xiv): “los fenotipos y los procesos que los producen están sujetos a selección; las células, los embriones y las modificaciones en los procesos genéticos y de desarrollo son materia prima para la evolución en la misma medida en que los son los genes y las mutaciones”.

⁴ Véase asimismo Hall & Olson (2003b: xv), quienes afirman que “no existe una teoría evo-devo unificada”.

en la que los diferentes factores implicados en la ontogénesis entablan interacciones complejas y se relacionan de manera no-lineal con los estados fenotípicos sucesivamente alcanzados (véanse Griffiths & Gray 1994, Oyama 2000a y Oyama, Griffiths & Gray 2001).

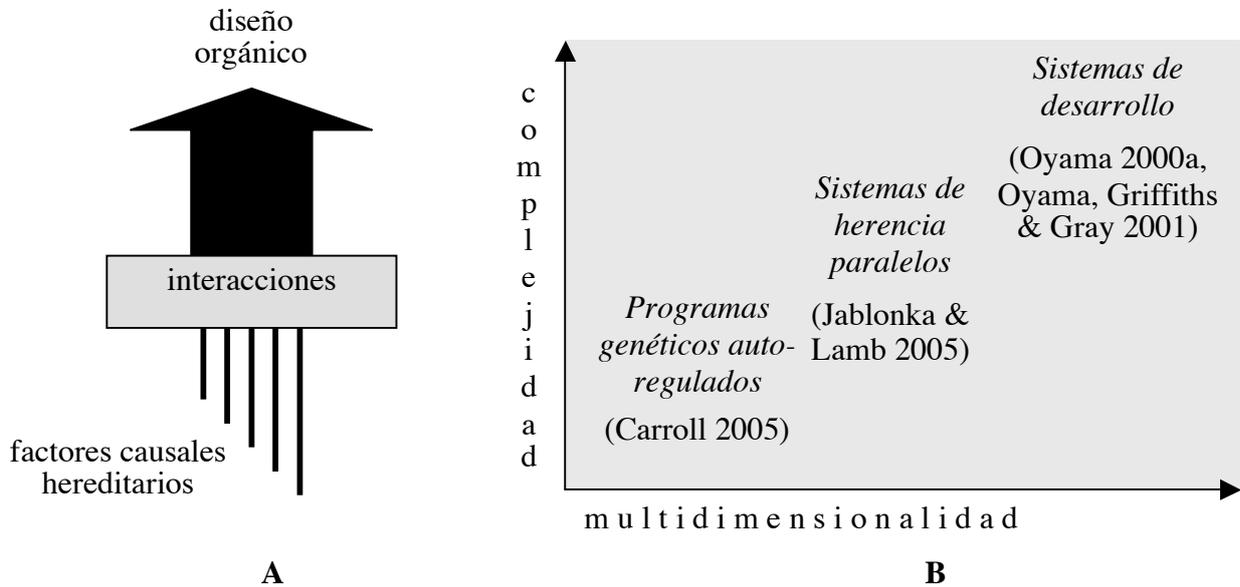


Fig. 2. Biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo). **A.** Los diseños orgánicos resultan de procesos complejos de desarrollo en los que intervienen causalmente diferentes tipos factores, todos ellos relevantes a efectos evolutivos. **B.** La diversidad de tales factores (multidimensionalidad) y la complejidad de las interacciones que entre sí mantienen (complejidad) son los principales parámetros teóricos que inciden en la pluralidad de planteamientos en Evo-Devo.

Toda una serie de tópicos de discusión pueden ser así identificados como señas de identidad de Evo-Devo, lo que no significa que exista una respuesta de consenso con relación todos ellos en el ámbito de esta disciplina biológica. La siguiente lista da cuenta de algunos de ellos:

(1) el diseño a que responde un organismo no está prefigurado en su genotipo, como tampoco lo están los sucesivos estadios que caracterizarán al organismo antes de alcanzar un estadio adulto más o menos estable;

(2) cada estadio en un proceso de desarrollo responde a interacciones complejas entre múltiples factores,⁵ entre los cuales figura muy especialmente el propio estadio fenotípico inmediatamente anterior;

⁵ Johnston & Edwards (2002) es un ejemplo especialmente destacable en este sentido. Ofrece un modelo de explicación para el desarrollo del comportamiento basado en catorce factores diferenciados y casi una treintena de vías de interacción entre ellos.

(3) los genes no son los únicos agentes causales en el desarrollo individual a los que cabe asimismo atribuir un papel causal en los procesos evolutivos; y

(4) el papel de los genes en el desarrollo y en la evolución no se encuentra por encima del de los restantes factores que intervienen en tales procesos.

La toma en consideración de todos estos supuestos ha permitido además que Evo-Devo, desde sus diferentes frentes, haya podido avanzar hacia ciertas posiciones teóricamente muy relevantes, que acentúan aún más la brecha con relación al discurso monolítico de la SEM, basado en la centralidad del gen y en la omnipotencia de la selección natural. Al basarse en causas explicativas evidentemente más complejas que el simple gen, la Evo-Devo ha permitido que los investigadores hayan vuelto a centrar su atención en la manera como las pautas a que obedece el desarrollo individual puede constreñir el curso de los procesos evolutivos y limitar la acción de la selección natural. En este sentido, las tres ideas que muy sintéticamente formulamos a continuación pueden considerarse como especialmente identificativas de la “imagen de marca” Evo-Devo:

(1) ciertas pautas de desarrollo se caracterizan por su carácter extremadamente conservador, en el sentido de que se manifiestan, relativamente inmodificadas, a lo largo de dominios específicos muy distantes en términos de parentesco evolutivo. Uno de los rasgos más significativos de la evolución es la reutilización de tales pautas en diferentes contextos de desarrollo, con resultados que pueden dar lugar a divergencias fenotípicas muy acusadas;⁶

(2) las modificaciones que operan sobre las pautas de desarrollo a lo largo del tiempo responden a tipos característicos y fácilmente identificables: desplazamientos en el momento de inicio y finalización, modificaciones en las tasas de crecimiento, alteraciones del estado terminal, cambios en el plan de ejecución, etc. (véase, entre otros, Gould 1977: Parte II, Parker 2000 o Alba 2002). En la medida en que tales modificaciones parecen conformar inventarios finitos y relativamente limitados, su capacidad para canalizar los procesos de evolución resulta evidente; y

⁶ Se trata de una idea de hecho muy antigua, que se remonta probablemente a Aristóteles. Es, además, una de las nociones centrales de la embriología del siglo XIX, pre y postdarwinista, especialmente para los defensores de la recapitulación, es decir, de la idea de que la ontogenia recapitula la filogenia. Véase Gould (1977: Parte I) para una detallada revisión histórica. Podemos decir, por tanto, que Evo-Devo “rescata” y “moderniza” esta vieja idea. Shubin (2008) es una interesante y accesible revisión de las profundas y sorprendentes semejanzas presentes en el acervo genético y en las pautas de desarrollo de las diferentes especies.

(3) la persistencia tanto de este tipo de pautas de desarrollo como del tipo de modificaciones a que típicamente responden se revelan como fuerzas capaces de contrapesar las presiones ejercidas por el ambiente. Cabe concederles, por tanto, un poder creativo a la par, o incluso superior, al de la propia selección natural.

Que la selección natural (esto es, la prevalencia de los diseños orgánicos mejor adaptados al ambiente) desempeña un papel crucial en los procesos evolutivos es algo que, no obstante, la Evo-Devo no cuestiona. La discusión que en todo caso deja abierta es la del grado de creatividad que, relativamente al de las constricciones impuestas por los principios que rigen el desarrollo, cabe concederle. En este sentido, la propia pluralidad de enfoques que venimos comentando se traduce en respuestas bien diferenciadas con relación a esta cuestión (Fig. 3), que van desde la aceptación de un “seleccionismo génico” al uso que dirige muy estrechamente la evolución azarosa de los circuitos de regulación genética (Carroll 2005) a la negación de que el proceso selectivo pueda tener un carácter verdaderamente creativo, concediéndole únicamente un papel de “filtro” sobre los diseños independientemente generados (véanse, entre otros, Goodwin 1994 o Kauffman 1995).

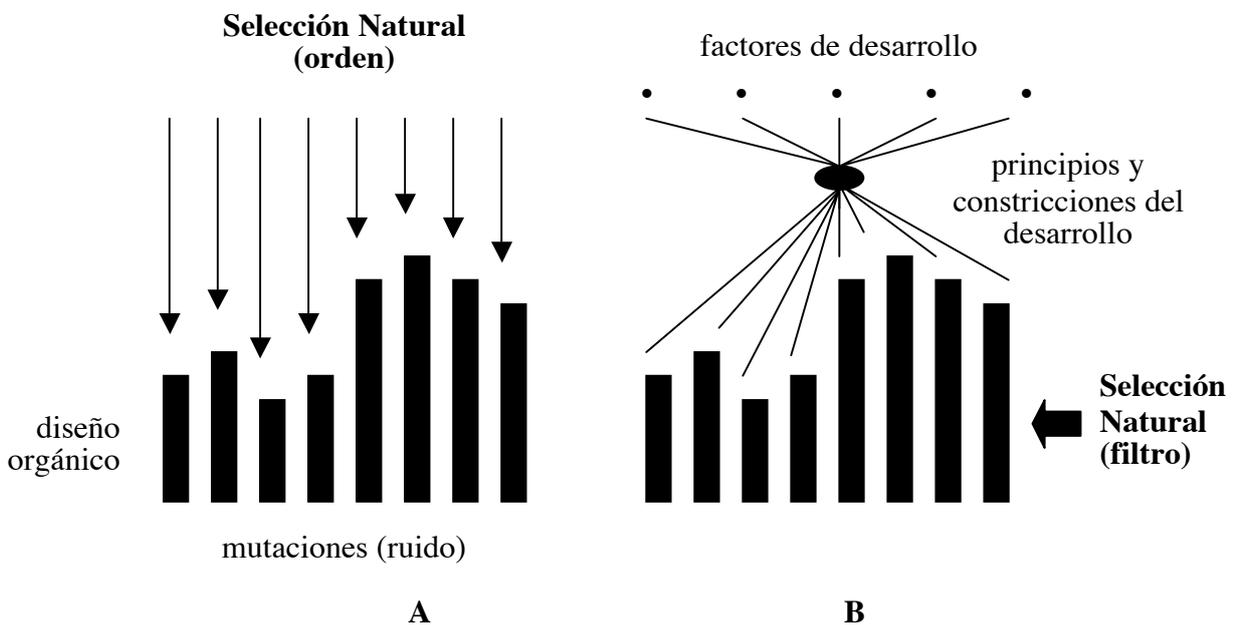


Fig. 3. Dos concepciones de la selección natural. A. Selección creativa.– La variedad resultante de las mutaciones genéticas producidas al azar dentro de una población es minuciosamente seleccionada en favor de los organismos más resistentes a las contingencias del ambiente y con mejores tasas reproductivas diferenciales. B. Selección estabilizadora.– Los diseños orgánicos resultantes de los principios y constricciones del desarrollo son filtrados por la selección natural en favor de aquellos más resistentes a las contingencias del ambiente y con mejores tasas reproductivas diferenciales dentro de la población de que forman parte.

2.2. El concepto de “evolución morfológica” de Pere Alberch: principios fundamentales y aplicaciones.

Las propuestas de Pere Alberch sobre la filogénesis de los diseños orgánicos (o “evolución morfológica”), parten del supuesto básico de la Biología Evolutiva del Desarrollo de acuerdo con el cual la evolución de los patrones formales a que obedecen los organismos radica en modificaciones que afectan a los diferentes parámetros que inciden en su ontogénesis. Comenzaremos, pues, sintetizando sus ideas sobre el desarrollo individual de los organismos, que, en términos de los parámetros teóricos considerados en la sección precedente, se aproximan a las de los posicionamientos actualmente más radicales dentro de la Evo-Devo.

El punto de partida de Alberch consiste en un rechazo frontal a la posibilidad de que el desarrollo individual pueda ser conceptualizado mediante una relación simple y directa entre el genotipo del organismo y los rasgos que componen su fenotipo. Defiende, por el contrario, que en el desarrollo entran en juego complejos sistemas de interacciones entre factores genéticos y embrionarios, los cuales se relacionan de manera no-lineal con las morfologías a que el crecimiento orgánico da lugar. Pequeñas perturbaciones en cualquiera de esos “parámetros morfogenéticos” (no limitadas, por tanto, a las que puedan tener lugar en el nivel genético) podrán así tener repercusiones de amplio alcance sobre el desarrollo orgánico y, eventualmente, redireccionar el curso de la evolución de todo un linaje de organismos. Todo lo anterior significa que, para Alberch, la pauta a que obedece el desarrollo de una determinada morfología responde a las características de los llamados “sistemas dinámicos” (véase Kelso 1995; para una síntesis del modelo véase Thelen & Smith 1994: Cap. 3), que pueden ser sintetizadas del siguiente modo:

(1) un “sistema dinámico de desarrollo” implica un amplio conjunto de factores, o “parámetros morfogenéticos”, de naturaleza diversa (genéticos, citológicos, tisulares, orgánicos, etc.);

(2) ninguno de tales factores actúa como un “parámetro de control central” con relación a los demás, sino que todos ellos actúan causalmente en pie de igualdad;

(3) los parámetros morfogenéticos entablan interacciones complejas, de modo que ninguno de ellos se correlaciona directa y exclusivamente con ningún aspecto en particular de los fenotipos;

(4) los valores de los parámetros pueden sufrir perturbaciones de manera continua sin que se produzcan modificaciones significativas en los fenotipos alcanzados; alcanzados ciertos “valores críticos”, sin embargo, las morfologías resultantes pueden representar verdaderos saltos cualitativos con relación a aquellos; y

(5) la pluralidad de agentes causales, la complejidad de sus interacciones y su relación no-lineal con los resultados determinan que puedan alcanzarse efectos idénticos a partir de perturbaciones en los valores de diferentes parámetros del sistema.

Todo lo anterior significa que, para Alberch, ni los efectos ni el curso del desarrollo pueden estar “prefigurados” o “programados” en el genotipo, que las interacciones entre los diferentes parámetros implicados tienen un carácter no trivial y que el orden aparente en el desenvolvimiento del proceso y la fiabilidad de los resultados obtenidos son, por tanto, propiedades emergentes de la dinámica del sistema. Este primer conjunto de principios sobre el desarrollo orgánico asumidos por Alberch se sintetiza en las siguientes representaciones (Fig. 4).

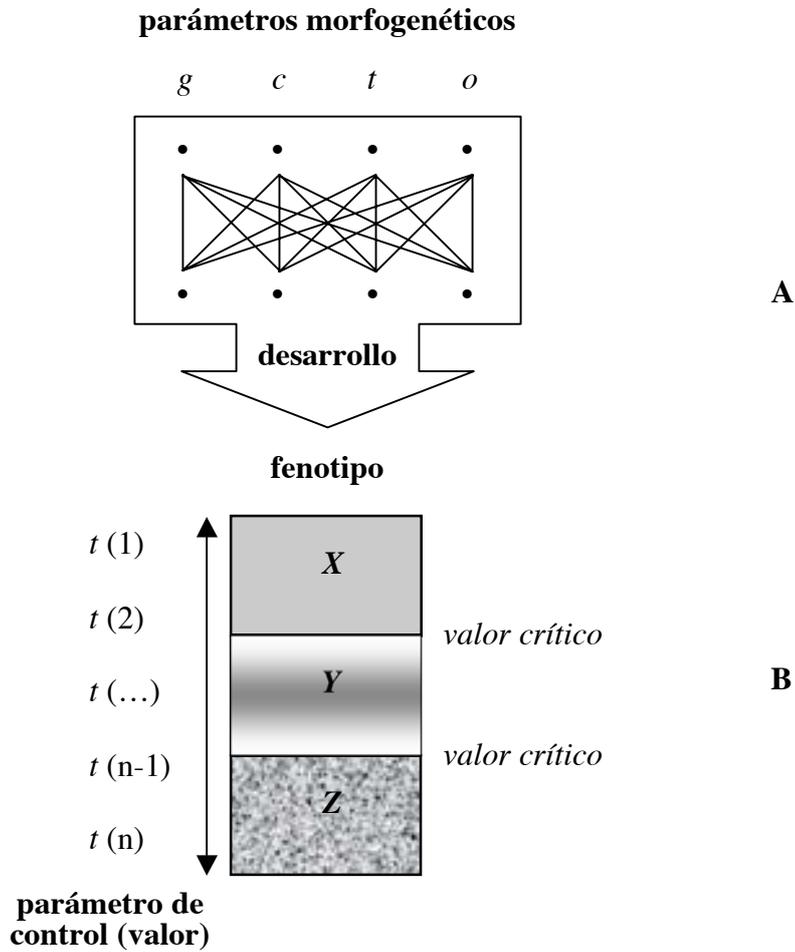


Fig. 4. Dinamismo y complejidad del desarrollo orgánico. **A.** Un sistema de desarrollo se caracteriza por la pluralidad y equipotencialidad de los parámetros morfogénéticos implicados, así como por la complejidad de sus interacciones y el carácter emergente de los diseños resultantes. **B.** Las perturbaciones de alguno de los parámetros del sistema dan lugar a un tipo de variación discontinua (fenotipos cualitativamente diferenciables) alcanzados ciertos valores críticos.

Todos estos supuestos aproximan en gran medida el modelo de desarrollo orgánico de Alberch a las ideas de la Teoría de los Sistemas de Desarrollo (TSD; Griffiths & Gray 1994, Griffiths & Knight 1998, Oyama 2000a, Oyama, Griffiths & Gray 2001 y Griffiths & Gray 2005, entre otros). Existen, no obstante, dos puntos básicos de divergencia entre uno y otro planteamiento. En primer lugar, Alberch no concede en sus trabajos a los factores de tipo ambiental la importancia que la TSD les concede. De hecho, la tesis de que dicotomías como las de “organismo / ambiente”, “naturaleza / cultura”, “interno / externo” son puramente artificiosas y que por tanto deben ser eliminadas en la explicación del desarrollo orgánico resulta central en la TSD (véase, en particular, Oyama 2000b). Alberch, sin embargo, sólo consideró en sus trabajos parámetros morfogenéticos de tipo interno (tasas de difusión o de actividad cinética celular, propiedades viscoelásticas de la matriz extracelular, tasas mitóticas, de motilidad o adhesión celular, etc.; véase, por ejemplo, Oster *et al.* 1988). En segundo lugar, Alberch apunta en alguna ocasión que los parámetros morfogenéticos capaces de intervenir causalmente en un sistema de desarrollo están en último término determinados genéticamente, lo que supone un atisbo, si bien residual, de gencentristo (véase, por ejemplo, Alberch 1991: 15). La TSD se caracteriza, en cambio, por negar cualquier tipo de centralidad al gen.⁷

Otro elemento importante del modelo de Alberch es la importancia que éste concedió a la “heterocronía” como uno de los mecanismos con mayor capacidad para provocar alteraciones en la morfología del organismo y, por tanto, como un factor fundamental para explicar los cambios filogenéticos. Una heterocronía es, en esencia, una alteración en la temporalidad y/o en la tasa de crecimiento por unidad de tiempo durante el proceso de desarrollo, con las consecuentes repercusiones en el producto final según se produzcan incrementos o reducciones en la una o en la otra.⁸ Alberch dedicó

⁷ Estos dos aspectos de las ideas de Alberch se relacionan en el sentido de que el mencionado supuesto de determinación genética de los parámetros morfogenéticos parece ser la única razón de principio para descartar el factor ambiental como susceptible de integrarse en un sistema de desarrollo.

⁸ El concepto de heterocronía se debe originalmente a Ernst Haeckel (1834-1919), quien desarrolló la idea como base principal para explicar y apoyar su Ley Biogenética, según la cual la ontogenia recapitula la filogenia o, en otras palabras, las fases iniciales del desarrollo embrionario de un organismo representan estadios adultos de organismos ancestrales. Para Haeckel, la heterocronía sólo debía funcionar en una dirección, acelerando el proceso de desarrollo de tal modo que los estadios ancestrales apareciesen más tempranamente y dejaran así espacio para el desarrollo ulterior. La definición de heterocronía según la cual el proceso puede no sólo acelerarse, sino también desacelerarse es posterior y se debe a Gavin de Beer (1988-1972). Véase Gould (1977: Parte I) para una revisión histórica y Gould (1977: Parte II) y

una parte importante de su carrera al estudio de las heterocronías en diversos organismos (véase, por ejemplo, Alberch & Alberch 1981). Aunque sus estudios se limitaron al ámbito de la morfología en sentido estricto, entendemos que el concepto de heterocronía se puede trasladar sin problemas al ámbito del desarrollo del sistema nervioso y, consecuentemente, de la cognición, tesis que desarrollaremos por extenso en la sección 3 de este trabajo.⁹

La idea de que la aparición de nuevos fenotipos puede tener lugar sin que se produzca modificación alguna en la naturaleza de las interacciones entre los parámetros morfogenéticos es otro aspecto especialmente destacable del planteamiento de Alberch. Se trata, de hecho, de su manera de captar y dar cuenta de la tesis de la Evo-Devo sobre el carácter sumamente persistente o conservador de los sistemas de desarrollo (Alberch 1989: 44). De acuerdo con Alberch, por tanto, la principal fuente de variación capaz de generar organismos adaptativamente aventajados en un determinado ambiente y población consistiría en las perturbaciones operadas sobre alguno de los valores de los parámetros morfogenéticos implicados en un sistema de desarrollo en sí mismo estable.¹⁰ En el estudio de los sistemas dinámicos recibe el nombre de “parámetro de control” aquel cuyas perturbaciones pueden dar lugar a la aparición súbita de una nueva morfología (un nuevo patrón formal en la superficie de una solución química, un nuevo estadio embrionario, una nueva pauta comportamental, etc., según el tipo de sistema considerado) (Thelen & Smith 1994: 63-64). Es importante entender que el “parámetro de control” cuya perturbación da lugar a un episodio de cambio durante el desarrollo de un aspecto particular de un organismo no debe ser considerado por ello como un agente central en la causación de tal dimensión de su fenotipo. En realidad, la perturbación del parámetro de control repercute sobre los restantes parámetros morfogenéticos y no directamente sobre el fenotipo alcanzado, cuyo desarrollo es inequívocamente una

Alberch *et al.* (1979) para una primera descripción y formalización sistemática de las heterocronías.

⁹ El pensamiento de Alberch con respecto del papel de las heterocronías fue evolucionando, sin embargo, hacia modelos más acordes con su concepción dinámica y mecanicista del desarrollo, hasta el punto de que éstas, ya en 1985, habían perdido ese papel preponderante que jugaron en sus escritos anteriores; véase Alberch (1985) y Alberch & Blanco (1996), así como Etxeberria & Nuño de la Rosa (en prensa) para un estudio detallado del pensamiento de Alberch. Nuestro agradecimiento a Laura Nuño de la Rosa por aclararnos este punto.

¹⁰ Alberch (1991: 17-18) especula además con la idea de que este “modo de evolución” pueda ser él mismo un producto de la (macro) evolución natural, seleccionado por la ventaja que representa la combinación de robustez y flexibilidad de tal tipo de pautas de desarrollo, resistentes a la agresión del medio pero abiertas a la exploración de nuevos diseños orgánicos preparados para las mudanzas ambientales.

función conjunta de todos ellos.¹¹ Lo que la idea de “parámetro de control” simplemente introduce en el estudio de los sistemas dinámicos es la posibilidad, en principio, de señalar a alguno (o algunos) de los parámetros morfogenéticos del sistema como instigador original de la cadena de reacciones que dará lugar a la nueva morfología.

Llegamos, finalmente, a un aspecto crucial en el modelo de Alberch: la idea de que un sistema de desarrollo delimita de antemano el rango de los posibles fenotipos accesibles a partir de él mediante perturbaciones en los valores de sus parámetros morfogenéticos. Alberch emplea el término “espacio paramétrico”¹² para hacer referencia a ese conjunto finito y limitado de plasmaciones de un determinado sistema de desarrollo. Las principales propiedades de un “espacio paramétrico” así concebido se pueden sintetizar del siguiente modo:

(1) un espacio paramétrico consiste en un conjunto finito y discreto de fenotipos. Cada uno de ellos representa, por tanto, una discontinuidad con relación a los fenotipos accesibles alternativos (se representan en la Fig. 5 por los espacios a que corresponde cada una de las letras mayúsculas);

(2) cada uno de los fenotipos que ocupa el espacio paramétrico tiene una determinada probabilidad de manifestarse relativamente a la de los demás fenotipos (en la Fig. 5 la probabilidad de cada fenotipo está representada por la extensión que cada uno ocupa en el espacio paramétrico: D, por tanto, es el fenotipo más probable y B, en cambio, el más improbable); y

(3) cada fenotipo se caracteriza asimismo por su mayor o menor probabilidad de transformarse en uno u otro de los restantes fenotipos (en la Fig. 5, esta probabilidad está representada por la extensión que ocupa la línea limítrofe entre los fenotipos: A, por tanto, tiene una elevada probabilidad de transformarse en D, una probabilidad muy baja de transformarse en B y una probabilidad nula de transformarse directamente en cualquiera de los otros tres fenotipos posibles).

¹¹ En palabras de Thelen & Smith (1994: 112) un parámetro de control “construye las interacciones”, pero “no prescribe el resultado de un modo privilegiado”. O, en palabras de Kelso (1995: 7): “[E]l parámetro de control no prescribe ni contiene el código del patrón emergente. Se limita simplemente a dirigir el sistema a través de una variedad de patrones o estados posibles”.

¹² La noción de “espacio paramétrico” de Alberch guarda cierta relación con la de “paisaje epigenético” de Waddington (1957), ya que la idea de Waddington alude a la fuerte canalización de ciertas vías de desarrollo, lo que las convierte en altamente resistentes a las perturbaciones ambientales. Esas vías o canales de desarrollo, por tanto, están sólidamente establecidas y sólo perturbaciones muy radicales podrán redireccionar el desarrollo en otro sentido, menos canalizado pero igualmente viable a partir de la misma dotación genética

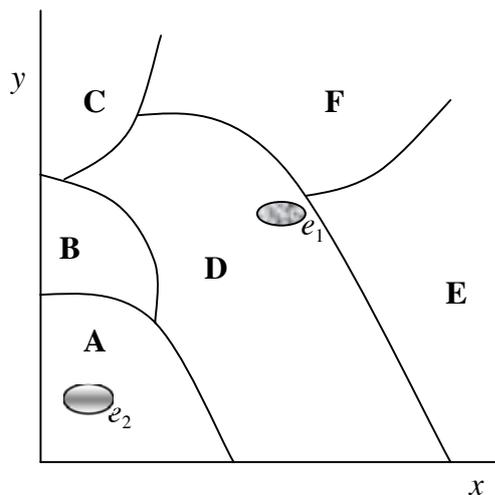


Fig. 5. Espacio paramétrico. Espacio paramétrico de los estados fenotípicos accesibles a partir de un sistema de desarrollo definido, idealmente, mediante dos parámetros morfogenéticos (x e y). El espacio comprende un número finito de fenotipos discontinuos (A, B, ...F). Las perturbaciones de los valores morfogenéticos pueden ocasionar la transformación de un tipo de fenotipo en otro. Cada fenotipo tiene una determinada probabilidad de manifestarse (extensión espacial del fenotipo) y una determinada inclinación a transformarse en fenotipos alternativos (espacios limítrofes) con mayor o menor probabilidad (extensión de la línea limítrofe) (basada en Alberch 1989: 51 y Alberch 1991: 16).

Por otra parte, una población particular de fenotipos ocupará una posición particular dentro de un espacio paramétrico (se representa en la Fig. 5 mediante una figura ovalada con una determinada trama de relleno; e_1 y e_2 representan, por tanto, dos poblaciones de fenotipos o, en definitiva, dos especies diferentes) y podrá caracterizarse atendiendo a las siguientes propiedades:

(1) su inclusión en uno u otro de los fenotipos accesibles a partir del sistema de desarrollo en cuestión (en la Fig. 5, e_1 cae dentro del fenotipo D, mientras que e_2 cae dentro del fenotipo A);

(2) por su mayor o menor estabilidad en función de la probabilidad del fenotipo que ocupa (e_1 es en principio una población más estable que e_2 , en la medida en que pertenece a un fenotipo más probable: D frente a A);

(3) por su mayor o menor estabilidad en función de su proximidad a un punto de bifurcación hacia otros fenotipos (e_1 se sitúa muy cerca de la bifurcación que lleva a E y F; es, por tanto, una población más inestable dentro de su tipo que e_2 dentro del suyo); y

(4) por su probabilidad relativa a bifurcarse hacia uno u otro de los fenotipos limítrofes, atendiendo a (4i) su propia posición dentro del fenotipo y (4ii) la diferente

propensión del propio fenotipo a transformarse en uno u otro de los limítrofes (e_1 manifiesta, pues, una mayor inclinación a transformarse en un fenotipo con las características de E).

Una noción que se revela crucial a partir de todo lo anterior es la de *bifurcación* (véase especialmente Oster & Alberch 1982), que se puede definir como un punto dentro de un espacio paramétrico en que una perturbación mínima en el valor de un parámetro de control, cuya modificación constante sólo acarrea consecuencias de orden menor, puede en cambio conllevar la emergencia de un fenotipo cualitativamente diferenciado con relación al fenotipo de partida. En la Fig. 5, por ejemplo, el fenotipo de la especie e_1 podrá ser fácilmente desplazado hacia el tipo E, dada su relativa proximidad a la bifurcación entre F y E a partir del fenotipo D, al que originalmente pertenece esa especie, y la mayor proclividad de este fenotipo a transformarse en el segundo de aquellos. Haciendo uso de la terminología habitual en el estudio de los sistemas dinámicos, podemos decir que en una situación como la representada en la Fig. 5 la población e_2 ocupa una cuenca de atracción cuya profundidad garantiza la relativa estabilidad del fenotipo que la caracteriza (A); la población e_1 , en cambio, debido a la acción continuada de algún tipo de perturbación se ha visto desplazada al límite de su cuenca de atracción (es decir, a un punto de bifurcación), de modo que una nueva perturbación, mínima en este caso, podría llevar a desplazarla a una nueva cuenca de atracción. La Fig. 6 es una forma de representación alternativa para los mismos fenómenos. La Fig. 7 resume una de las aplicaciones del modelo al estudio del desarrollo y evolución de toda una familia de estructuras orgánicas.

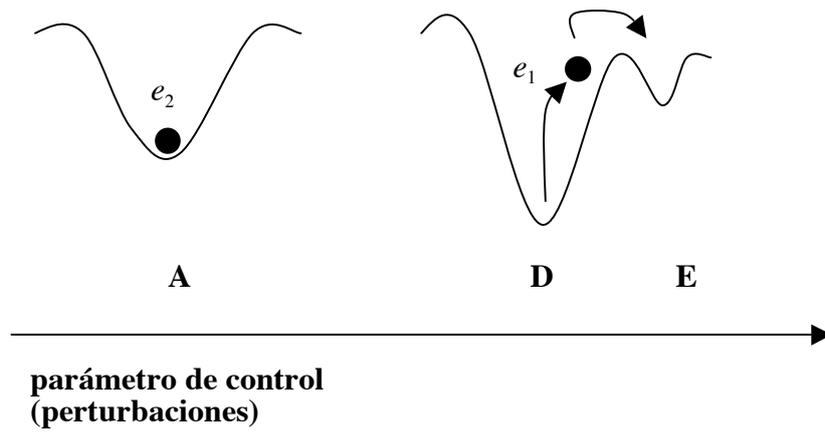


Fig. 6. Cuencas de atracción y transiciones de fase. Ciertas morfologías ocupan una posición en el espacio paramétrico que les garantiza una gran estabilidad pese a las perturbaciones que puedan operar sobre los parámetros morfogenéticos. Ocupan una “cuenca de atracción”, como sucede con la población e_2 dentro del fenotipo **A**. Otras morfologías, en cambio, se sitúan en posiciones que las convierten en altamente inestables y proclives al cambio a partir de una perturbación mínima sobre alguno de los parámetros morfogenéticos. Es el caso de la población e_1 , al límite de experimentar una “transición de fase” hacia el fenotipo **E** (basada en Thelen & Smith 1994: 64).

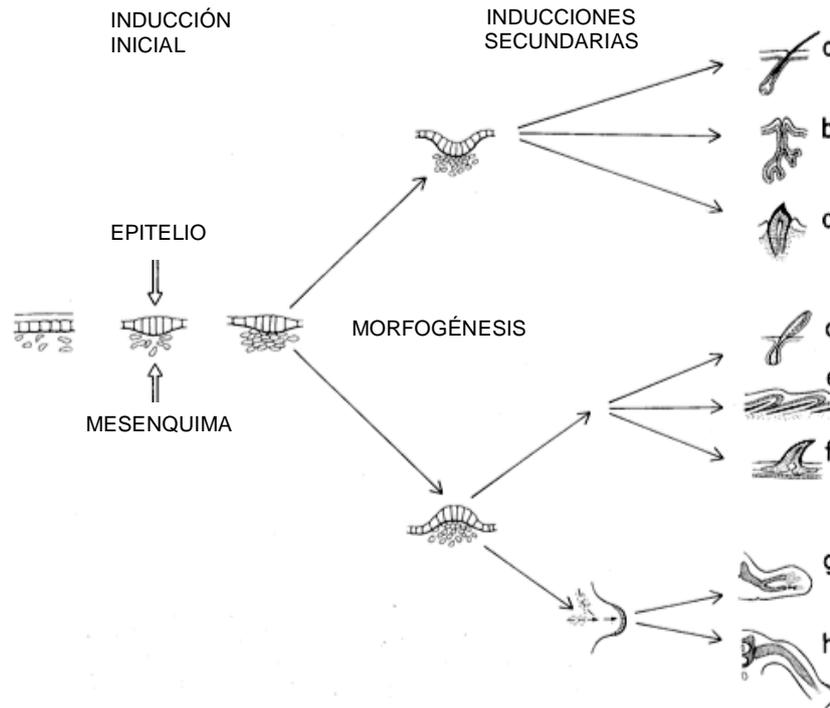


Fig. 7. Morfogénesis de los órganos de la piel. La piel se compone en diferentes organismos de estructuras que deben ser consideradas discontinuas entre sí (pelo, glándulas, plumas, dientes, escamas o caparzones), en la medida en que ninguna de ellas puede ser vista como una forma de transición entre cualquiera de las restantes. Todas ellas se originan, sin embargo, a partir de procesos de inducción provocados por el grosor del epitelio y la concentración del tejido mesenquimal. Según las propiedades de elasticidad y resistencia resultantes en cada caso, la capa epitelial puede bien (i) invaginar o bien (ii) evaginar. La primera situación permite la conformación de estructuras capilares, glandulares y dentales; la segunda permite la formación de plumas, escamas o caparzones. Cada tipo de estructura, por tanto, sólo es accesible a través de perturbaciones operadas sobre una estructura fenotípica particular durante el desarrollo orgánico (Odell *et al.* 1981 y Oster & Alberch 1982; la figura está tomada de Alberch 1989: 47).

En términos filogenéticos, la consecuencia más importante de todas estas ideas es que la evolución de los diseños orgánicos estaría altamente constreñida por la geometría de los espacios paramétricos implicados en cada uno de ellos, en la medida en que estos espacios serían capaces de imponer los límites y de marcar las líneas de evolución posible sobre las respectivas morfologías. Esto significa que las presiones ejercidas por las exigencias del medio no tendrían el papel causalmente preponderante sobre el proceso evolutivo que, en mayor o menor medida, les conceden los herederos de la Síntesis Evolutiva Moderna que encarna la ortodoxia darwinista en la biología evolutiva. Al contrario, de acuerdo con el modelo de “evolución morfológica” defendido por Alberch, las condiciones de tipo interno que operan sobre el desarrollo orgánico se encontrarían en la base de una serie de inercias capaces de imponerse sobre la fuerza

que representa la selección natural. Por tanto, cabe conceder a tales condiciones un papel protagonista entre las causas que dan lugar a la aparición de diseños orgánicos innovadores; la selección natural, en cambio, ve limitado en gran medida el potencial creativo que el ultra-darwinismo le concede en régimen de exclusividad y cobra en cambio una función de filtro sobre los diseños independientemente originados atendiendo a su capacidad para sobreponerse a las exigencias del medio y obtener las mejores tasas reproductivas diferenciales (véase Fig. 3B).

Este modelo entronca, por cierto, con una tradición biológica anterior a Darwin centrada en el estudio formal de los organismos. Entre los representantes de la llamada Morfología Trascendental o Racional cabe destacar a Johann W. Goethe (1749-1832), Étienne Geoffroy Saint Hilaire (1772-1844), Richard Owen (1802-1892) o Isidore Geoffroy Saint-Hilaire (1805-1861) (véase Russell 1916). A pesar de la inequívoca vocación empírica de esta corriente histórica, lo cierto es que su capacidad para influir sobre el desarrollo de la biología del siglo XX se ha visto ensombrecida por su consideración por parte de la historiografía asociada a la SEM como tendente a un esencialismo platónico sin encaje posible en la visión del mundo contemporánea (tal acusación, de la que Ernst Mayr parece haber sido el principal auspiciador, es convincentemente desmontada en Amundson 2007: Parte I). Creemos que las ideas de Alberch que venimos presentando sirven para aclarar que la postulación de determinados tipos de diseño orgánico como un sistema acotado de posibilidades en buena medida previsible no debe en absoluto ser desacreditada como una deriva hacia el platonismo. En la medida en que tales posibilidades resultan de constricciones impuestas por factores causales de orden estrictamente natural, las tipologías resultantes en ningún modo pueden calificarse como ideas abstractas o esenciales ajenas a un orden físico de existencia (Amundson 2001; Love 2003).

En este sentido, Alberch destacó en varios de sus trabajos (especialmente, Alberch 1989) la importancia del estudio de las teratologías o desarrollos monstruosos para la biología evolutiva, asimismo destacada por la tradición de la Morfología Trascendental (Fig. 8).¹³ Demuestran, en su opinión, la fuerza que las inercias del desarrollo tienen con relación a las presiones de la selección natural, dado que todo desarrollo teratológico es en principio maladaptativo y, sin embargo, puede estar en la

¹³ Véase Geoffroy Sant-Hilaire (1822) y Geoffroy Sant-Hilaire (1832-1837).

base de una novedad orgánica capaz de cobrar significado evolutivo.¹⁴ Además, el hecho de que la gama de las posibles teratologías se encuentre muy estrictamente limitada (son comunes, por ejemplo, las que implican duplicaciones, pero no triplicaciones de las estructuras; Fig. 9), demuestra asimismo la existencia de fuertes constricciones sobre el desarrollo que nada tienen que ver con la acción de la selección natural.

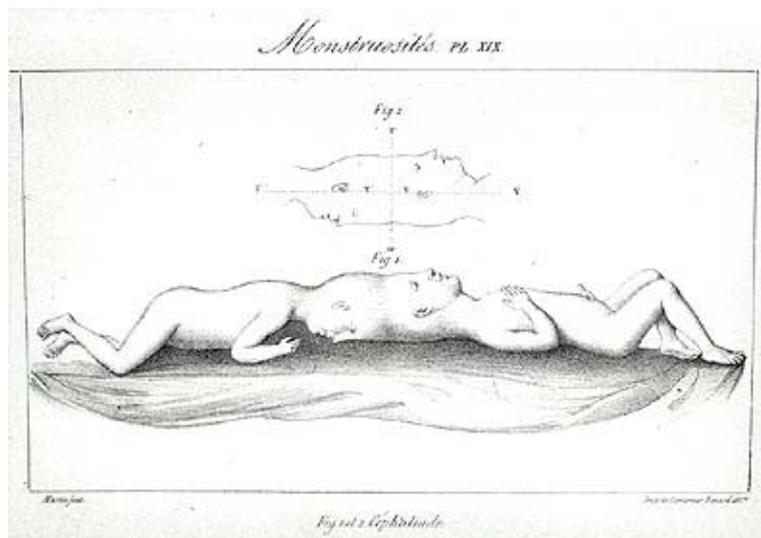


Fig. 8. Lógica de los monstruos (I). “Tras haber estudiado las anomalías en sus condiciones especiales, y establecido las leyes y las relaciones generales a los que es posible remitir todos los hechos particulares, demostraré de qué modo estas leyes y relaciones no son más que corolarios de leyes más generales de la organización; [...] de qué modo [...] muchos principios, establecidos sobre bases poco sólidas a través del estudio de los hechos normales, hallan en el campo de las anomalías su demostración completa. Y de qué modo la teratología, de entre los miles de hechos que le conciernen, abarca todas las condiciones de la organización de todos los seres vivos” (Geoffroy Saint-Hilaire 1832-1837; Vol. I: xi).

¹⁴ Alberch deja claro que el potencial evolutivo de las teratologías puede ser muy limitado (Alberch 1989: 28). En todo caso, defiende asimismo que sería un error descartarlas como materia prima para los procesos evolutivos. En palabras del propio autor: “el argumento de que la mayoría de las anomalías en el desarrollo son deletéreas, habitualmente usado para «desacreditar» la relevancia de esas «mutaciones» en la evolución, es falaz. Se pensó en algún momento que la mayoría de las mutaciones eran nocivas (actualmente se reconoce que muchas de ellas son selectivamente neutras, pero esto no afecta a mi argumento), sin embargo nadie duda que proporcionan la materia prima para el cambio evolutivo” (Alberch 1980: 656). La posición de Alberch no se encuentra por tanto muy distante de la defendida por Richard Goldschmidt (1933 y 1940: 390-393) en su célebre tesis del “monstruo prometedor”: “Mutaciones que provocan monstruosidades pueden haber desempeñado un importante papel en la macroevolución. Una monstruosidad aparecida mediante un único paso genético podría haber permitido la ocupación de un nuevo nicho ambiental y así producir un nuevo tipo en un sólo paso” (Goldschmidt 1940: 390).



Fig. 9. Lógica de los monstruos (II). “Los monstruos son un buen sistema para el estudio de las propiedades internas de la reglas generativas. Representan formas que carecen de función adaptativa al tiempo que preservan un orden estructural. Un análisis de los monstruos es un estudio de la «forma pura»” (Alberch 1989: 23). “Esas grandes desviaciones respecto al desarrollo normal dan lugar a formas que resultan a menudo letales y que se encuentran siempre significativamente peor adaptadas que sus progenitores. Por tanto, se esperaría que los monstruos fuesen consistentemente eliminados por la selección. Esta es una interesante propiedad, porque si la teratologías se generan a pesar de una fuerte selección negativa, su orden tiene que ser un reflejo de las propiedades internas del sistema de desarrollo” (Alberch 1989: 28).

Respecto al papel de la selección natural dentro del modelo de evolución morfológica de Alberch es necesario, en cualquier caso, precisar dos extremos:

(1) aunque su capacidad creativa se ve evidentemente menguada con relación a la que el neo-darwinismo le concede, su papel no debe ser visto sin embargo como una atribución menor dentro del proceso evolutivo. Como recuerda el propio Alberch (1991: 16), aunque un determinado tipo de diseño orgánico pueda ser el más probable de todos en términos de las condiciones internas propias de un sistema de desarrollo, la selección natural así concebida puede determinar que sean otros los diseños que más proliferen si aquel no responde adecuadamente a las condiciones ambientales; y

(2) Alberch considera que esta revisión del papel de la selección natural no anula por completo su carácter creativo dentro de los procesos evolutivos. En concreto, Alberch hace notar que la selección natural, al eliminar los diseños orgánicos incapaces de hacer frente a la competencia intrapoblacional y a las contingencias ambientales, sesga el curso de la evolución en la dirección de las morfologías accesibles desde los diseños seleccionados. La acción de la selección natural determina en cada momento, por tanto, la probabilidad de que sean unos u otros tipos de diseño los que puedan llegar a proliferar en futuros estadios evolutivos, algo que no puede dejar de ser visto como una forma de intervención creativa sobre el proceso evolutivo (Alberch 1989: 46 y Maynard Smith *et al.* 1985: 270).

3. La evolución de la gramática a través del desarrollo de la mente.

“Si las ideas que caracterizan a la Evo-Devo han sido tan productivas en la apertura de nuevas líneas de investigación en la evolución de la morfología, deberían ser igualmente productivas para la evolución psicológica”. Estas palabras de Paul Griffiths (2007: 196) sirven perfectamente para marcar la transición de nuestro propio trabajo, hasta aquí dedicado a presentar los fundamentos teóricos de la Biología Evolutiva del Desarrollo en el ámbito en que ha madurado como disciplina científica (esto es, el de la evolución de los patrones formales a que obedecen los organismos), al estudio de un aspecto particular de la evolución de la cognición humana.

Griffiths nos recuerda ante todo que, en la medida en que la cognición representa una dimensión más del mundo orgánico, no existe ninguna razón de principio que pudiera hacer desaconsejable la aplicación en este dominio de las tesis nucleares de la Evo-Devo. Es más, si evitamos en nuestros planteamientos sobre la cognición cualquier sombra de dualismo “cuerpo / mente”, lo cierto es que existe un puente perfectamente natural para proceder a la aplicación de esas ideas al terreno de la evolución de la mente. Asumiendo, como por otra parte parece lógico, que lo que llamamos “mente” (o “cognición”, términos que a los efectos de este trabajo pueden contar como sinónimos) no es otra cosa que lo que “el cerebro hace”, usando la célebre expresión de Searle (1985), resulta claro que el estudio de la evolución morfológica del cerebro representa un primer punto de aproximación al estudio evolutivo de las funciones mentales. Resulta asimismo claro que el estudio evolutivo del cerebro como estructura orgánica y, específicamente, el estudio evolutivo de su diversidad formal entre las especies dotadas de sistemas nerviosos complejos parece un ámbito de aplicación natural para la Evo-Devo.

Lo anterior no significa, por supuesto, que la evolución de la morfología cerebral es a cuanto puede aspirar la Evo-Devo como parte de un programa más amplio de investigación sobre la evolución de las funciones mentales. En este sentido, acaso sea útil diferenciar los tres niveles de análisis fundamentalmente implicados en el estudio de tales funciones y considerar brevemente en este preámbulo su posición en el tipo de explicaciones evolutivas centradas en los fenómenos de desarrollo. Los tres niveles en cuestión serían: (1) el de la anatomía cerebral, (2) el de funcionamiento cerebral, y (3) el del comportamiento observable.

En cuanto al primer nivel (anatomía cerebral), ya se ha señalado que no representa en realidad para la Evo-Devo otra cosa que un ámbito de aplicación

particular de su práctica habitual de investigación centrada en la evolución de patrones formales orgánicos. De hecho, no faltan aplicaciones relevantes alegables en este dominio, como las contenidas en Parker, Langer & McKinney (2000), Falk & Gibson (2001) o Minugh-Purvis & McNamara (2001), por ceñirnos al caso de la evolución del cerebro de los primates.

Por lo que respecta al segundo nivel (funcionamiento del cerebro), se trata del dominio en que se concentran los principales problemas tradicionalmente asociados al estudio de la mente. En este trabajo asumiremos, como ya quedó dicho, que cuando hablamos de la mente hablamos de las funciones asociadas a la actividad cerebral. Este dominio introduce, por tanto, un nivel de análisis con una fenomenología que trasciende a la de la simple morfología del cerebro. Sin embargo, el que en este nivel predomine un tipo de aproximación teórica en que tales funciones son estudiadas haciendo abstracción de su base de realización física, no significa que se deba asumir que este nivel de análisis sea en sí mismo abstracto y dotado de propiedades irreducibles a las de dicha base.¹⁵ Nuestro punto de vista coincide aquí con el expresado en diferentes trabajos por Noam Chomsky, de acuerdo con el cual basar las explicaciones en este terreno en una jerga estrictamente fisicalista o en un vocabulario de carácter abstracto es una simple cuestión de perspectiva y en la que las decisiones deben tomarse atendiendo a consideraciones de orden práctico, como la accesibilidad a la observación del dominio considerado o la elocuencia de los datos directamente observables (véase, por ejemplo, Chomsky 1980). Son este tipo de consideraciones las que, también desde el punto de vista chomskyano, determinan que en el estudio de las funciones cognitivas superiores de los humanos deba prevalecer a menudo una perspectiva computacional o abstracta. Sea cual sea el punto de vista que convenga o sea posible adoptar en cada caso, lo cierto es que la exploración de las posibles modificaciones de las funciones cerebrales en aspectos tales como la cronología de los puntos de arranque o estabilización de su desarrollo, ritmos de maduración, alteraciones de los estadios intermedios y del estado terminal, etc., parecen objetivos perfectamente acordes con las metas de Evo-Devo.

Finalmente, el estudio del comportamiento observable representó durante buena parte del siglo XX la coartada de la Psicología Conductista para obtener el tipo de respetabilidad científica impuesto por el ideario positivista dominante en la filosofía de la ciencia. Curiosamente, Amundson (2006) sugiere que la liberación de la psicología

¹⁵ Pero véase la Introducción a Fodor (1975) como defensa del punto de vista alternativo, y Churchland (1981) para una defensa de una postura aún más alejada de la adoptada aquí.

teórica en favor del enfoque cognitivista es históricamente parangonable a la liberación por parte de la Evo-Devo de la estrechez de miras impuesta por la SEM. En ambos casos, arguye Amundson, se supera un enfoque centrado en los condicionantes impuestos por el ambiente y se adopta una perspectiva muy especialmente centrada en el descubrimiento de constricciones de carácter interno. Tal situación puede interpretarse, como sugiere el propio Amundson, en el sentido de que la Evo-Devo y la Psicología Cognitiva son vástagos de un mismo *zeitgeist*, lo que debería además favorecer la convergencia de ambos planteamientos científicos, en línea con lo comentado en el anterior párrafo.

No obstante, entendemos que nada de lo anterior debe implicar la postergación del estudio del comportamiento para favorecer exclusivamente el estudio de sus determinantes internos. De hecho, el tipo de explicación basada en la interacción entre múltiples dominios que en general tiende a favorecer la Evo-Devo lleva a pensar: (1) que en la aplicación de esta disciplina al terreno de la cognición ninguno de los tres niveles que hemos considerado deba verse privilegiado frente a los demás; y, yendo aún algo más lejos, (2) que tal aplicación favorezca además la postulación de interacciones complejas y en diferentes sentidos entre todos ellos, de modo que las propias interacciones puedan también configurarse como *locus* de alteraciones en el desarrollo con un potencial significado evolutivo (Fig. 10). De hecho, el que determinadas alteraciones inducidas ambientalmente en la conducta de un organismo durante su desarrollo puedan estar en la base de ulteriores modificaciones en los condicionantes anatómicos, fisiológicos y, en último término, genéticos capaces de favorecer la nueva pauta de comportamiento, es una idea no problemática en el contexto de la Evo-Devo y que ha dado lugar a la reivindicación de determinados modelos de cambio, como la “selección orgánica” o la “asimilación genética”, que en apariencia contravienen la lógica genocéntrica propia de la SEM, al abrir la puerta al fantasma lamarckiano de la herencia de los caracteres adquiridos.¹⁶

¹⁶ Véase Gottlieb (2003: 14-23) como síntesis de tales supuestos y modelos. Las referencias clásicas para cada uno de ellos son Baldwin (1896), Morgan (1896) y Osborn (1897), y Waddington (1953), respectivamente. Longa (2006) contiene una interesante clarificación de las ideas de estos autores, erróneamente identificadas en algunas aplicaciones recientes del llamado “efecto Baldwin” a la explicación evolutiva del lenguaje. Jablonka & Lamb (1995) es una reivindicación reciente de la “dimensión lamarckiana” en la biología evolutiva.

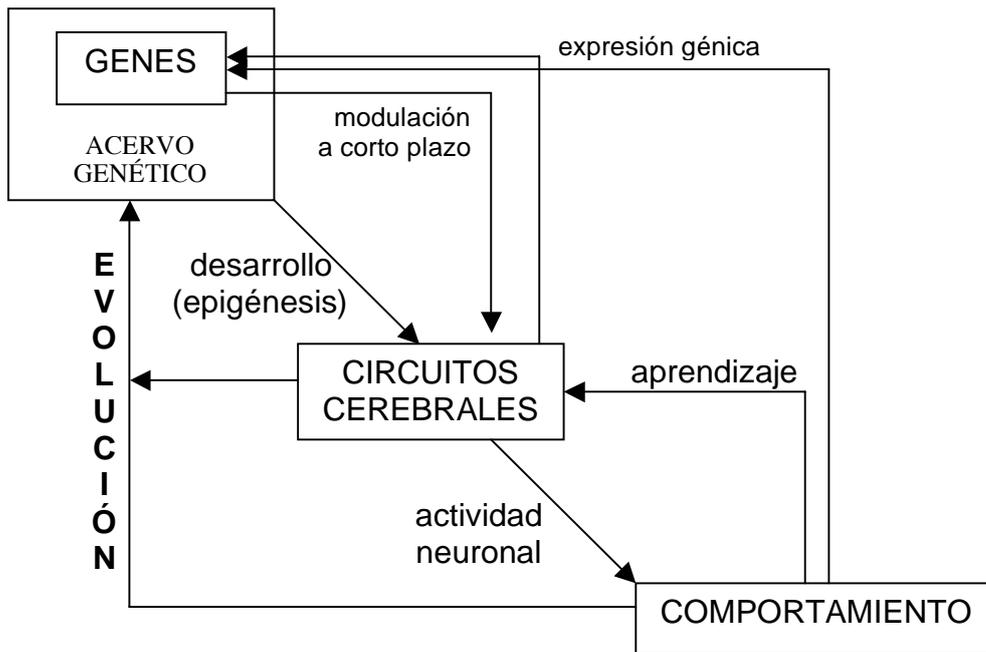


Fig. 10. Comportamiento y evolución. Modelo interactivo entre múltiples niveles de desarrollo y actividad en los organismos superiores (basado en Plotkin & Odling-Smee 1981; véase Johnston & Edwards 2002 para un modelo aún más complejo en términos de los niveles y bucles de interacción considerados, así como en los parámetros morfogenéticos especificados). En este modelo, la recurrencia intergeneracional de las alteraciones en una determinada pauta de comportamiento puede tener repercusiones evolutivas, ya sea mediante una nueva redistribución de los alelos dominantes en el acervo genético de la población (“asimilación genética”), ya sea mediante la selección de nuevas mutaciones sobrevenidas dentro del mismo (“selección orgánica”).

3.1. La evolución del cerebro a través del desarrollo.

La aplicación de los supuestos de la Evo-Devo al caso particular de las dotaciones psicológicas de las especies implica básicamente tratar de esclarecer qué alteraciones en el desarrollo de la mente/cerebro de los organismos pueden ser capaces de introducir en la población a la que esos organismos pertenece un tipo de variedad heredable y eventualmente capaz de convertirlos en aventajados con relación al resto de la población. A la vista de la presentación de este planteamiento desarrollada a lo largo de la sección 2 de este trabajo, dicha tarea supone la consideración de los siguientes puntos como claves para la obtención de respuestas iluminadoras sobre esta materia:

- (1) aproximación a los parámetros morfogenéticos que componen el sistema de desarrollo de un aspecto particular de la mente/cerebro;
- (2) establecimiento del parámetro o parámetros de control cuyas perturbaciones actúan como elemento(s) desencadenante(s) del cambio;

- (3) especificación de las constricciones impuestas por el propio sistema de desarrollo estableciendo espacios paramétricos de posibilidades; y
- (4) clarificación de las condiciones poblacionales y ambientales capaces de filtrar la distribución de fenotipos en el conjunto de la población en favor de la solución resultante del proceso de cambio considerado.

Comentaremos a continuación algunas aportaciones importantes relacionadas con el tratamiento de estos asuntos en relación con el estudio evolutivo de la cognición humana en cualquiera de las dimensiones (estructura, funcionamiento y comportamiento) señaladas arriba. La nota que todas ellas comparten, avanzada ya en la sección 2 de este trabajo, consiste en la adopción de modelos basados en la idea de que la “heterocronía” es el mecanismo básico que permite explicar, como en el caso de la morfología,¹⁷ la evolución del sistema nervioso y de la cognición humana, que sería por tanto efecto de alteraciones en la cronología y en la intensidad del desarrollo relativamente a especies próximamente emparentadas (Tabla 1).

Heterocronía. Evolución a través de los cambios en la cronología y la intensidad del desarrollo. Tipos:

1. Paedomorfosis (infra-desarrollo o truncamiento terminal). Subtipos:
 - 1.a. Reducción de la tasa de desarrollo (neotenia);
 - 1.b. Terminación temprana (progénesis); y
 - 1.c. Iniciación tardía (post-desplazamiento).
2. Peramorfosis (supra-desarrollo o extensión terminal). Subtipos:
 - 2.a. Incremento de la tasa de desarrollo (aceleración);
 - 2.b. Terminación tardía (hipermorfosis);
 - 2.c. Iniciación temprana (pre-desplazamiento).

Tabla 1.– Heterocronía: definición y tipos. Basado en McKinney (2000) y Parker & McKinney (1999); otras fuentes: Gould (1977), McKinney & McNamara (1991) y Alba (2002).

La estructura cerebral es, dentro del estudio de la evolución de la mente, la dimensión más intensamente estudiada como resultado de transformaciones en la ontogenia de los organismos, algo que no debe extrañarnos por tratarse del dominio más

¹⁷ Como señala Gould (1977: 4): “La evolución se produce cuando la ontogenia se ve alterada de una de las dos maneras siguientes: cuando en algún estadio del desarrollo se introducen nuevos caracteres con efectos diversos sobre las subsiguientes etapas del proceso, o cuando los caracteres ya existentes sufren cambios en la temporalidad del desarrollo. Estos dos procesos agotan el contenido formal del cambio filético; el segundo proceso es la heterocronía.”

cercano al cuerpo de aplicaciones característico de la Evo-Devo. Cuentan en este terreno como hechos bien establecidos, por ejemplo, que tanto el incremento del tamaño del cerebro como las tasas de conectividad entre sus componentes (especialmente, aunque no exclusivamente, en el nivel celular) pueden resultar de alteraciones operadas en fases muy tempranas del desarrollo embrionario. En esta dirección, Kaskan & Finlay (2001) señalan que un incremento en las tasas de producción de células precursoras o una prolongación del período de citogénesis durante el desarrollo embrionario puede originar importantes diferencias en el tamaño cerebral. Estos autores definen exactamente la “citogénesis” como el período que se extiende desde el inicio de producción de las células precursoras de una determinada estructura hasta el momento en que se obtiene un máximo de divisiones celulares en que una de las células resultantes ya no se divide sino que “migra” a la estructura en formación (Kaskan & Finlay 2001: 17). Observan, además, que en el desarrollo de diferentes estructuras cerebrales a partir del tubo neuronal de los mamíferos se observan claros desplazamientos en el momento culminante de tales divisiones asimétricas terminales. Defienden, por último, que la población neuronal que se obtiene en cada caso crece exponencialmente con relación al desplazamiento de dicho pico (Fig. 11).

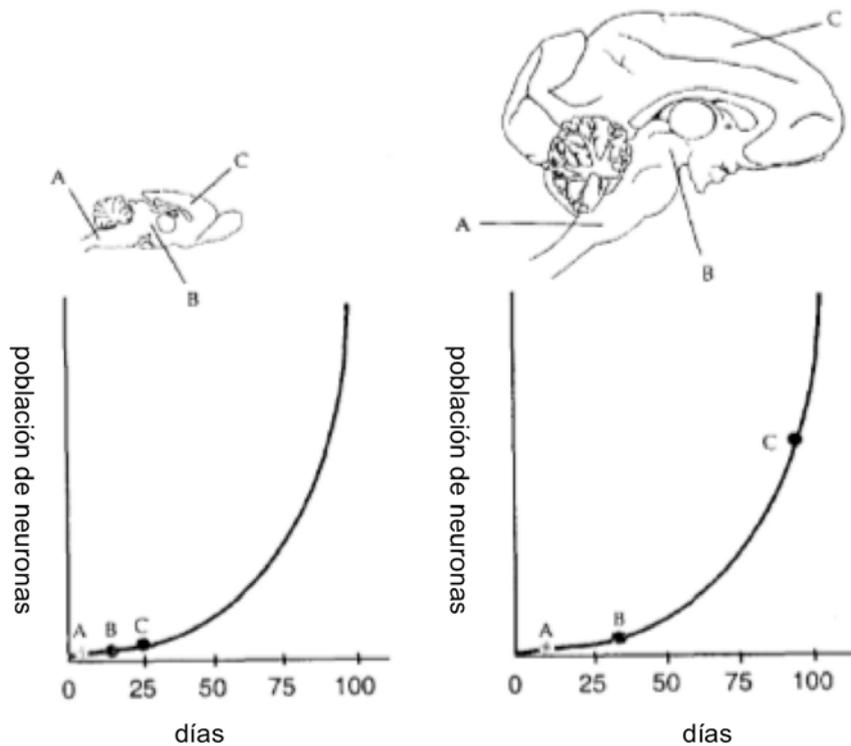


Fig. 11. Prolongación de la citogénesis y crecimiento exponencial de las estructuras cerebrales. La extensión temporal del “pico” de divisiones celulares asimétricas da lugar a un incremento exponencial de la población de neuronas obtenidas. En el esquema se refleja que tal desplazamiento es generalizado en la citogénesis de diferentes estructuras cerebrales de los primates (dcha.) en comparación con las estructuras homólogas de los roedores (izq.). Se refleja, además, que el mayor desplazamiento registrado en la citogénesis del cortex (C) da lugar a un incremento en el tamaño de la población neuronal de esta estructura mucho mayor que el correspondiente a otras, como la médula (A) o el cerebro anterior basal (B). Tal incremento tiene un carácter exponencial (Tomado de Kaskan & Finlay 2001: 20).

En este sentido, Rakic & Kornack (2001) ofrecen algunas cuantificaciones reveladoras. Señalan que la fase de división celular asimétrica que da lugar a células neuronales (es decir, la fase a cuyo pico culminante hacen referencia Kaskan y Finlay) se inicia en los monos unas cuatro semanas más tarde que en los ratones, lo que supone una prolongación del período de división celular simétrica en que se produce la mayor parte de los precursores neuronales. De acuerdo con los datos de estos autores, de este desplazamiento en el arranque de una fase característica del desarrollo embrionario resulta que la población de neuronas propia de los monos duplica en número a la de los ratones. Rakic & Kornack (2001: 45-46) observan, por otra parte, que en el caso de los humanos el arranque de la fase de división asimétrica se desplaza sólo unos días con relación al caso de los monos. Sin embargo, dado el efecto exponencial que el desplazamiento de ese punto tiene en la proliferación de precursores neuronales, la

población de neuronas de los humanos acaso sea entre ocho y dieciséis veces más numerosa que la de los monos. A la luz de todos estos datos, concluyen que la mutación de un gen regulador (o de un conjunto de genes reguladores) puede haber sido responsable de la reorganización del neo-cortex y de las novedades cognitivas y conductuales asociadas a ella (Rakic & Kornack 2001: 46).¹⁸

Debe tenerse en cuenta, en todo caso, que no es ésta de la única diferencia conocida en la pauta de desarrollo del cerebro humano tomando como punto de comparación la de los monos. Parker & McKinney (1999) y McKinney (2000), por ejemplo, alegan además (1) que la fase de crecimiento fetal del cerebro humano dura 25 días más que la de los monos; (2) que la mielinización del neo-cortex (y especialmente del cortex frontal) se extiende en los humanos hasta los 12 años, mientras que la de los monos rhesus dura 3,5 años; o (3) que el crecimiento dendrítico se prolonga en los humanos hasta los 20 años, mucho más allá de lo que sucede en cualquier otra especie con un parentesco evolutivo próximo. Se trata en todos los casos de factores que inciden en las tasas de interconectividad cerebral y cuyo efecto combinado ha de tener sin duda repercusiones cognitivas de amplísimo alcance, punto éste que defienden explícitamente Parker & McKinney (1999) en su detallado estudio comparado del desarrollo cognitivo en monos, simios y humanos.

Resulta además interesante que las alteraciones en las fases del desarrollo que repercuten en los procesos de proliferación de precursores neuronales o en la capacidad de interconexión entre las poblaciones celulares resultantes no pueden dar lugar a un tipo totalmente irrestricto de crecimiento y reorganización cerebrales. Dejando de lado las limitaciones de tipo metabólico y energético a las que en todo caso está sujeto el incremento de la capacidad cerebral, Hofman (2001) razona que determinados aspectos del *Bauplan* al que obedece el cerebro de los primates limitan de manera bastante clara su potencial evolutivo. Señala, por ejemplo, que el carácter exponencial del aumento de la masa cortical con relación al de la masa cerebral no tiene correspondencia con el de otras estructuras cerebrales (en todo caso importantes en la regulación de la conectividad cortical, como el cerebelo, los ganglios basales, etc.), que lo hacen de

¹⁸ En este sentido, nos parecen prometedores algunos trabajos recientes que apuntan a genes que regulan ciertas fases del crecimiento cerebral (véase Dorus *et al.* 2004). Con relación a alguno de ellos, como *Microcephalin*, han sido además identificadas mutaciones relativamente recientes y específicas del humano moderno (véase Evans *et al.* 2004 y Evans *et al.* 2005); para una amplia revisión de los genes implicados en el desarrollo y el crecimiento cerebral, véase Benítez Burraco (2009: Cap. 3).

manera simplemente lineal. Esto hace que a medida que crece el cerebro se obtenga una masa cortical cada vez más desproporcionada con relación a esas estructuras, que resultarán por ello inadecuadas para la complejidad de la información que la corteza cerebral estaría por su parte capacitada para procesar (Hofman 2001: 115-119). Hofman razona asimismo que existen limitaciones relacionadas con la longitud de los axones, que determinan que un incremento de la masa cortical pueda no tener efectos prácticos si no puede ir acompañada del cableado necesario para intercomunicar zonas distantes del cortex. Es cierto que Hofman señala que en esta cuestión pudiera estar la razón subyacente a la compartimentación del cortex en zonas o módulos especializados en los que se concentran neuronas altamente intercomunicadas;¹⁹ de todos modos, un crecimiento cerebral desproporcionado volvería a plantear este mismo problema en el nivel de la conexión intermodular, necesaria para el sostenimiento de la flexibilidad propia de la cognición de tipo humano (Hofman 2001: 119-124).

Trabajos como estos plantean con evidente seriedad cuestiones referentes a las alteraciones del desarrollo cerebral que pudieran estar en la base de la evolución de la cognición humana, tales como el significado de la regulación genética como parámetro de control especialmente relevante o de la alometría como factor en la delimitación de los espacios fenotípicos potencialmente resultantes. Son, en cambio, escasamente informativos en lo que respecta a la traducción de todos esos elementos de la explicación en las funciones mentales resultantes y de su reflejo en la conducta. La cuestión no es sólo importante en sí misma de cara a la delimitación de espacios paramétricos de funcionalidad cerebral, sino también porque, como señalamos más arriba, la localización de una determinada población en una u otra posición dentro de esos espacios puede a su vez repercutir en el curso de la evolución de los parámetros morfogenéticos que los delimitan.

Es destacable, con relación a lo anterior, la existencia de una interesante línea de investigación centrada en el estudio de las funciones mentales como resultado de alteraciones en los sistemas de desarrollo, adoptando para ello una perspectiva comparada afín a la de los trabajos comentados arriba.²⁰ Por ejemplo, Langer (2000) compara la inteligencia física y lógico-matemática de humanos, chimpancés y monos y

¹⁹ Véase en Griffiths (2007) una defensa del concepto de “modularidad” en la aplicación de la Evo-Devo al estudio de la mente.

²⁰ Véase, además, el ya citado Parker & McKinney (1999) como una importante referencia en esta dirección.

saca una serie de conclusiones relativas al punto de arranque y culminación del desarrollo de dichos aspectos de la cognición de estas especies, así como a la intensidad relativa de su progresión en cada caso. La conclusión que fundamentalmente se desprende de esta comparación es que, evolutivamente hablando, parece haberse producido un adelanto y una aceleración en el desarrollo de estas dimensiones cognitivas (más acusados en el caso de la inteligencia lógico-matemática), así como una sincronización en los procesos correspondientes, lo que ha favorecido una mutua penetrabilidad entre ellas con importantes repercusiones en la manera de concebir y explicar el mundo circundante. Señala, en concreto, que la aparición de la inteligencia física tiene lugar muy tempranamente en todos los casos. Sin embargo, la inteligencia lógico-matemática de que son capaces los monos sólo surge con posterioridad a la plena maduración de aquella, un poco antes en el caso de los chimpancés y de forma plenamente sincronizada en el de los humanos. Langer defiende además que ciertos aspectos especialmente complejos de la cognición humana, como la capacidad para simultanear e integrar operaciones mentales de un determinado tipo (por ejemplo, operar con dos conjuntos de objetos, compararlos e intercambiar elementos entre ellos para convertirlos en idénticos, etc.) son efecto de esta pauta de desarrollo prematuro, acelerado y sincronizado de las facultades comentadas. Por último, Langer observa que el desarrollo de estas capacidades se extiende en el caso de los humanos considerablemente más allá de lo que ocurre con las especies que le sirven como punto de comparación, lo que le lleva a hablar de un modelo de evolución cognitiva mediante “sobre-desarrollo” o “extensión terminal” (Langer 2000: 229). Esta conclusión tiene el interés añadido, apuntado por el propio autor, de que resulta consistente con la postulación de un proceso paralelo de sobre-desarrollo en el nivel de la estructura cerebral, que implica por igual a diferentes aspectos de la anatomía del cerebro (crecimiento prolongado de las células gliales, de la mielinización de los axones, de la sinaptogénesis y del crecimiento dentrítico en el córtex) (Langer 2000: 227), lo que significa un paso importante en la dirección de establecer puentes entre los niveles cerebral y mental.²¹

El siguiente apartado de nuestro trabajo puede considerarse como una concreción particular de esta línea de interpretación de la cognición humana como efecto de la historia evolutiva de su pauta de desarrollo, tratando de aproximar en la

²¹ Véase asimismo Gibson (1990) o Gibson (2004) como muestras representativas de tal empeño.

medida de lo posible los niveles de análisis físico y funcional. Nos centraremos en un aspecto particular de la mente humana, el procedimiento computacional asociado a la Facultad del Lenguaje. Exploraremos, en concreto, el tipo de perturbaciones morfogénicas que han podido originarlo y, adoptando una perspectiva representacional o abstracta, la localización de tal procedimiento dentro un espacio paramétrico de posibilidades y el sistema de bifurcaciones que conducen a la posición que en concreto ocupa. Aportaremos, finalmente, algunas ideas sobre las condiciones poblacionales y ambientales que han podido filtrar tal procedimiento en detrimento de otras alternativas igualmente localizadas en el espacio paramétrico en cuestión.

3.2. Un modelo de evolución del sistema nervioso y de la cognición: espacio paramétrico y fenotipos computacionales.

Como ya apuntábamos al final de la sección anterior, no abundan las propuestas en las que se establezca una conexión explícita entre el desarrollo de nuevas estructuras neurales y capacidades cognitivas. En esta sección, intentamos abordar este problema y esbozamos una propuesta construida sobre los principios de la Evo-Devo, en la que aplicamos la noción de espacio paramétrico de Alberch a diferentes fenotipos posibles de sistema nervioso y asociamos a cada fenotipo posible unas propiedades computacionales específicas.

En la medida en que “el desarrollo de la forma no puede vincularse fácilmente al cambio genético, porque la relación de la función con las nuevas estructuras morfológicas no es simple ni directa” (Edelman 1988:156), una propuesta de estas características debería ocuparse, por un lado, de determinar qué parámetros morfogénicos componen el sistema de desarrollo y, por otro, de definir el espacio de fenotipos posibles dados todos y cada uno de los parámetros del sistema. Sin embargo, por motivos de orden expositivo nos limitaremos a representar los espacios paramétricos sobre un espacio plano, adoptando la convención, ya establecida por Alberch, de considerar solamente dos parámetros “abstractos” x e y en función de los cuales se podrían definir los fenotipos en cuestión. Por otra parte, y pese a los considerables avances en el estudio de los diferentes factores que participan en el desarrollo embrionario en general y del sistema nervioso en particular, nos sería imposible en estos momentos enumerar con precisión todos y cada uno de estos factores, dado que ciertos aspectos del proceso siguen siendo un misterio. Sí podemos, no obstante, afirmar que estos factores no son única y exclusivamente genéticos y, como

se desprende de los diferentes modelos propuestos (cf., por ejemplo, Edelman 1988, para el desarrollo en general, y Edelman 1987 y Ebbesson 1980 para el desarrollo del sistema nervioso), dichos factores abarcan un amplio espectro de elementos. Por ejemplo, en el modelo topobiológico de Edelman, los principales procesos del desarrollo son la división celular, el movimiento celular y la muerte celular, en tanto que fuerzas que dirigen el proceso, junto a la adhesión y la diferenciación celular, en tanto que procesos reguladores. Es importante recalcar, sin embargo, que estos procesos, responsables de construir y dar forma al organismo, son el resultado de un complejo equilibrio entre genética y epigenética, de tal modo que el resultado final del proceso depende tanto de los cambios que se pudieran producir en la primera como de los que se pudieran producir en la segunda. Sin embargo, como razona Edelman (1987: especialmente Cap. 4), el desarrollo del cerebro constituye un caso en el que hay que prestar especial atención a los mecanismos epigenéticos, ya que, si bien las estructuras anatómicas en áreas específicas del cerebro de diferentes individuos de una misma especie son muy similares y, por tanto, su desarrollo debe obedecer a constricciones genéticas de algún tipo, también es cierto que muestran un altísimo grado de diversidad en cuanto a la morfología neuronal y los patrones neurales, especialmente en el nivel de las ramificaciones axonales y dendríticas. Evidentemente, dicha variación no puede ser fruto más que de factores epigenéticos que durante el proceso de desarrollo operan sobre lo que Edelman denomina el “repertorio primario” de base genética (también variable, no obstante) y que, a medida que el proceso avanza, van introduciendo nuevos factores de variación en el nivel sináptico, variación que se expresa principalmente por cambios en la estructura bioquímica y por la aparición de un número creciente de diferentes neurotransmisores. No cabe duda, por tanto, de que un proceso de este tipo posee un enorme potencial para introducir novedades morfológicas, con evidentes repercusiones en el nivel funcional, y más aún si tenemos en cuenta que puede verse afectado por algún tipo de heterocronía que altere la tasa de crecimiento o la temporalidad del proceso.²²

Sin embargo, el que un sistema de desarrollo de estas características posea un potencial creativo muy importante, no significa que éste sea ilimitado: recuérdense, a este respecto, las consideraciones de Hofman (2001) sobre las restricciones estructurales y de conectividad que constriñen el espacio de fenotipos posibles para el sistema

²² Véase Edelman (1987: Cap. 6) para una propuesta concreta a este respecto.

nervioso de un organismo y que constituyen, además, el tipo de restricciones sobre la forma a las que diferentes estudiosos han venido apelando, desde principios del siglo XIX, como elemento básico para explicar el fenómeno de la forma.²³ De acuerdo con esta posición, entendemos que es perfectamente lícito asumir que el sistema de desarrollo del sistema nervioso define un morfoespacio compuesto por un conjunto finito de fenotipos posibles, de tal modo que un organismo particular podría tener acceso a cualquiera de ellos si se produjeran las perturbaciones necesarias para remodelarlo o situarlo en una nueva posición. Además, y al hilo de lo que comentábamos al principio de esta sección sobre la necesidad de distinguir distintos niveles de análisis en el estudio de la cognición, proponemos trasladar tales distinciones también al ámbito de los espacios paramétricos, de tal modo que, paralelamente al espacio paramétrico morfológico, existiría un espacio paramétrico compuesto por lo que podríamos denominar “fenotipos cognitivos”: así, a cada fenotipo dentro del espacio de las formas, le correspondería un fenotipo cognitivo único.²⁴

En la medida en que no resulta posible hacer una caracterización exhaustiva de todas y cada una de las propiedades que definen un fenotipo morfológico concreto, disponemos al menos de un instrumento teórico que sí nos permite, en cambio, identificar sus principales propiedades en el nivel computacional y nos sirve para elaborar hipótesis concretas sobre qué estructuras y organizaciones cerebrales podrían asociarse con esas propiedades. En concreto, pues, asumiremos que el espacio paramétrico de fenotipos cognitivos contiene un mínimo de cuatro fenotipos, en correspondencia con los cuatro niveles de complejidad computacional de la Jerarquía de Chomsky (Fig. 12). Hablamos de un mínimo de cuatro fenotipos porque restringimos nuestra atención a la versión original de la Jerarquía (Chomsky 1959). Somos conscientes, sin embargo, de que, con posterioridad a esa fecha, se han ido incorporando

²³ El representante más significativo —y radical— de esta corriente de pensamiento es, sin duda, D'Arcy Thompson (1860-1948), quien desarrolló estas ideas en su monumental obra *Sobre el crecimiento y la forma* (1917). No obstante, es posible rescatar ideas semejantes en el pensamiento de autores anteriores, como, por ejemplo, Richard Owen (véase Owen 1848: 102-106) y, sobre todo, William Bateson (1861-1926) (véase Bateson 1894). Webster & Goodwin (1996) contiene, probablemente, la exposición más amplia y detallada de los fundamentos teóricos y empíricos de la "Biología Generativa" contemporánea (véase también el ya citado Goodwin 1994).

²⁴ Nótese que no es estrictamente necesario que el número de fenotipos morfológicos sea el mismo que el de fenotipos cognitivos. De hecho, nos parece perfectamente razonable asumir que un único fenotipo cognitivo pueda corresponderse con más de un fenotipo morfológico o, dicho de otro modo, que diferentes morfologías sean susceptibles de una misma caracterización computacional abstracta.

nuevos niveles a la Jerarquía. Ya el propio Chomsky argumentó poco después en favor de la necesidad de distinguir, por ejemplo, entre sistemas sensibles al contexto estrictos y sistemas capaces de generar cualquier sistema recursivo (Chomsky 1963). Aho (1968), por su parte, definió los sistemas indexados dentro del espacio de complejidad reservado originalmente para los sistemas de tipo 1 (véase también Hopcroft & Ullman 1979: Cap. 14), mientras que Joshi y sus colaboradores (véase Joshi 1985, Joshi, Vijay-Shanker & Weir 1991 y Vijay-Shanker & Weir 1994), compartimentaron aún más este espacio, añadiendo los sistemas insensibles al contexto ampliados o sistemas de sensibilidad al contexto débil. Con todo, nada de lo que sigue depende de cuál sea el número exacto de fenotipos cognitivos y, por tanto, en aras de una mayor simplicidad expositiva, seguiremos hablando de un espacio paramétrico con cuatro fenotipos, sin olvidar, por ello, que el caso del lenguaje humano se hallaría en algún lugar dentro de la zona “baja” del tipo 1.

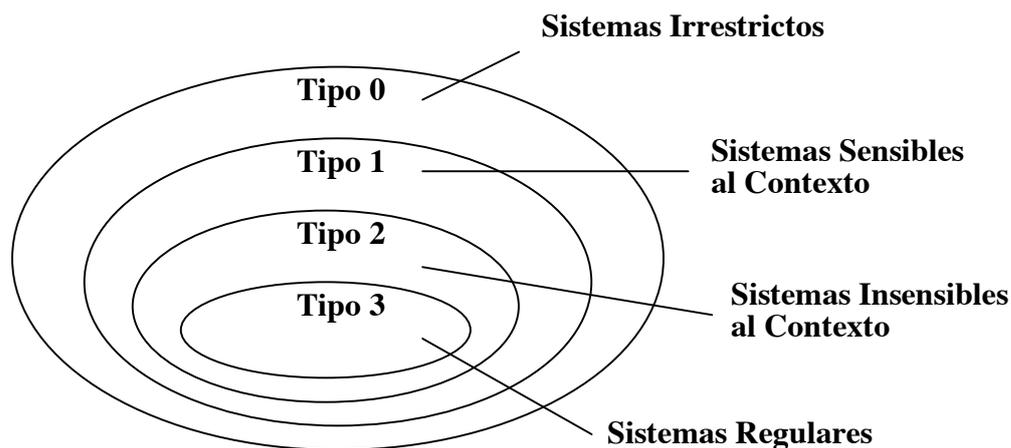


Fig. 12. Jerarquía de Chomsky (Chomsky 1959). La Jerarquía de Chomsky define una escala de sistemas con un poder generativo creciente, capaz de generar diferentes tipos de conjuntos recursivos cuyos elementos muestran niveles de complejidad creciente (tipo 3 a tipo 1) y, eventualmente, cualquier tipo de conjunto recursivamente numerable (tipo 0).

En la Figura 13 esbozamos un espacio paramétrico de fenotipos cognitivos —o, si se prefiere, computacionales, que etiquetamos como FC_3 , FC_2 , FC_1 y FC_0 de acuerdo con los cuatro niveles de la Jerarquía de Chomsky—, en el que, mediante flechas, indicamos además las transiciones posibles entre unos espacios y otros.

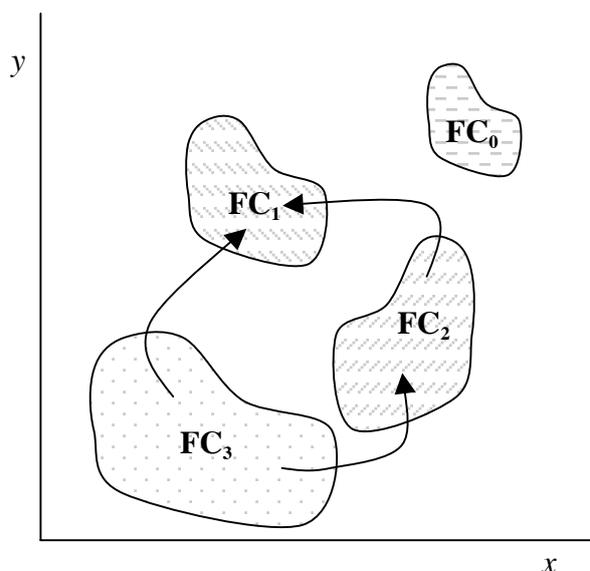


Fig. 13. Espacio paramétrico de los fenotipos computacionales chomskyanos. Cada fenotipo computacional ocupa una determinada superficie dentro del espacio posibilitado por la interacción de los parámetros morfogenéticos implicados en el desarrollo cognitivo (reducidos a dos e idealizados en la representación como x e y). Alcanzado cierto valor crítico por alguno(s) de esos parámetros —parámetro(s) de control—, se dan las condiciones para que se produzca un “salto” (flechas) dentro del espacio de posibilidades. Este tipo de figura (también usada por Alberch en sus trabajos) difiere del anteriormente utilizado para representar los espacios paramétricos (cf. Fig. 5) porque no introduce un compromiso claro en lo referente al grado de probabilidad relativo de que se produzca el salto de uno a otro fenotipo. La mayor o menor extensión de la superficie que ocupa cada fenotipo sigue en cambio representando su mayor o menor estabilidad relativa y, consecuentemente, la mayor probabilidad de que registremos la existencia de uno u otros. Finalmente, la representación no contiene flechas de transición posible hacia FC_0 , lo que sirve para captar la idea de que probablemente no exista ninguna vía de desarrollo posible que conduzca a ese fenotipo. Esta no es una asunción en absoluto problemática. Como señala Rasskin-Gutman (2005: 214-215), cabe diferenciar entre (i.) un “morfoespacio teórico”, que incorpora tanto fenotipos imposibles como posibles (y tanto los efectivamente registrados como a los potencialmente registrables), y (ii.) un “morfoespacio empírico”, que excluye a los primeros. La exclusión de estos se explica por las limitaciones naturales que puedan darse sobre los factores paramétricos implicados.

Nótese, por tanto, que pese a no disponer de una caracterización exacta de los fenotipos en el nivel morfológico (pero véase 3.3. más adelante para algunas propuestas al respecto), sí disponemos en cambio de una caracterización computacional precisa de cada uno de los fenotipos cognitivos, ya que, independientemente de cuáles sean sus propiedades concretas, sabemos que, si se corresponden con el FC_3 , su poder computacional será equivalente al de un autómata de estados finitos; si se corresponden con el FC_2 , será equivalente a un autómata de pila; si se corresponden con el FC_1 , será equivalente al de un autómata acotado linealmente; y, finalmente, si se corresponden con el FC_0 , será equivalente a una máquina de Turing.

Nótese, además, que el espacio paramétrico de fenotipos cognitivos computacionales posee exactamente las mismas propiedades que los morfoespacios propuestos por Alberch en sus trabajos. Es decir, muestra una distribución de la variación fenotípica que no es continua, sino que se da en forma de estados discretos y perfectamente identificables, de tal modo que el paso de un estado a otro es, de hecho, un “salto” que sólo es posible una vez alcanzado un determinado punto crítico (posiblemente fruto de una acumulación de pequeños cambios graduales). Así, del mismo modo que en el modelo de Alberch no puede hablarse de fenotipos que estén a medio camino entre un fenotipo A y un fenotipo B, tampoco aquí podemos hablar de un sistema cuyo régimen computacional esté, pongamos por caso, a medio camino entre el de un sistema de estados finitos (FC_3) y un sistema insensible al contexto (FC_2). Es importante tener en cuenta, no obstante, que, como ya apuntó Bateson (1894), el hecho de que exista discontinuidad en la *variación* no está reñido con la idea de cambio gradual en el nivel de los *procesos* y ésta es, de hecho, una característica fundamental del concepto de “emergencia de punto crítico” al que apelaremos aquí (véase Reid 2007: Cap. 8, para más detalles). Según nuestra propuesta, por tanto, la evolución de aquello que llamamos “mente computacional” habría consistido en un proceso histórico en el que complejas interacciones entre factores genéticos y epigenéticos durante el proceso de desarrollo individual del sistema nervioso habría ido dando lugar a fenotipos cualitativamente diferenciados a través de una secuencia de procesos emergentes “de punto crítico”, susceptibles de ser el soporte material de regímenes computacionales cada vez más ricos. Uno de estos “saltos”, el que supuso el paso hacia un régimen computacional de tipo 1 (FC_1), sería el que facilitó en su momento la emergencia del lenguaje humano.

3.2.1. Caracterización formal de los fenotipos computacionales y de las exigencias cognitivas para su implementación.

Antes de proceder a presentar nuestra hipótesis de escenario evolutivo, conviene detenerse brevemente en la caracterización de algunas de las propiedades más importantes de los diferentes sistemas y de los diferentes regímenes computacionales capaces de generarlos. Empezaremos por los menos relevantes (los de tipo 0), lo cual servirá, además, de justificación del hecho de que los hayamos relegado al ámbito de los fenotipos imposibles dentro del morfoespacio teórico; a continuación, nos ocuparemos del resto de fenotipos cognitivos, mucho más relevantes para nuestros propósitos.

Ya Chomsky (1959: 126-127) señaló que bien poco podemos aprender sobre el lenguaje si sus elementos se especifican en forma de “dispositivos tan poco ‘estructurados’ como las máquinas de Turing”. Para comprender bien esta afirmación, es preciso recordar algunos aspectos básicos de la teoría matemática de las funciones recursivas, con la cual la teoría de la computación guarda una muy estrecha relación.²⁵

Recuérdese, en primer lugar, que, según se ilustra en la Figura 12, una máquina de Turing posee la capacidad de generar *cualquier* conjunto recursivamente numerable, es decir, cualquier conjunto finito o infinito que se pueda poner en relación con el conjunto \mathbb{N} de los números naturales. Ello implica, en esencia, que, si un determinado conjunto A es numerable, existe una función biyectiva f capaz de asignar a cada elemento de A un elemento del conjunto \mathbb{N} y que, por tanto, el cardinal de A es, a lo sumo, \aleph_0 , es decir, igual al cardinal del conjunto de los números naturales. La propiedad de ser recursivamente numerable comporta, por tanto, la posibilidad teórica de contar los elementos del conjunto, de tal modo que son recursivamente numerables todos los conjuntos finitos más todos los conjuntos infinitos (o también finitos) que compartan con \mathbb{N} la propiedad (crucial) de ser *recursivos*. Este punto es fundamental porque de la numerabilidad de un conjunto no se deduce necesariamente su recursividad (aunque lo contrario sí es cierto: todo conjunto recursivo es numerable). En este caso debemos apelar a una clase distinta de funciones recursivas, concretamente aquellas que, dado un elemento x arbitrario, son capaces de devolvernos un resultado de 1 o 0 (o Cierto o Falso), tal que, si el resultado es 1, entonces $x \in A$, y si el resultado es 0, entonces $x \notin A$. Nótese que, ahora, no se trata de la capacidad de *contar* los elementos de un conjunto, sino de *decidir* (o *generar*) cuáles son los elementos de ese conjunto e, indirectamente, los de su complementario.²⁶ De ahí que el conjunto \mathbb{N} de los números naturales sea el modelo ideal para tratar estas cuestiones, ya que sabemos que éste es numerable (podemos ponerlo en relación consigo mismo para contarlos) y que existe un procedimiento definible de manera finita capaz de generarlo (por ejemplo, los axiomas

²⁵ Para ser más precisos, deberíamos haber escrito “funciones μ -recursivas”. La tesis de que las funciones μ -recursivas y las máquinas de Turing son equivalentes se conoce tradicionalmente como Tesis de Church o Tesis de Church-Turing; sobre esta cuestión y buena parte de lo que se expone en el texto que sigue, véase Lewis & Papadimitriou (1981).

²⁶ Lo cual comporta, además, que, si el conjunto A es recursivo, tanto A como su complementario son recursivamente numerables, pero no, evidentemente, que el complemento también sea recursivo.

de Peano).²⁷ La idea de procedimiento definible de manera finita nos lleva, por fin, a añadir un tercer elemento fundamental de la Tesis de Church, que, recordémoslo, afirma que toda función μ -recursiva puede ser imitada por una máquina de Turing (y viceversa). Este tercer elemento afirma que una máquina de Turing puede ser imitada por un sistema de reescritura o *gramática*, entendida ésta como un sistema de reglas cuya aplicación recursiva nos permite poner en relación una cadena de símbolos con otra cadena de símbolos.²⁸

Es aquí donde las palabras de Chomsky que citábamos más arriba se pueden interpretar con toda claridad, ya que los sistemas de reescritura equivalentes a una máquina de Turing son los denominados sistemas irrestrictos, es decir, aquellos cuyas reglas pueden poner en relación cadenas de cualquier longitud con cadenas de cualquier longitud. Al no existir ninguna restricción sobre la naturaleza de las reglas, cualquier sistema de reescritura sirve para generar un conjunto determinado de cadenas de símbolos, de tal modo que, pongamos por caso, el conjunto formado por cadenas construidas a partir de la concatenación de cualquier número de iteraciones del símbolo a , lo que podemos abreviar como a^* (cualquier secuencia formada por cero o más as), se podría generar con un sistema de reglas del tipo $S \rightarrow \varepsilon$, $S \rightarrow a$, $S \rightarrow aa$, $S \rightarrow aaa$, etc., donde ε representa la cadena vacía. Como puede apreciarse, este sistema de reescritura *no constituye un procedimiento definible de manera finita* para generar el conjunto a^* . Esto es perfectamente natural para un dispositivo computacional como una máquina de Turing, ya que ésta, al fin y al cabo, dispone de un tiempo y un espacio infinitos para llevar a cabo su trabajo; pero no lo es para nosotros, ya que lo que nos interesa es disponer de un mecanismo finito para generar los elementos de un conjunto (por ejemplo, un conjunto de frases en lenguaje natural) y el mero hecho de que un conjunto sea recursivamente numerable no es garantía suficiente de que ese procedimiento exista. Los únicos conjuntos para los que sabemos que esa garantía existe son los conjuntos recursivos. No es éste, sin embargo, el único problema que nos plantean los sistemas irrestrictos, ya que, si volvemos al caso del conjunto a^* ,

²⁷ O, para ser precisos, el noveno axioma de los *Arithmetices principia* de Peano o Principio de Inducción, que define la función sucesor σ , tal que $\sigma(n) = n+1$ para todo $n \in \mathbb{N}$, y que es una de las funciones recursivas primitivas a partir de las cuales es posible definir todas las demás funciones recursivas, incluidas las funciones μ -recursivas.

²⁸ Lo que la Tesis de Church afirma, por tanto, es que las tres maneras de entender la idea de computación —las funciones recursivas, los autómatas y las gramáticas— son estrictamente equivalentes.

observamos que lo que hemos establecido más arriba es que una máquina de Turing podría darnos la definición extensional del conjunto, es decir, podría enumerar todos y cada uno de sus elementos, sin decirnos nada más. A este punto se refiere Chomsky cuando nos dice que tales sistemas son poco estructurados, ya que una simple lista de elementos nos dice poco o nada de las propiedades de los elementos del conjunto, cuando, en el caso del lenguaje natural por ejemplo, no nos interesa solamente saber si una determinada secuencia de palabras pertenece o no al lenguaje, sino, sobre todo, nos interesa también conocer su estructura interna. De nuevo, los únicos sistemas capaces de garantizarnos de que dispondremos de esa información son aquellos que generan únicamente conjuntos recursivos, de los cuales no ocupamos a continuación.

Los sistemas computacionales más simples son los sistemas regulares o de tipo 3, cuyo equivalente en la teoría de las máquinas abstractas es el autómata de estados finitos. Dichos sistemas poseen la propiedad de generar conjuntos de cadenas (o lenguajes)²⁹ muy simples desde el punto de vista estructural. Así, por ejemplo, es regular el lenguaje a^* , que vimos más arriba, pero también lo son los lenguajes a^*b^* (una secuencia posiblemente nula de as , seguida por una secuencia posiblemente nula de bs), $a^n b^m$ (una secuencia no nula de as seguida por una secuencia no nula de bs) o el lenguaje $\{a, b\}^*$ (es decir, aquel formado por secuencias de as o bs de cualquier longitud y en cualquier orden). Un examen somero de estos lenguajes nos demuestra que el orden lineal no constituye un problema para este tipo de sistemas y es, de hecho, perfectamente posible construir gramáticas (o autómatas) capaces de generar secuencias en las que los símbolos obedezcan un orden estricto, lo cual no es garantía suficiente para la adecuación de estos sistemas para dar cuenta de las complejidades del lenguaje natural. Efectivamente, ya Chomsky en una breve nota (Chomsky 1956b) estableció este hecho al señalar que lenguajes como $a^n b^n$ (una secuencia de as seguida por una secuencia de *igual* número de bs) están por encima de la capacidad generativa de un sistema de estados finitos. El dato al que hay que prestar atención aquí es que la

²⁹ Es importante no confundir el término “lenguaje” tal y como lo hemos usado aquí, en el contexto de la teoría de los lenguajes formales y los autómatas, con el uso que hacemos del mismo término en el resto del artículo y que se corresponde con la interpretación habitual que se le da en la lingüística generativa. En el primer caso, “lenguaje” hace referencia al conjunto de cadenas generado por una gramática; en el segundo, hace referencia, en todo caso, a la capacidad que poseen los humanos de producir y comprender frases en su lengua. Aunque la equivalencia no es del todo correcta, puestos a establecerla, la “gramática” de un matemático es como el “lenguaje” de un lingüista, quien, en cualquier caso, presta una atención escasa o nula a las listas de frases y se interesa, precisamente, por la construcción de gramáticas.

complejidad de este nuevo lenguaje no guarda ninguna relación con el orden relativo de las dos subcadenas, sino con el hecho de que ambas subcadenas deben ser de la misma longitud, lo que equivale a decir que existe una relación de dependencia entre ambas subestructuras. Dicho de otro modo, para asegurarnos de que ambas subcadenas contendrán el mismo número de elementos, es preciso disponer de un registro del número de símbolos utilizado en la construcción de la primera subcadena, información que podemos utilizar luego durante la construcción de la segunda subcadena. Necesitamos, en suma, *memoria*, un recurso del que no dispone un autómata de estados finitos. Como señala Chomsky en el trabajo citado anteriormente, en las lenguas naturales abundan este tipo de relaciones de dependencia,³⁰ lo cual invalida automáticamente los sistemas de estados finitos para capturar algunas propiedades básicas del lenguaje humano.

Habida cuenta de estos resultados, bien conocidos, como hemos visto, desde mediados de los años cincuenta del pasado siglo, la investigación en el ámbito de la complejidad formal del lenguaje natural ha centrado su atención en los sistemas de tipo 2 y de tipo 1. Dichas investigaciones se vieron motivadas, por un lado, por lo que, a juicio de algunos lingüistas, fue el prematuro salto hacia el desarrollo de los modelos transformacionales, tras considerar Chomsky inadecuados para el lenguaje natural los sistemas insensibles al contexto (véase Chomsky 1957: Cap. 5) y, por el otro, por resultados formales que parecían indicar que estos primeros modelos transformacionales eran equivalentes a los sistemas de reescritura irrestrictos (véase Peters & Ritchie 1973). Así, ya mediados los años ochenta del siglo XX, se disponía de un cúmulo de datos suficiente para justificar por un lado la postura de Chomsky al descartar las gramáticas de tipo 2 (véase, sobre todo, Bresnan *et al.* 1982; Shieber 1985), pero que a la vez indicaban que el poder expresivo necesario estaba sólo un poco por encima de los sistemas de tipo 2, dentro de un espacio de complejidad no identificado en su momento por Chomsky al establecer su Jerarquía y que Joshi (1985) bautizó como de sensibilidad al contexto débil.³¹ De todos modos, y sea cual sea la posición definitiva del lenguaje

³⁰ Como, por ejemplo, construcciones del tipo *si...entonces* o las cláusulas de relativo, por citar sólo dos de ellas. Nótese, por cierto, que lo importante no es que haya dos cadenas de igual longitud, sino que exista una relación de dependencia entre dos elementos separados por una secuencia arbitrariamente larga de símbolos. Como en seguida veremos el número y la naturaleza de estas dependencias son factores determinantes en el momento de evaluar el grado de complejidad de un lenguaje.

³¹ Lo cual significa, además, que dicho poder expresivo estaría por debajo del de los sistemas indexados. Hasta el momento, sólo se ha planteado una duda al respecto de estos resultados en

humano dentro del espacio de complejidad, lo que nos interesa aquí es caracterizar las diferencias existentes entre los distintos sistemas que ocupan ese espacio clave entre las gramáticas de tipo 3 y las gramáticas de tipo 0. Para ello, resulta conveniente usar lenguajes formales como los que vimos anteriormente, ya que éstos centran nuestra atención en propiedades estructurales concretas y en los recursos computacionales necesarios para dar cuenta de ellas. Volvamos, por tanto, a recuperar el lenguaje $a^n b^n$, que, como vimos, no es de tipo 3, sino de tipo 2. Dependiendo del tipo de descripción estructural que queramos dar a, pongamos por caso, la cadena $aaabbb$, una gramática insensible al contexto nos ofrece diferentes posibilidades, de las aquí contemplaremos sólo la siguiente:

$$(1) [a_i [a_j [a_k b_k] b_j] b_i],$$

donde los subíndices indican que existe una relación de dependencia entre los elementos que comparten el mismo subíndice. Como en seguida veremos, la fuente de complejidad no se halla tanto en el número de dependencias, sino en cómo éstas se relacionan entre sí. Nótese que en (1) están estrictamente anidadas y un sistema de tipo 2 podría sin ningún problema dar cuenta de construcciones con múltiples dependencias anidadas de este modo (o con grupos de dependencias anidadas independientes entre sí, es decir, $a^n b^n c^m d^m$, $n \neq m$, es también de tipo 2). Como ya señalábamos más arriba, la clave está en la memoria, recurso del que dispone un autómata de pila (nuestro FC_2) y del que carece un autómata de estados finitos (nuestro FC_3). En efecto, en el autómata de pila, la pila constituye un espacio de trabajo adicional donde podemos ir almacenando los símbolos que hemos generado (por ejemplo tres a s) y que vamos vaciando a medida que añadimos b s a la cadena: por cada b que añadimos a la cadena, borramos una a de la pila, de tal modo que, cuando la pila está vacía, el proceso ha terminado. Dada la estructura de la pila, que sigue un régimen según el cual el primer elemento que se introduce es el último que se borra, vemos que las dependencias anidadas son tratables con una gramática de tipo 2, ya que, cuando escribimos la primera b , borramos la última a que entró en la pila y, así, sucesivamente, hasta el

relación con el subsistema de los nombres de cardinales del mandarín, cuyas propiedades superarían la complejidad de la sensibilidad al contexto débil (Radzinski 1991). No deja de ser indicativo, sin embargo, que el resultado guarde relación con los nombres de números, lo que ha hecho pensar a muchos autores que nos hallemos aquí ante un factor extralingüístico no directamente relacionado con la complejidad real del lenguaje natural; véase Pullum (1986).

momento en que escribimos la última b y borramos la primera a que almacenamos en memoria. Supongamos, sin embargo, que las dependencias se organizan como en (2):³²

$$(2) a_i a_j a_k b_i b_j b_k$$

Como se puede apreciar, en este caso las dependencias están cruzadas y la primera a se relaciona con la primera b , la segunda a con la segunda b y, así, sucesivamente. Este tipo de estructuras escapan a la capacidad de procesamiento de un autómata de pila, al igual que lenguajes más complejos como $a^n b^n c^n$. Sin entrar en excesivos detalles (pero véase Weir 1994; Joshi & Schabes 1997: Sec. 7), lo que necesitamos ahora es un autómata con mayor capacidad de cómputo, la cual se puede obtener, de nuevo, mejorando las prestaciones del sistema de memoria, ampliándolo y reestructurándolo de tal modo que el autómata pueda crear nuevas pilas para almacenar datos cada vez que la computación lo requiera.³³

Atendiendo a lo dicho hasta aquí, queda claro que la progresión en la escala de complejidad es una función de los cambios operados en el sistema de memoria *sin necesidad de alterar ninguna otra propiedad fundamental del sistema de cómputo*. Esta observación nos permite no sólo caracterizar computacionalmente los diferentes fenotipos representados en la Figura 13, sino también el tipo de alteraciones en el sistema de desarrollo necesarias para “saltar” de un fenotipo al otro. De acuerdo con esto, por tanto, dada la presencia de un sistema computacional simple (pero recursivo), bastaría con dotar a este sistema de un sistema de memoria primero, y de un sistema de memoria cada vez más sofisticado después, para permitir el paso de un fenotipo computacional a otro, ascendiendo en una escala de complejidad y adquiriendo, con

³² Este es el caso de las famosas dependencias cruzadas del neerlandés y de algunas variedades del alemán meridional, donde la construcción española *Juan vio a Pedro ayudar a María nadar* puede expresarse en neerlandés como *Jan Piet Marie zag helpen zwemmen*.

³³ Esta es una caracterización muy intuitiva del autómata de pilas anidadas (embedded pushdown automaton), equivalente a un sistema de sensibilidad al contexto débil. Hemos recurrido a este ejemplo y no al de un autómata acotado linealmente, porque, como ha demostrado Weir (1992; 1994), los autómatas de pila constituyen un modelo general de autómata del cual el autómata de pila y el autómata de pilas anidadas son sólo dos casos particulares, los más simples en una escala creciente de complejidad definible exclusivamente en términos de mejoras en el sistema de almacenamiento. De hecho, los resultados de Weir van aún más allá, ya que son generalizables a toda la familia de lenguajes formada por los sistemas de tipo 2 y de tipo 1 de la Jerarquía de Chomsky, los cuales forman una clase natural dentro de dicha Jerarquía y comparten toda una serie de propiedades computacionales muy interesantes (e.g., reconocimiento en tiempo polinómico, decidibilidad, entre otras). El trabajo de Weir es importante porque define una subjerarquía dentro de la jerarquía clásica en la que existe una progresión de complejidad creciente definible puramente en términos del grado de anidamiento de la pila de memoria. Este resultado matemático es particularmente relevante para las propuestas que desarrollamos aquí.

ello, la capacidad de ejecutar computaciones también de complejidad creciente (Uriagereka 2008). Este es, en esencia, el esbozo de nuestra propuesta para los orígenes de la facultad del lenguaje, la cual no sería más que el producto de un proceso evolutivo que habría permitido aumentar y mejorar el sistema de memoria a disposición del sistema computacional original hasta alcanzar la capacidad suficiente para dar lugar a aquello que hoy en día conocemos como lenguaje.³⁴

3.3. *Pasos hacia la identificación del parámetro de control y la reconstrucción del proceso evolutivo.*

El establecimiento, obviamente muy tentativo, del parámetro de control al que cabría apuntar como desencadenante principal de las alteraciones en el desarrollo capaces de dar lugar al proceso evolutivo descrito en el apartado anterior presupone contar con una imagen mínimamente realista del sistema computacional del que físicamente se sirve el lenguaje. Con algunos matices que introduciremos abajo, adoptaremos al respecto una visión muy próxima al modelo de “gramática de los ganglios basales” (GGB) desarrollado en Lieberman (2006).

El modelo de Philip Lieberman se basa en una distinción básica entre:

- (1) un *generador de patrones* cognitivos, cuyo mecanismo de excitación/inhibición se localiza en los ganglios basales; y
- (2) un espacio de *memoria de trabajo*, que concretamente se localiza en el área de Broca (Lieberman 2006: 207-209).

Se trata, respectivamente, de los componentes subcortical (1) y cortical (2) de un circuito que Lieberman define funcionalmente como una *máquina de secuenciar reiterativa* que funciona concertadamente cuando caminamos, hablamos o comprendemos una oración (Lieberman 2006). Deseamos, en cualquier caso, introducir

³⁴ Como probablemente habrá podido observar el lector, nuestra hipótesis descansa sobre dos premisas básicas: (1) que la Tesis de Church es correcta; y (2) que el conjunto de frases de una lengua natural es recursivo. Evidentemente, no faltan propuestas que intenten demostrar que o la una o la otra (o ambas) son falsas. Por ejemplo, Penrose (1994) ha puesto en tela de juicio (1) en favor de lo que él denomina “computación cuántica” y que quedaría fuera de los modelos computacionales clásicos. En cuanto a (2), Langendoen & Postal (1984) defienden que el conjunto de frases de una lengua natural no es recursivamente numerable (y, por tanto, tampoco recursivo) y que su cardinal es un número transfinito, es decir, igual o mayor al cardinal del conjunto \mathbb{R} de los números reales, en cuyo caso cualquier intento de dar una caracterización en términos computacionales de la Facultad del Lenguaje está condenado al fracaso, ya que un conjunto no numerable es, por definición, no computable. Sin duda, en caso de que estas propuestas llegaran a confirmarse, nosotros estaríamos fuera de juego; nosotros y un porcentaje importante de aquellos que se ocupan de desvelar los misterios de la cognición humana.

dos aclaraciones sobre la adopción de esta estructura neuroanatómica como base de nuestro modelo para el sistema computacional del que se sirve el lenguaje.

En primer lugar, los ganglios basales son una estructura anatómica compleja que parece participar en varios circuitos cortico-subcortico-corticales relacionados con la regulación de varios aspectos de la motricidad, la cognición y la emotividad (Fig. 14). Siguiendo a Cummings (1993), Lieberman (2006: 163-167) estima que el implicado en la programación del control motor del habla, la comprensión oracional y algunos otros aspectos de la cognición es el llamado “circuito prefrontal dorsolateral”, que se proyecta desde esa zona cortical hacia la zona dorsolateral del núcleo caudado, la zona dorsomedial lateral del globo pálido y el tálamo, que se proyecta a su vez hacia el cortex prefrontal (Fig. 15). Asumiremos con Lieberman que efectivamente se trata del circuito del que el lenguaje se sirve como sistema de computación.

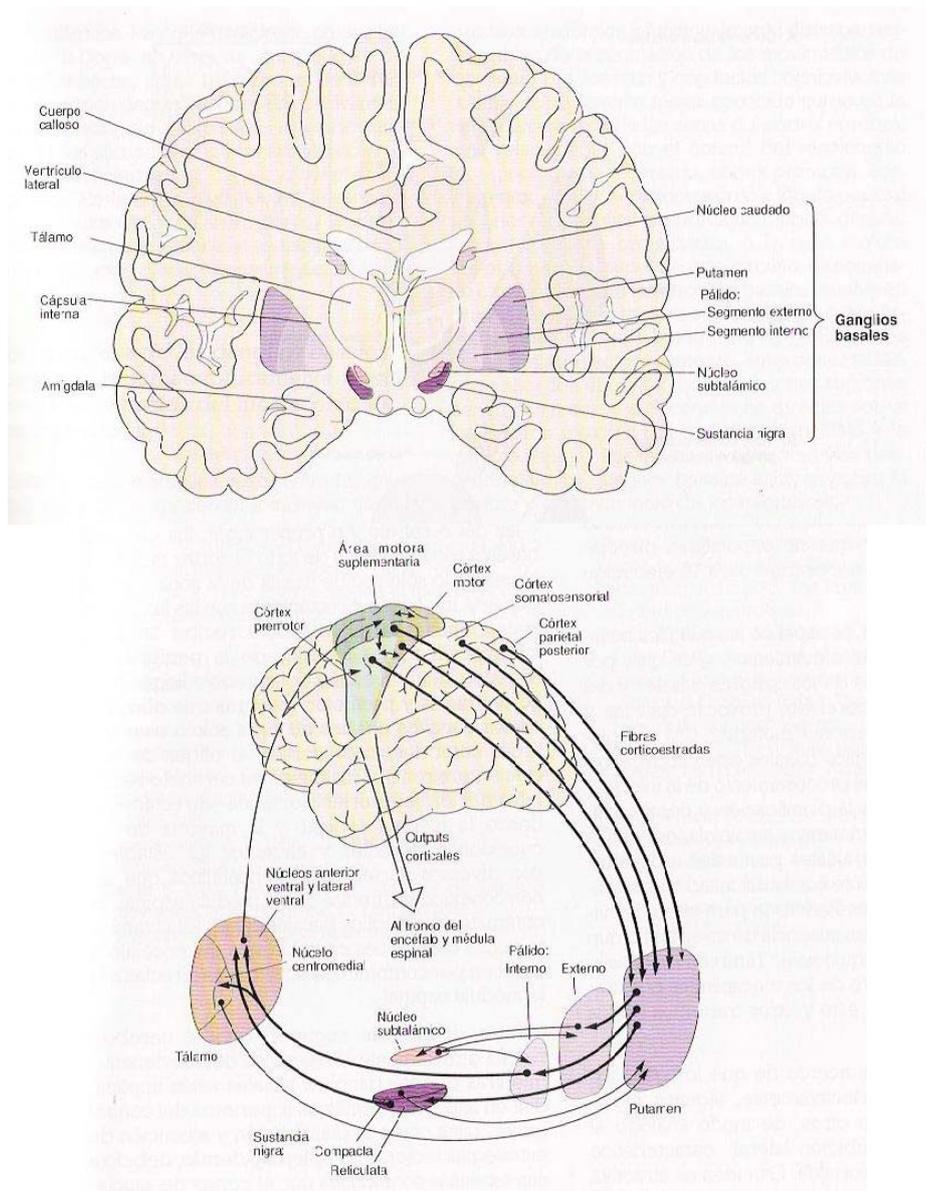


Fig. 14. Los ganglios basales. Los ganglios basales son una estructura anatómica compleja localizada en el cerebro interno (imagen superior), con numerosas proyecciones aferentes y eferentes entre sus propios componentes y entre éstos y el cortex frontal y el tálamo (imagen inferior). Imágenes tomadas de Kandell, Schwartz & Jessel (1996).

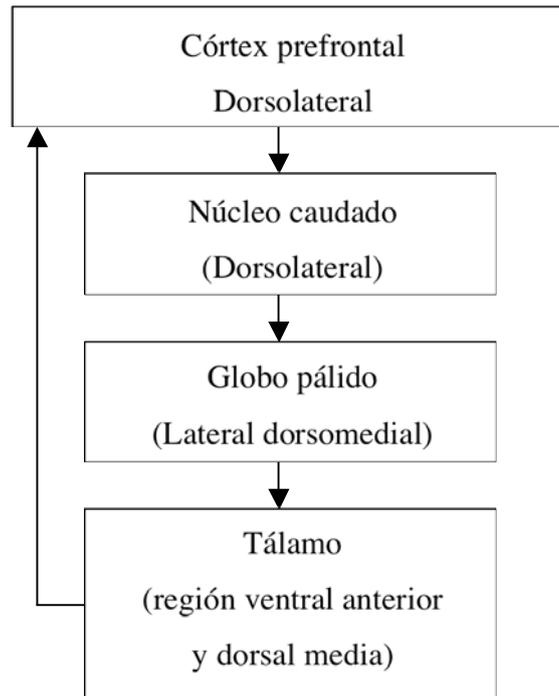


Fig. 15. Circuito prefrontal dorsolateral. El circuito prefrontal dorsolateral está implicado en la programación motriz del habla, la comprensión oracional y otros aspectos de la cognición. Otros circuitos cortico-subcortico-corticales semejantes, y parcialmente solapados, se encuentran en la base de otros aspectos de la cognición y la conducta. Por ejemplo, un circuito que se proyecta desde (1) el córtex prefrontal hacia (2) el estriado (núcleo caudado + putamen), (3) el globo pálido y la sustancia nigra y (4) el tálamo, que a su vez se proyecta hacia (1) el córtex prefrontal, está involucrado en la modulación afectiva. Basado en Cummings (1993).

No obstante, y esta es nuestra segunda matización al modelo GGB, la limitación al área de Broca del espacio de memoria de trabajo en la propuesta de Lieberman acaso sea una asunción excesivamente simplificadora. La implicación del área de Broca en el sistema de computaciones sintácticas de la FL parece fuera de duda.³⁵ Sin embargo, parece probable que esta estructura pudiera formar parte de un circuito cortical más amplio con proyecciones bidireccionales entre las zonas frontal y parietotemporal, dentro de un sistema de redes de memoria de trabajo como las postuladas por Aboitiz *et al.* (2006).³⁶ La cuestión dista de estar clara. En todo caso, a los efectos de este trabajo nos interesa sobre todo la idea de localizar la memoria de trabajo del sistema

³⁵ Véase, entre otros, Embick *et al.* (2000), Grodzinsky (2000), Moro *et al.* (2001) y Musso *et al.* (2003),

³⁶ Véase también Aboitiz & García (1997). Sobre el papel de los lóbulos frontales en el procesamiento del lenguaje, véase la revisión de Friederici (2002), así como los estudios de Shtyrov *et al.* (2003) y Pulvermüller & Assadollahi (2007).

computacional en el componente cortical, más o menos extenso, de la estructura anatómica que conforma dicho sistema.³⁷

De hecho, nuestra principal tesis en esta sección consiste, como razonamos en la sección anterior (3.2.1), en que las perturbaciones que han motivado la bifurcación del sistema computacional en la dirección de la sensibilidad al contexto (FC_1) durante la evolución humana tiene directamente que ver con el desarrollo de la estructura cortical que soporta esa memoria de trabajo. La idea se justifica perfectamente si tenemos en cuenta que los diferentes niveles de complejidad computacional que conforman el espacio morfogenético definido en la Fig. 13 se correlacionan con la capacidad y la organización de la memoria asociada en cada caso al generador de patrones. En términos puramente formales, se asciende en la jerarquía en la medida en que se incrementa la capacidad de memoria y, en términos de nuestra propuesta evolutiva, se producen bifurcaciones en el espacio morfogenético en la medida en que se dispone de una estructura cortical más desarrollada para soportar dichos incrementos. En el marco de esta propuesta no resultan esperables, en cambio, grandes diferencias interespecíficas en el procedimiento generador de patrones del sistema ni en la estructura subcortical que lo materializa. De hecho, los ganglios basales, en claro contraste con el cortex, han sido descritos como una estructura altamente conservadora desde un punto de vista evolutivo entre los amniotas (reptiles, aves y mamíferos) (Reiner *et al.* 1984).³⁸

Nuestra tesis acarrea algunas implicaciones importantes en las que conviene detenerse. En primer lugar, entendemos que el desarrollo de la estructura cortical que asiste como memoria de trabajo al sistema computacional no representa un episodio evolutivo específico del lenguaje. Como comentamos más arriba, el tipo de crecimiento cerebral que puede considerarse característico de la evolución humana parece debido a la sobreproducción de células precursoras durante la citogénesis. Esto significa que se trata de un proceso como tal no orientado a la generación de células de uno u otro tipo o de uno u otro tipo de estructura cerebral en particular. Como señalan Kaskan & Finlay

³⁷ Para un modelo parcialmente divergente véase Ullman (2004), donde se postula que el aspecto computacional del lenguaje se sirve de un sistema de “memoria procedimental” distribuido en las zonas corticales frontal y parietal, los ganglios basales y el cerebelo. El modelo de Ullman, no obstante, no asume las especializaciones computacionales entre un secuenciador y una memoria de trabajo y atribuye a los ganglios basales una función de estimulación e inhibición de los patrones memorizados en todo ese circuito cerebral.

³⁸ En este sentido, por tanto, nuestra propuesta difiere de la de Hauser, Chomsky & Fitch (2002), en el sentido de que la novedad evolutiva que habría facilitado la emergencia del lenguaje no es, en sentido estricto, la recursividad, sino, en todo caso, la capacidad de tratar con patrones recursivos de mayor complejidad.

(2001: 27), desde el punto de vista del desarrollo el cerebro es en buena medida un único órgano que se desarrolla conforme a reglas que lo afectan globalmente. Desde nuestro punto de vista, esta observación tiene el interés de que respalda la posición de que las perturbaciones que han dado lugar al nivel de complejidad del sistema computacional del que el lenguaje hace uso no parecen ser adaptaciones para esta función lingüística, sino que dicho nivel de complejidad sería un simple efecto lateral de un proceso de reorganización cerebral sin una motivación práctica precisa.³⁹

Lo anterior nos inclina a pensar, en la misma línea que Rakic & Kornack (2001: 46), que el parámetro de control cuyas perturbaciones han dado lugar al nivel de complejidad propio del sistema computacional del lenguaje puede haber sido un gen regulador (o un conjunto de genes reguladores) responsable de la proliferación de precursores neuronales en una fase temprana del desarrollo embrionario, cuya mutación ha dado lugar en los humanos a un efecto de “peramorfosis” o “extensión terminal” (Tabla 1). En concreto, y siguiendo igualmente la propuesta de Rakic & Kornack (2001), tal mutación debe concretamente haber repercutido en una “terminación tardía” (o “hipermorfosis”) del desarrollo cortical que, por mínimo que haya podido ser en términos temporales, puede haber tenido repercusiones anatómicas de amplio alcance dada la relación exponencial entre la prolongación de la citogénesis y el desarrollo de la estructura cerebral (Fig. 11).⁴⁰ Interesa, no obstante, aclarar dos puntos con relación a esta idea:

(1) En primer lugar, al apuntar a un gen regulador como parámetro de control responsable de la transformación evolutiva que estamos comentando no significa que otros parámetros morfogenéticos igualmente implicados en el mismo sistema de desarrollo hayan en cambio permanecido inmodificados. Al contrario, la perturbación del parámetro de control en cuestión puede haber desencadenado toda una serie de perturbaciones en los restantes parámetros, con las consecuentes repercusiones en la estructura y funcionalidad del fenotipo resultante. En este caso en particular, podemos hablar de un efecto en cadena que afecta a factores tales como la mielinización de neo-cortex o el crecimiento dentrítico, con relación a los cuales han sido asimismo observados efectos de terminación tardía (Gibson 1991). Tal como se aclara en el apartado 2.2. de este mismo trabajo, un parámetro de control no es un agente causal

³⁹ Véase en Chomsky (1968: 124), Chomsky (1975: 74) o, más recientemente, Hauser, Chomsky & Fitch (2002: 1578) algunas reflexiones en esta dirección.

⁴⁰ Véase, en la misma dirección, Edelman (1987), Finlay & Darlington (1995) y Deacon (2000).

único, sino el instigador inicial de la cadena de reacciones que darán lugar a una nueva morfología.

(2) En segundo lugar, aunque la consecuencia directa de la terminación tardía de la conformación de la estructura cortical sea un incremento bruto de la población de neuronas, esto no significa que el nivel de complejidad alcanzado por el sistema de computación sea sencillamente una función de tal incremento. En este sentido es importante tener en cuenta la tesis general de la teoría de los sistemas dinámicos según la cual no existe una relación lineal y simple entre los parámetros morfogenéticos y las propiedades del fenotipo. Por el contrario, el efecto más directo de una perturbación (en nuestro caso, un crecimiento bruto de la población de neuronas) puede desencadenar efectos fenotípicos novedosos que sin embargo no implican la incorporación al sistema de desarrollo de nuevos parámetros morfogenéticos. Con relación a nuestro caso creemos especialmente importante la observación de Deacon de que cerebros mayores tendrán consecuentemente estructuras más claramente laminadas, más altamente nucleadas, más subdivididas, etc., sencillamente como un efecto lateral del crecimiento de la población neuronal con relación al tamaño cerebral (Deacon 2000: 61). Entendemos que se trata de factores con una más que probable influencia en la complejidad de las operaciones que el cerebro pasa a poder ejecutar.

Existe otra cuestión importante que merece un comentario a la luz de nuestra propuesta. De acuerdo con ésta, el nivel de complejidad del sistema computacional del lenguaje se explicaría evolutivamente como un aspecto particular de una perturbación global en el sistema de desarrollo del cerebro; por tanto, no como un episodio de la evolución cerebral específicamente seleccionado por la ventajas asociadas a la función lingüística. Esto no significa, sin embargo, que al abrigo de esta reorganización general del cerebro no hayan podido tener lugar determinados desarrollos evolutivos directamente relacionados con la funcionalidad de las estructuras resultantes de ese proceso de reorganización cerebral global. De hecho, como apunta Hofman (2001: 122-123), la subestructuración del cerebro en unidades modulares anatómica y funcionalmente especializadas es uno de los efectos derivables de la pauta de expansión propia de su evolución y, como a su vez plantean Rakic & Kornack (2001: 49), esto no hace sino introducir nuevas unidades organizativas y vías de interacción entre tales unidades susceptibles de convertirse en *locus* de la selección natural.

En este sentido, las mutaciones humanas del gen *FOXP2*, intensamente estudiadas e interpretadas en los últimos años,⁴¹ podrían tener cabida en nuestro planteamiento del siguiente modo. Es un hecho bien establecido la función de este gen en la regulación y el funcionamiento de la estructura cerebral que, siguiendo el modelo GGB, hemos identificado con el sistema computacional del lenguaje.⁴² Nuestro planteamiento consiste, no obstante, en que el acontecimiento que se encuentra en la base de la transformación evolutiva de dicho sistema tiene que ver con el incremento de la capacidad de su memoria de trabajo, que a su vez hemos identificado con el componente cortical de la GGB. Por tanto, nuestra idea confía básicamente este episodio de la evolución de la mente humana al sobre-desarrollo del cortex, concediendo (en términos evolutivos) un papel menor a los ganglios basales. La idea es por lo demás compatible con el hecho ya comentado arriba de que en el crecimiento del cerebro se observa una desproporción entre el crecimiento del componente cortical y el de otras estructuras subcorticales, entre ellas los propios ganglios basales (Hofman 2001: 117-118). Ahora bien, nada de esto es incompatible con que en este contexto de crecimiento cortical desproporcionado que da lugar a la transformación evolutiva de la GGB hayan podido ser seleccionadas determinadas mutaciones capaces de robustecer el desarrollo y modular la actividad de la estructura en su conjunto. Esta es la función para la que consideramos muy realista el que haya sido seleccionada la variante humana de *FOXP2*. Ésta no sería, por tanto, responsable de la evolución del sistema computacional del lenguaje, sino más bien una respuesta al tipo de funcionalidad independientemente alcanzada por dicho sistema en su historia evolutiva reciente.⁴³

⁴¹ Véase Lai *et al.* (2001). La datación de estas mutaciones es actualmente objeto de debate. Enard *et al.* (2002) les atribuyeron inicialmente unos 125 mil años, pero Krause *et al.* (2007), sobre la base de su identificación en el ADN fósil de los Neandertales de El Sidrón (Asturias) les conceden una antigüedad de unos 300 mil años y defienden la existencia de la variante humana del gen en el *Sapiens arcaico*. Coop *et al.* (2008) defienden, por su parte, que la aplicación de su método estadístico de datación filogenética arroja un resultado por debajo de los 50 mil años; para una revisión crítica sobre el *FOXP2* neandertal y sus posibles implicaciones para las capacidades lingüísticas de estos homínidos, véase Benítez Burraco *et al.* (2008) y Balari *et al.* (2008).

⁴² Véase Ferland *et al.* (2003), Lai *et al.* (2003), Liégeois *et al.* (2003), Takahashi *et al.* (2003) y Benítez Burraco (2008) para un completo estado de la cuestión..

⁴³ Resulta interesante, en este sentido, la reciente identificación de un gen (*CNTNAP2*), relacionado con el desarrollo cortical, dentro de la cadena sujeta a regulación por parte de *FOXP2*. Algunas variantes de dicho gen dan lugar a trastornos que pueden afectar más o menos selectivamente al lenguaje. Véase Vernes *et al.* (2008).

3.3.1. Complejidad computacional dentro y fuera del lenguaje: algunas consideraciones sobre la perspectiva comparada.

Es importante, además, no perder de vista que el lenguaje no es exclusivamente un sistema con unas propiedades computacionales específicas, sino que también es un sistema simbólico que, precisamente por el hecho de poseer esas propiedades computacionales, posee, además, la propiedad de la infinitud discreta.⁴⁴ Este punto es importante porque, como señala Lorenzo (2006), es perfectamente plausible que en el reino animal se observen conductas que lleven a pensar en la presencia de sistemas simbólicos (o sus rudimentos) —como ocurre en el caso de los sistemas de llamadas y gestos de algunos primates (véase Cheney & Seyfarth 1990, 2005; también Tomasello & Call 1997: Cap. 8)— o en el uso de patrones recursivos muy complejos, como podría ser el caso del canto de algunos pájaros (Marler 1998), *sin que ello comporte la presencia de ambas cosas a la vez*. La ampliación y el perfeccionamiento del espacio de memoria de trabajo es, por tanto, condición necesaria, pero no suficiente para la emergencia del lenguaje, lo que resuelve una potencial objeción que podría plantearse a nuestra idea de fenotipo computacional: la de que no tiene necesariamente por qué ser el caso que éste (y su correspondiente fenotipo morfológico) correlacione con la presencia de la Facultad del Lenguaje. Efectivamente, esta observación es acertada y nuestro FC₁ podría perfectamente corresponderse con “mentes” no lingüísticas pero aun así capaces de producir patrones recursivos complejos en otros ámbitos de la cognición, como, por ejemplo, una determinada secuencia motora o la secuencia melódica en el canto de un ave. Recuérdese que, de acuerdo con el modelo de Lieberman (2006), los ganglios basales serían un secuenciador de patrones cognitivos, pero los patrones cognitivos pueden ser de muchos tipos diferentes y el secuenciador, por una simple cuestión de conectividad y espacio de trabajo, podría tener acceso a un solo tipo de patrón o a un conjunto limitado de ellos (patrones motores y patrones melódicos, por ejemplo), pero no a otros (patrones simbólicos, en el caso de que éstos existan). De acuerdo con este razonamiento, se abre un amplio mosaico de posibilidades evolutivas en el cual la presencia de las capacidades simbólicas y la recursividad compleja pueden haber aparecido independientemente la una de la otra e incluso coexistir sin llegar a

⁴⁴ Para una caracterización de esta propiedad véase, por ejemplo, Hauser, Chomsky & Fitch (2002: 1571).

encontrarse, salvo, quizá, en el caso del lenguaje humano.⁴⁵ Así, por ejemplo, y centrándonos exclusivamente en los casos de las aves y los primates (que son, quizá, los más interesantes desde este punto de vista y son, también, los más estudiados), observamos que la recursividad compleja podría muy bien haber surgido en el ámbito de determinadas habilidades que observamos en las aves, principalmente el canto y la construcción de nidos tejiendo y anudando hebras (Fig. 16), mientras que las evidencias que apuntan hacia la presencia de conductas simbólicas son escasas y, en todo caso, ajenas a cualquier forma de recursividad compleja.⁴⁶ En el caso de los primates, en cambio, poco o nada sugiere que éstos posean habilidades en las que subyazca una recursividad compleja más allá, quizá, del control motor,⁴⁷ pero sí existen indicios suficientes que sugieren ciertas capacidades simbólicas o protosimbólicas.⁴⁸

⁴⁵ En Balari (2005 y 2006) se apunta precisamente hacia esta posibilidad de un “encuentro” casual de la capacidad simbólica basada en la cognición social y la recursividad compleja fruto de un proceso heterocrónico en el desarrollo del sistema nervioso como origen de las capacidades lingüísticas humanas. Véase asimismo Lorenzo (2008).

⁴⁶ Griesser (2008) señala, por ejemplo, que el arrendajo siberiano (*Perisoreus infaustus*) hace uso de señales de alarma con las que discrimina si un halcón, su principal predador, se encuentra (1) inactivo en la rama de un árbol, (2) buscando presas, o (3) en actitud de ataque. De todos modos, estas señales no tienen el carácter discreto y estructurado de las formas de canto con que, al margen de cualquier contenido simbólico, muchos pájaros atraen la atención de sus potenciales compañeros sexuales.

⁴⁷ Véase Tomasello & Call (1997: Cap. 3) para una revisión de las destrezas manuales y el uso de herramientas observados en diversas especies de primates y monos.

⁴⁸ Son efectivamente bien conocidos desde hace algún tiempo sistemas de señales de alarma, comunes entre los primates inferiores, basados en asociaciones específicamente establecidas con unos u otros tipos de predador. Véase el trabajo pionero de Struhsaker (1967) sobre los chillidos de alerta de los monos vervet, así como Hauser (2000) y Cheney & Seyfarth (2005) como revisiones actualizadas de la materia. Recientemente, Arnold & Zuberbühler (2006a, 2006b) han argumentado que algunos monos del Viejo Mundo (en concreto, el *Cercopithecus nictitans* o mono de nariz blanca) son capaces de combinar dos tipos diferentes de chillido para alertar sobre un peligro diferente al que anuncia cada uno de los chillidos emitidos independientemente. Lo cierto es que este tipo de capacidad no parece requerir nada más que una versión extremadamente simple de nuestro FC₃. Se encontraría, por tanto, muy lejos de la complejidad computacional propia del fenotipo en que se encuadra la facultad lingüística humana. La “distancia paramétrica” que en este trabajo planteamos entre uno y otro tipo de habilidad invalida la tesis de Arnold y Zuberbühler de que la sintaxis del lenguaje humano pueda derivar del tipo de capacidades combinatorias presentes en estos monos a través de un simple proceso de evolución gradual y continua. Esta cuestión se discute en Lorenzo (2008) y en Longa (2008).

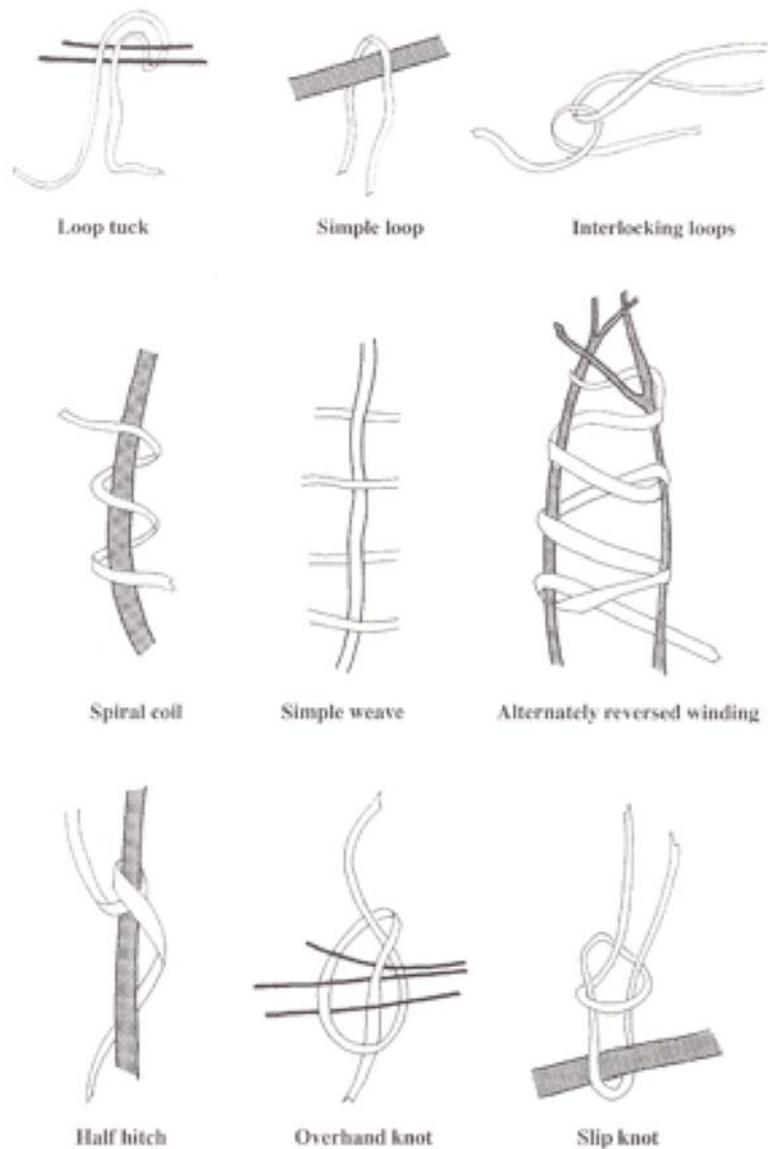


Fig. 16. Complejidad computacional al margen de la representación y comunicación simbólicas. La elaboración de un nudo requiere la aplicación de una operación sobre una parte de una figura elaborada y conservada en activo hasta el momento de ejecutar la operación con la que la figura queda finalmente trazada. Exige, por tanto, la participación de una memoria de trabajo capaz de mantener un registro activo de las operaciones realizadas hasta ese momento. No se debe descartar, por tanto, que el nivel de complejidad computacional requerido para la construcción de nidos colgantes como los de muchas especies de tejedores se encuentre en una posición relativamente alta dentro de la Jerarquía de Chomsky, acaso dentro de nuestro FC_1 . Para el comportamiento constructivo de las aves y de otras especies, véase Hansell (2000, 2005). Sobre la relevancia de los nudos para inferir la presencia de computaciones complejas, véase Camps & Uriagereka (2006). En la imagen, algunas técnicas de anudamiento de los pájaros tejedores (tomada de Hansell 2000).

Estas consideraciones tienen, en nuestra opinión, algunas implicaciones metodológicas importantes, sobre todo en lo que respecta a la aplicación del método

comparativo en la búsqueda de precursores de la Facultad del Lenguaje o de alguna de sus propiedades, como, por ejemplo, la recursividad compleja. En efecto, una de las consecuencias directas de lo expuesto hasta el momento en este trabajo es que la teoría de los lenguajes y las gramáticas formales puede ser un instrumento muy importante en el momento de evaluar determinadas habilidades y destrezas observadas en otras especies animales, una postura que también han defendido, por ejemplo, O'Donnel, Hauser & Fitch (2005). Sin embargo, es también importante ser muy precavidos en el momento de utilizar estos instrumentos teóricos en el diseño experimental, para evitar una trivialización excesiva de los resultados obtenidos. Existen ya, de hecho, algunos trabajos de este tipo que no han escapado a la polémica. Por ejemplo, Gentner *et al.* (2006) han puesto experimentalmente a prueba la capacidad del estornino (*Sturnus vulgaris*) para aprender a discriminar cantos cuya diferente complejidad puede ponerse en correspondencia con diferentes tipos de gramática formal. Los pájaros de este estudio fueron instruidos, mediante un procedimiento de condicionamiento reforzado, para identificar secuencias conformes a una pauta de n repeticiones de una sucesión de dos sonidos característicos del canto de esta especie (ab^n), formalmente caracterizables mediante una *gramática de estados finitos* (el tipo 3 de la Jerarquía de Chomsky). Los pájaros fueron además adiestrados, haciendo uso del mismo método, para identificar cantos conformes a una pauta de n repeticiones de un sonido seguido de idéntico número de repeticiones de otros de los sonidos característicos de la especie (el lenguaje $a^n b^n$, con el que ya nos hemos cruzado repetidas veces en este trabajo; véase 3.2.1). A diferencia de la anterior, la gramática subyacente a esta pauta puede ser ya caracterizada como una gramática de estructura de frase de tipo 2, dotada de un principio de inserción recursiva de un nuevo par ($[ab]$) en el interior de otro par idéntico ($[a[a[\dots]b]b]$). No sin dificultad, pero con un porcentaje de éxito muy por encima de lo esperable al azar (nueve de cada diez ejemplares), los estorninos parecen capaces de identificar los cantos que se corresponden con esta pauta compleja de organización. Pruebas experimentales semejantes realizadas anteriormente por Fitch & Hauser (2004) con monos tamarinos (*Saguinus oedipus*; una especie de mono del Nuevo Mundo) han arrojado en cambio conclusiones muy diferentes. De acuerdo con los autores, estos monos no encuentran grandes dificultades para discriminar secuencias de varias repeticiones de un patrón (ab^n) consistente en una sílaba tomada de un primer inventario de ocho sílabas a seguida de otra sílaba tomada de un segundo inventario de ocho sílabas diferentes b , de otras secuencias que se desvíen de ese patrón. Encuentran en cambio dificultades

insuperables para discriminar una secuencia consistente en un determinado número de sílabas tomadas del primer inventario seguida de otras tantas sílabas tomadas del segundo inventario (de nuevo, $a^n b^n$), de otras secuencias que se desvíen de tal patrón. Estos monos, por tanto, parecen clasificar sin dificultad usando una gramática regular, pero no parecen conseguirlo usando una de complejidad sólo un poco mayor, dentro ya del tipo 2. De acuerdo con estos trabajos, por tanto, especies como los monos tamarinos manifestarían un régimen computacional localizado dentro de nuestro FC_3 , mientras que otras como los estorninos habrían accedido a nuestro FC_2 . En todo caso, es preciso valorar que Perruchet & Rey (2005), en respuesta a Fitch & Hauser (2004), han cuestionado que el procesamiento de patrones del tipo $a^n b^n$ sea realmente ejecutado por los humanos haciendo uso de una gramática insensible al contexto con incrustación central, lo que hace no menos verosímil que su procesamiento por parte de otras especies, como los estorninos, pudiera asimismo realizarse a través de otro procedimiento.⁴⁹ Por otra parte, como han señalado Pullum & Rogers (2006) y Rogers & Pullum (2008), otro problema de los experimentos de Fitch & Hauser (2004) es que éstos centran su atención fundamentalmente en el procesamiento auditivo de los tamarinos y, en consonancia con lo que apuntábamos más arriba, no tenemos ninguna garantía de que especies animales distintas de la nuestra muestren las mismas habilidades en los mismos ámbitos de la cognición, de tal modo que, pongamos por caso, los tamarinos (a diferencia de los estorninos, por ejemplo) podrían no ser capaces de discriminar auditivamente secuencias de gran complejidad, pero podrían poseer habilidades en otros terrenos que sí podrían caracterizarse formalmente mediante sistemas más complejos. A pesar de esta nota de escepticismo, entendemos que la experimentación dirigida a identificar el fenotipo computacional manifestado por

⁴⁹ Que las estructuras con incrustación central presentan problemas de procesamiento para los humanos ya fue observado por Noam Chomsky y George Miller (Chomsky & Miller, 1963; Miller & Chomsky, 1963) y es un dato a tener muy en cuenta en el momento de evaluar determinados resultados de complejidad. Las estructuras con incrustación central son, desde un determinado punto de vista, simples, ya que se hallan dentro de lo que puede computar un sistema de tipo 2, pero, a la vez —para los humanos, al menos— son complejas, ya que la incrustación central no parece ser una de las opciones estructurales que nuestra especie haya seleccionado para la construcción de los objetos lingüísticos, aunque sí ha optado por estructuras formalmente más complejas, además de mostrar una clara preferencia por objetos que muestran recursividad por la derecha. Nótese, sin embargo, que estas consideraciones se aplican al caso de la estructura de constituyentes, ya que, como observamos en la sección 3.2, otros tipos de relación de dependencia tienden de manera preferente a expresarse de forma anidada. Evidentemente, como se señala en el texto, este no tiene porque ser el caso en otras especies.

diferentes especies puede ser un importante elemento de cara a la validación de las hipótesis planteadas por nuestro trabajo.

Volviendo al caso de los humanos queda claro, en definitiva, que el proceso evolutivo que dio lugar a la Facultad del Lenguaje, que hemos caracterizado como un aumento del espacio de trabajo en el área cortical, habría permitido, además, el acceso por parte del secuenciador general a tipos cognitivos de modalidades diversas, fundamentalmente de tipo simbólico, aunque tampoco tenemos por qué asumir que ésta sea una consecuencia inevitable del aumento del cortex,⁵⁰ lo cual podría explicar, por ejemplo, las diferencias observadas en cuanto a las capacidades simbólicas en diferentes especies de homínidos.

Con relación a esta cuestión, aunque no podemos entrar a fondo en ella, nuestra opinión es que los cambios evolutivos que han dado lugar a la aparición de la Facultad del Lenguaje han debido tener lugar en tiempos relativamente recientes, posteriores a la divergencia evolutiva que dio lugar a *Homo neandertalensis*, y que esta especie probablemente no ha participado de dichos cambios. En el registro arqueológico asociado a ella, no existen indicios que apunten a la existencia de unas dotes computacionales semejantes a las requeridas por el procesamiento del lenguaje. Camps & Uriagereka (2006), por ejemplo, han observado que la ausencia de objetos que impliquen la confección de nudos (cuentas de collar, instrumentos de pesca, pequeños proyectiles, etc., todos ellos habituales en el registro sapiens desde hace unos ochenta mil años) puede ser informativa en este sentido (véase también Piattelli-Pamarini & Uriagereka 2005).⁵¹ Es verdad que en este terreno conviene aplicar las cautelas metodológicas apuntadas arriba y no perder de vista que los neandertales pudieron tal vez manifestar las habilidades computacionales en cuestión en otros dominios.⁵² En

⁵⁰ Para algunas consideraciones sobre las funciones del cortex hiperdesarrollado de los humanos, véase McKinney (2000), Gibson (1993) o Calvin (1993, 1996).

⁵¹ Véase, de nuevo, lo señalado en la Fig. 16.

⁵² No obstante, Frederick Coolidge y Thomas Wynn vienen sosteniendo que la profunda asimetría entre los registros fósiles asociados a neandertales y a humanos anatómicamente modernos puede atribuirse a la carencia por parte de los primeros del tipo de memoria de trabajo “realzada” a la que en cambio accedieron los segundos. En opinión de estos autores, por tanto, la singularidad del comportamiento neandertal no se debería a la desconexión entre un sistema de computación complejo y el tipo de habilidades subyacentes a la cultura material asociada a esta especie, sino directamente a la carencia de un sistema de computación con el nivel de complejidad propio del evolucionado en la mente moderna. Véase Wynn & Coolidge (2004), Coolidge & Wynn (2005 y 2007), donde se centran fundamentalmente en la inteligencia técnica, y Wynn & Coolidge (2008a), que dedican a la organización de la actividad colectiva. Como trabajo de síntesis puede consultarse Wynn & Coolidge (2008b). En este punto, conviene

cualquier caso, lo que parece bastante claro es que la comunicación simbólica no debió de ser uno de ellos, dada la parquedad simbólica y la rotunda asimetría con relación a los humanos anatómicamente modernos que asimismo se aprecia en el registro fósil neandertal (véase Balari *et al.* 2008 para una revisión en profundidad y actualizada de esta cuestión).⁵³

4. Consideraciones finales.

Llevar plenamente a término el programa de investigación esbozado a lo largo de la sección 2 de este trabajo, y hecho explícito en todos sus puntos al inicio de la subsección 3.1., requeriría una clarificación de las condiciones poblacionales y ambientales que han sido capaces de filtrar la distribución de los fenotipos computacionales entre los primeros humanos modernos en favor del resultado cuyo modelo de evolución hemos trazado en los apartados precedentes. Sin embargo, no nos será posible afrontar con el suficiente rigor este aspecto del programa que asumimos como propio por razones que esperamos sean entendidas no como simple justificación de un vacío evidente (y abiertamente asumido) en nuestra explicación, sino como el compromiso de que abordaremos la cuestión con especial atención en próximos desarrollos de nuestro trabajo.

En este texto hemos abordado específicamente la explicación evolutiva del sistema computacional del que se sirve la facultad humana del lenguaje (o Facultad del Lenguaje en sentido Estricto, siguiendo a Hauser, Chomsky & Fitch 2002). Esto significa que hemos abordado un aspecto particular del lenguaje y, por tanto, explicado la evolución de esta capacidad específicamente humana sólo de manera parcial. Es

introducir una precisión para evitar posibles confusiones. Tanto Coolidge y Wynn como nosotros apelamos a cambios evolutivos que afectaron al espacio de memoria de trabajo como explicación de la “mentalidad” moderna. Sin embargo, es importante tener en cuenta que, en nuestro caso, el término “memoria” se utiliza desde una perspectiva única y exclusivamente computacional, sin ningún compromiso concreto con un modelo psicológico de la memoria. Este sí es el caso de Coolidge y Wynn, quienes apuestan por el modelo desarrollado por el psicólogo Alan Baddeley desde mediados de los años setenta (véase Baddeley 1986, como formulación clásica de la idea, y Baddeley 2000 para la versión más reciente de este modelo). Evidentemente, nuestras propuestas y las de Coolidge y Wynn son compatibles, pero es importante hacer hincapié en el hecho de que, por el momento, la nuestra no nos compromete con ningún modelo psicológico concreto.

⁵³ Por otra parte, el estudio de las líneas de crecimiento de la dentición de los neandertales parece confirmar además que su programa de desarrollo era bastante más rápido que el de los humanos modernos (véase Smith *et al.* 2007), lo que puede ser visto como un indicio de que la alteración de la pauta de desarrollo que ha conllevado la reorganización del cerebro humano no haya tenido lugar antes de la especiación del sapiens moderno.

cierto que se trata de un aspecto especialmente importante de su evolución, sobre todo si aceptamos a la tesis de Hauser, Chomsky & Fitch (2002) de que en él pudieran concentrarse los aspectos más distintivos (incluso exclusivos) del lenguaje en el contexto de la cognición animal. Nosotros hemos matizado esta posición, señalando evidencias que pudieran apuntar a la existencia de sistemas computacionales de complejidad semejante al de la facultad del lenguaje, aunque asociados a capacidades cognitivas que se traducen en comportamientos superficialmente tan dispares con relación al lenguaje como pueda serlo la construcción de nidos.⁵⁴ Desde nuestro punto de vista, el elemento más distintivo del lenguaje, considerado desde una perspectiva evolutiva, acaso consista precisamente en las asociaciones que este tipo de sistema computacional ha establecido en la historia evolutiva reciente de la especie humana con otras capacidades (sensoriales, motrices, conceptuales e intencionales), dando lugar a la conformación de un sistema cognitivo unificado dedicado a la representación interna de contenidos complejos y a su transmisión externa. Nuestro trabajo en curso se encuentra ya orientado a tratar de explicar la confluencia evolutiva de todos esos “precursores” en un sistema mental unificado como resultado de alteraciones en la pauta de desarrollo del cerebro humano. En tanto no dispongamos de una propuesta clara sobre esta materia, nos vemos incapacitados para responder con el debido rigor a la cuestión planteada al inicio de este epígrafe final. La razón es sencilla: consideramos que los procesos de tipo poblacional que han llevado a la proliferación y generalización del FC₁ propio de la facultad del lenguaje no han tenido directamente que ver con la emergencia de este fenotipo cognitivo, sino con su asociación con las capacidades mentales que lo han convertido en un sistema para la computación de representaciones mentales exteriorizables (o Facultad del Lenguaje en sentido Amplio, de acuerdo con Hauser, Chomsky & Fitch 2002).

Podemos, no obstante, ofrecer un breve avance de nuestras ideas al respecto. Desde nuestro punto de vista, los primeros humanos que desarrollaron la capacidad de exteriorizar las expresiones complejas que su fenotipo computacional era capaz de procesar no debieron obtener grandes ventajas de dicha habilidad. Antes al contrario, en un escenario evolutivo dominado por formas de expresividad totalmente extrañas a la

⁵⁴ Es cierto que Hauser, Chomsky & Fitch (2002) tienen en cuenta esta posibilidad, al señalar que las propiedades formales más complejas del lenguaje acaso también caractericen a los sistemas representacionales propios de la inteligencia social de algunas especies o a sus sistemas de orientación espacial. En todo caso, la tesis que defienden como “opción más probable” es la de que se encuentren exclusivamente presentes en el sistema computacional del lenguaje.

sofisticación de las secuencias emitidas por esta población mutante, mucho más probablemente sirvió como un elemento de marginación y exclusión para estos individuos, que serían a todos los efectos, a ojos del resto de la población, unos verdaderos “monstruos sociales”.⁵⁵ Desde una perspectiva más distanciada, se trataría desde luego de individuos “inadaptados” a las condiciones sociales en que tuvo lugar su aparición. Creemos, sin embargo, que el estigma social así establecido hacia estos individuos pudo precisamente servir como el factor capaz de crear unas condiciones de aislamiento (no necesariamente alopátrico) que permitieron, en primer término, la preservación del fenotipo dentro de la población (si bien limitada a ese grupo estigmatizado) y, en segundo término, su proliferación y generalización en el conjunto de la población en un determinado punto crítico de la historia temprana de la especie humana. Nos inclinamos a pensar que tal momento pudo coincidir con la crisis demográfica que, de acuerdo con autores como Behar *et al.* (2008), tuvo lugar inmediatamente antes de la dispersión intercontinental de los humanos modernos. Esta situación, descrita como muy próxima a la extinción de la especie en un contexto de adversidad ambiental extrema, podría efectivamente haber facilitado el reemplazo poblacional en favor de un fenotipo cognitivo que pudo además revelarse entonces como altamente ventajoso para sus portadores. De acuerdo con esta idea, por tanto, la dotación cognitiva especial de esta población “fundadora” (Mayr 1963) no habría sido originalmente una adaptación, dadas las condiciones sociales imperantes en el momento de su emergencia, aunque habría tenido desde el primer momento un potencial adaptativo (o “adaptabilidad”, en el sentido de Reid 2007) que pudo manifestarse abiertamente en ese momento crítico de la evolución humana.

La idea que acabamos de esbozar necesita, como es obvio, ser elaborada con mucho más detalle, aunque hacerlo requiere elaborar asimismo con toda precisión nuestro modelo de evolución a través del desarrollo para la Facultad del Lenguaje en

⁵⁵ Con relación a este punto, no podemos más que citar unas palabras de Lewontin (1998: 113): “Por tanto, una especie que posea capacidades lingüística podría, sin duda, conquistar la tierra como consecuencia de las habilidades tecnológicas y de gestión que se derivarían del lenguaje, pero en una especie sin competencia lingüística, los rudimentos de una capacidad para formar elementos lingüísticos por parte de algunos individuos podría perfectamente haber sido percibida como una diferencia que podría haber provocado su expulsión o incluso su muerte”. Es importante aclarar, no obstante, que este concepto de “monstruo social” no coincide con el concepto de “monstruo” de la teratología clásica ni, más concretamente, con los “monstruos lógicos” de Alberch (véanse las Fig. 8 y 9). En cualquier caso, al “monstruo social” al que concretamente aludimos en el texto subyace evidentemente una “monstruosidad biológica”, lo que no es obviamente el caso de otros ejemplos de estigmatización social

Sentido Amplio. En este trabajo hemos dado un primer paso en tal dirección, proponiendo un modelo para la evolución de su componente nuclear (el Sistema Computacional que asiste la elaboración interna de las expresiones lingüísticas) basado en la alteración de la pauta de desarrollo del componente cortical que sirve como memoria de trabajo de un sistema computacional cuyo secuenciador residiría por su parte en los ganglios basales. El incremento de la capacidad de memoria así logrado habría permitido el “salto” del cerebro humano a un fenotipo cognitivo con posibilidades de procesamiento cualitativamente diferentes a las accesibles a los otros fenotipos existentes en un morfoespacio discontinuo de regímenes computacionales. Para todo ello hemos seguido muy de cerca los desarrollos recientes de la Biología Evolucionista del Desarrollo y, muy especialmente, las ideas de Pere Alberch, del que hemos tomado las ideas clave que han inspirado este trabajo. No dudamos de que su inspiración seguirá estando también presente en nuestro empeño en curso por explicar la manera en que la pauta de desarrollo de los primeros humanos pudo verse alterada dando lugar a que dicho fenotipo computacional acabara formando parte del fenotipo lingüístico que hoy nos singulariza como especie.

Agradecimientos

Nuestro especial agradecimiento a Jordi Alberch por ponernos en la pista correcta para localizar algunos trabajos de su difunto hermano y a Laura Nuño de la Rosa por proporcionárnoslos. Gracias de nuevo a Laura por leer y comentar tan detalladamente una primera versión de este artículo. Cualquier error que permanezca es de nuestra exclusiva responsabilidad. El presente trabajo ha sido financiado por el proyecto “Biolingüística: fundamento genético, desarrollo y evolución del lenguaje” (HUM2007-60427/FILO), subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia y cofinanciado parcialmente por fondos FEDER (Balari & Lorenzo) y ha recibido el apoyo de la Generalitat de Catalunya a través de la ayuda 2005SGR 00753 Lingüística Teòrica concedida al CLT de la UAB (Balari).

Referencias

- Aboitiz, Francisco & García, Ricardo (1997). "The evolutionary origin of the language areas in the human brain. A neuroanatomical perspective". *Brain Research Reviews* 25, 381-396.
- Aboitiz, Francisco, García, Ricardo, Brunetti, Enzo & Bosman, Conrado (2006). "The origin of Broca's area and its connections from an ancestral working memory network". In Grodzinsky, Yosef & Amunts, Katrin (eds.) *Broca's Region*. Nueva York: Oxford University Press, 3-16.
- Aho, Alfred V. (1968). "Indexed grammars—an extension of context-free grammars". *Journal of the ACM* 15(4), 647-671.
- Alba, David B. (2002). "Shape and stage in heterochronic models". In Minugh-Purvis, Nancy & McNamara, Kenneth J. (eds.), *Human Evolution Through Developmental Change*. Baltimore (MD) y Londres: The Johns Hopkins University Press, 28-50.
- Alberch, Pere (1980). "Ontogenesis and morphological diversification". *American Zoologist* 20, 653-667.
- Alberch, Pere (1985). "Problems with the interpretation of developmental sequences". *Systematic Zoology* 34(1), 46-58.
- Alberch, Pere (1989). "The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution". *Geobios* 12 (mémoire spécial), 21-57.
- Alberch, Pere (1991). "Del gen al fenotipo: sistemas dinámicos y evolución morfológica". *Revista Española de Paleontología* (número extraordinario "El estudio de la forma orgánica y sus consecuencias en Paleontología Sistemática, Paleontología y Paleontología Evolutiva"), 13-19.
- Alberch, Pere & Alberch, Jordi (1981). "Heterochronic mechanisms of morphological diversification and evolutionary change in the neotropical salamander, *Bolitoglossa occidentalis* (Amphibia: Plethodontidae)". *Journal of Morphology* 167, 249-264.
- Alberch, Pere & Blanco, María J. (1996). "Evolutionary patterns in ontogenetic transformation". *International Journal of Developmental Biology* 40, 845-858.
- Alberch, Pere, Gould, Stephen J., Oster, George F. & Wake, David B. (1979). "Size and shape in ontogeny and phylogeny". *Paleobiology* 5(3), 296-317.

- Amundson, Ronald A. (2001) "Adaptation and Development: On the Lack of Common Ground". In Orzack, Steven Hecht Sober, & Elliott (eds.), *Adaptationism and Optimality*. New York: Cambridge University Press, pp. 303-334.
- Amundson, Ronald A. (2005). *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought. Roots of Evo-Devo*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Amundson, Ronald A. (2006). "EvoDevo as cognitive psychology". *Biological Theory* 1(1), 10-11.
- Arnold, Kate & Zuberbühler, Klaus (2006a). "Semantic combinations in primate calls". *Nature* 441, 303.
- Arnold, Kate & Zuberbühler, Klaus (2006b). "The alarm-calling system of adult male putty-nose monkeys, *Cercopithecus nictitans martini*". *Animal Behaviour* 72, 643-653.
- Baddeley, Alan (1986). *Working Memory*. Oxford: Oxford University Press.
- Baddeley, Alan (2000). "The episodic buffer: a new component of working memory?". *Trends in Cognitive Sciences* 4(11): 417-423.
- Balari, Sergio (2005). "Desarrollo y complejidad computacional. ¿Dos elementos clave para comprender los orígenes del lenguaje?". *Ludus Vitalis* XIII(24), 181-198.
- Balari, Sergio (2006). "Heterochronies in brain development and the origins of language. A coevolutionary scenario". In Rosselló, Joana & Martín, Jesús (eds.), *The Biolinguistic Turn. Issues on Language and Biology*. Barcelona: PPU, 66-81.
- Balari, Sergio, Benítez Burraco, Antonio, Camps, Marta, Longa, Víctor M., Lorenzo, Guillermo & Uriagereka, Juan (2008). "¿Homo loquens neanderthalensis? En torno a las capacidades simbólicas y lingüísticas del Neandertal". *Munibe Antropologia—Arkeologia* 59, 3-24.
- Baldwin, James M. (1896). "A new factor in evolution". *American Naturalist* 30, 441-451, 536-553.
- Barkow, Jerome H., Cosmides Leda, & Tooby, John (eds.) (1992). *The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*. Oxford: Oxford University Press.
- Bateson, William (1894). *Materials for the Study of Variation Treated with Special Regard to Discontinuity in the Origin of Species*. Londres: Macmillan.
- Behar, Doron M., Villems, Richard, Soodyall, Himla, Blue-Smith, Jason, Pereira, Luisa, Metspalu, Ene, Scozzari, Rosaria, Makkan, Heeran, Tzur, Shay, Comas, David, Bertranpetit, Jaume, Quintana-Murci, Lluís, Tyler-Smith, Chris, Spencer Wells,

- R., Rosset, Saharon & The Genographic Consortium (2008). "The Dawn of Human Matrilineal Diversity". *The American Journal of Human Genetics* 82, 1130–1140.
- Benítez Burraco, Antonio (2009). *Genes y lenguaje. Aspectos ontogenéticos, filogenéticos y cognitivos*. Barcelona: Reverté.
- Benítez Burraco, Antonio, Longa, Víctor M., Lorenzo, Guillermo & Uriagereka, Juan (2008). "Also sprach Neanderthalis... Or did she?". *Biolinguistics* 2.2-3, 225-232.
- Bonner, John Tyler (ed.) (1982). *Evolution and Development: Report of the Dahlem Workshop on Evolution and Development*, Berlin 1981, May 10-15. Life Sciences Research Report 22. Berlin, Springer-Verlag.
- Bresnan, Joan W., Kaplan, Ronald M., Peters, Stanley & Zaenen, Annie (1982). "Cross-serial dependencies in Dutch". *Linguistic Inquiry* 13, 613-635.
- Buss, David M. (2007). *Evolutionary Biology: The New Science of the Mind*. Boston (MA): Allyn and Bacon.
- Calvin, William H. (1993). "The unitary hypothesis: A common neural circuitry for novel manipulations, language, plan-ahead, and throwing?". In Gibson, Kathleen R. & Ingold, Tim (eds.). *Tools, Language and Cognition in Human Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 230-250.
- Calvin, William H. (1996). *The Cerebral Code*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Camps, Marta & Uriagereka, Juan (2006). "The Gordian knot of linguistic fossils". In Rosselló, Joana & Martín, Jesús (eds.). *The Biolinguistic Turn. Issues on Language and Biology*. Barcelona: PPU, 34-65.
- Carroll, Sean B. (2005). *Endless Forms Most Beautiful. The New Science of Evo-Devo*. Nueva York: Norton & Company.
- Cheney, Dorothy L. & Seyfarth, Robert M. (1990). *How Monkeys See the World*. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Cheney, Dorothy L. & Seyfarth, Robert M. (2005). "Constraints and preadaptations in the earliest stages of language evolution". *The Linguistic Review* 22(2-4), 135-159.
- Chomsky, Noam (1956a). "Three models for the description of language". *IRE Transactions on Information Theory* 2, 113–124.
- Chomsky, Noam (1956b). "On the limits of finite-state description". *Quarterly Progress Report* 42, julio, 64-65.

- Chomsky, Noam (1959). "On certain formal properties of grammars". *Information and Control* 2(2), 137-167 [Citado por la reimpresión de 1965 en Luce, R. D., Bush, R. R. & Galanter, E. (eds.). *Readings in Mathematical Psychology. Vol. II.* Nueva York: John Wiley, 125-155].
- Chomsky, Noam (1963). "Formal properties of grammars". In Luce, R. D., Bush, R. R. & Galanter, E. (eds.). *Handbook of Mathematical Psychology. Vol. II.* Nueva York: John Wiley, 323-418.
- Chomsky, Noam (1968). *Language and Mind.* Nueva York: Harcourt Brace Jovanovich [citado por la edición española, *El lenguaje y el entendimiento.* Barcelona: Seix Barral, 1971].
- Chomsky, Noam (1975). *Reflections on Language.* Nueva York: Pantheon Books [citado por la edición española, *Reflexiones sobre el lenguaje.* Barcelona: Ariel, 1979].
- Chomsky, N. (1980). *Rules and Representations.* Nueva York: Columbia University Press.
- Chomsky, Noam (1985). *Knowledge of Language. Its Nature, Origins and Use.* Nueva York: Praeger.
- Chomsky, Noam & Miller, George A. (1963). "Introduction to the formal analysis of natural languages". In Luce, R. D., Bush, R. R. & Galanter, E. (eds.). *Handbook of Mathematical Psychology. Vol. II.* Nueva York: John Wiley, 269-321.
- Churchland, Paul M. (1981). "Eliminative Materialism and the Propositional Attitudes". *Journal of Philosophy* 78(2), 67-90.
- Coolidge, Frederick L. & Wynn, Thomas (2005). "Working memory, its executive function, and the emergence of modern thinking". *Cambridge Archaeological Journal* 15(1), 5-26.
- Coolidge, Frederick L. & Wynn, Thomas (2007). "The working memory account of Neandertal cognition—How phonological storage capacity may be related to recursion and the pragmatics of modern speech". *Journal of Human Evolution* 52, 707-710.
- Coop, Graham, Bullaughey, Kevin, Luca, Francesca & Przeworski, Molly (2008). "The timing of selection at the human *FOXP2* gene". *Molecular Biology and Evolution* 25(7), 1257-1259.
- Cummings Jeffrey L. (1993) "Frontal–subcortical circuits and human behavior". *Archives of Neurology* 50, 873 – 880.

- Deacon, Terrence W. (2000). "Heterochrony in brain evolution. Cellular versus morphological analyses". In Parker, Sue Taylor, Langer, Jonas & McKinney, Michael L. (eds.). *Biology, Brains, and Behavior. The Evolution of Human Development*. Santa Fe (NM) y Oxford: School of American Research Press / James Currey, 41-88.
- Dobzhansky, Theodosius (1937). *Genetics and the Origin of Species*. Nueva York: Columbia University Press.
- Dorus, Steve, Vallender, Eric J., Evans, Patrick D., Anderson, Jeffrey R., Gilbert, Sandra L., Mahowald, Michael, Wyckoff, Gerald J., Malcom, Christine M. & Lahn, Bruce T. (2004). "Accelerated evolution of nervous system genes in the origin of *Homo sapiens*". *Cell* 119, 1027-1040.
- Ebbesson, Sven O. E. 1980. "The Parcellation Theory and its relation to interspecific variability in brain organization, evolutionary and ontogenetic development and neuronal plasticity". *Cell and Tissue Research* 213, 179-212.
- Edelman, Gerald M. 1987. *Neural Darwinism: The Theory of Neuronal Group Selection*. Nueva York: Basic Books.
- Edelman, Gerald M. 1988. *Topobiology. An Introduction to Molecular Embryology*. Nueva York: Basic Books.
- Embick, David, Marantz, Alec, Miyashita, Yasushi, O'Neil, Wayne & Sakai, Kuniyoshi L. (2000). "A syntactic specialization for Broca's area". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97(11), 6150-6154.
- Enard, Wolfgang, Przeworki, Molly, Fischer, Simon E, Lai, Cecilia S., Wiebe, Victor, Kitano, Takashi, Monaco, Anthony P. & Pääbo, Svante (2002). "Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language". *Nature* 418, 868-872.
- Etxeberria, Arantza & Nuño de la Rosa, Laura (in press). "A world of opportunity within constraint: Pere Alberch's early Evo-Devo". In Rasskin-Gutman, Diego & De Renzi, Miquel (eds.). *Pere Alberch: The Creative Trajectory of an evo-devo biologist*.
- Evans, Patrick D., Anderson, Jeffrey R., Vallender, Eric J., Choi, Sun Shim & Lahn, Bruce T. (2004). "Reconstructing the evolutionary history of *microcephalin*, a gene controlling human brain size". *Human Molecular Genetics* 13, 1139-1145.
- Evans, Patrick D., Gilbert, Sandra L., Mekel-Bobrov, Nitzan, Vallender, Eric J., Anderson, Jeffrey R., Vaez-Azizi, Leila M., Tishkoff, Sarah A., Hudson, Richard

- R. & Lahn, Bruce T. (2005). “*Microcephalin*, a gene regulating brain size, continues to evolve adaptively in humans”. *Science* 309, 1717-1720.
- Falk, Dean & Gibson, Kathleen R. (eds.) (2001). *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ferland, Russell J., Cherry, Timothy J., Preware, Patricia O., Morrissey, Edward E. & Walhs, Christopher A. (2003). “Characterization of FOXP2 and Foxp1 ARNm and protein in the developing and mature brain”. *Journal of Comparative Neurology* 460(2), 266-279.
- Finlay, Barbara L. (2007). “Endless minds most beautiful”. *Developmental Science* 10(1), 30-34.
- Finlay, Barbara L & Darlington, Richard B. (1995). “Linked regularities in the development and evolution of mammalian brain”. *Science* 268, 1578-1584.
- Fitch, W. Tecumseh, & Hauser, Mark D. (2004). “Computational constraints on syntactic processing in a nonhuman primate”. *Science* 303, 377-380.
- Fodor, Jerry A. (1975). *The Language of Thought*. Nueva York: Crowell.
- Friederici, Angela D. (2002). “Towards a neural basis for auditory sentence processing”. *Trends in Cognitive Sciences* 6(2), 78-84.
- García-Azkonobieta, Tomás (2005). *Evolución, desarrollo y (auto)organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo*. Tesis doctoral, Universidad del País Vasco, Donostia. (<http://www.ehu.es/ias-research/garcia/TESIS.pdf>)
- Gentner, Timothy Q., Fenn, Kimberley M., Margoliash, Daniel & Nusbaum, Howard (2006). “Recursive syntactic pattern learning by songbirds”. *Nature* 440, 1204-1207.
- Geoffroy Saint-Hilaire, Étienne (1822). *Philosophie anatomique. Vol. II: Des monstruosités humaines*. París: J.-B. Baillière.
- Geoffroy Saint-Hilaire, Isidore (1832-1837). *Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux* [4 vols]. París: J.-B. Baillière.
- Gibson, Kathleen R. (1990). “New perspectives on instincts and intelligence: brain size and the emergence of hierarchical mental construction skills”. In Parker, Sue Taylor & Gibson, Kathleen R. (eds.) “*Language*” and *Intelligence in Monkeys and Apes*. Nueva York: Cambridge University Press, 97-128.
- Gibson, Kathleen R. (1991). “Myelination and brain development: a comparative perspective on questions of neoteny, altriciality, and intelligence”. In Gibson,

- Kathleen R. & Petersen, Anne C. (eds.) *Brain Maturation and Cognitive Development. Comparative and Cross-Cultural Perspectives*. Nueva York: Aldine de Gruyter, 29-64.
- Gibson, Kathleen R. (1993). "Tool use, language and social behavior in relationship to information processing capacities". In Gibson, Kathleen R. & Ingold, Tim (eds.). *Tools, Language and Cognition in Human Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 251-269.
- Gibson, Kathleen R. (2004). "Human brain evolution: Developmental perspectives". In Parker, Sue Taylor, Langer, Jonas & Milbrath, Constance (eds.) *Biology and Knowledge Revisited: From Neurogenesis to Psychogenesis*. Mahwah (NJ): Lawrence Erlbaum, 123-143.
- Gilbert, Scott F. (2003). *Developmental Biology. Seventh edition*. Sanderland (MA): Sinauer.
- Goldschmidt, Richard (1933). "Some aspects of evolution". *Science* 78, 539-547.
- Goldschmidt, Richard (1949). *The material basis of evolution*. New Haven (CT) y Londres: Yale University Press [citado por la edición de 1982].
- Goodwin, Brian (1994). *How the Leopard Changed Its Spots. The Evolution of Complexity*. Londres: Phoenix.
- Gottlieb, Gilbert (2003). "Behavioral development and evolution". In Hall, Brian K. & Olson, Wendy M. (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press, 14-23.
- Gould, Stephen J. (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge (MA) y Londres: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Griesser, Michael (2008). "Referential calls signal predator behavior in a group-living bird species". *Current Biology* 18(1), 69-73.
- Griffiths, Paul E. (2007). "Evo-Devo meets the mind: towards a developmental evolutionary biology". In Brandon, Robert & Sansom, Roger (eds.), *Integrating Evolution and Development*. Cambridge (MA): The MIT Press, 195-226.
- Griffiths, Paul E. & Gray, Russell D. (1994). "Developmental systems and evolutionary explanations". *The Journal of Philosophy* XCI, 277-304.
- Griffiths, Paul E. & Gray, Russell D. (2005). "Discussion: Three ways of misunderstand developmental systems theory". *Biology and Philosophy* 20, 417-425.
- Griffiths, Paul E. & Knight, Robin D. (1998). "What is the developmentalist challenge?". *Philosophy of Science* 65, 253-258.

- Griffiths, Paul E. & Stotz, Karola (2000). "How the mind grows: a developmental perspective on the biology of cognition". *Synthese* 122, 29-51.
- Grodzinsky, Yosef (2000). "The neurology of syntax: language use without Broca's area". *Behavioral and Brain Sciences* 23, 1-71.
- Hall, Brian K. (1999). *Evolutionary Developmental Biology. Second edition*. Dordrecht: Kluwer Academic.
- Hall, Brian K. (2002). "Evolutionary Developmental Biology: where embryos and fossils meet". In Minugh-Purvis, Nancy & McNamara, Kenneth J. (eds.), *Human Evolution Through Developmental Change*. Baltimore (MD) y Londres: The Johns Hopkins University Press, 7-27.
- Hall, Brian K. (2003). "Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms". *International Journal of Developmental Biology* 47, 491-495.
- Hall, Brian K. & Olson, Wendy M. (eds.) (2003a). *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Hall, Brian K. & Olson, Wendy M. (2003b). "Introduction", In Hall, Brian K. & Olson, Wendy M. (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press, xiii-xvi.
- Hansell, Mike H. (2000). *Bird Nests and Construction Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hansell, Mike H. (2005). *Animal Architecture*. Oxford. Oxford University Press.
- Hauser, Mark D. (2000). "A primate dictionary? Decoding the function and meaning of another species' vocalizations". *Cognitive Science* 24(3), 445-475.
- Hauser, Mark D., Chomsky, Noam & Fitch, Tecumseh (2002). "The faculty of language: What is it, who has it, and how did it evolve?". *Science* 298, 1569-1579.
- Hofman, Michel A. (2001). "Brain evolution in hominids: are we at the end of the road?". In Falk, Dean & Gibson, Kathleen R. (eds.), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*. Cambridge: Cambridge University Press, 113-127.
- Hopcroft, John E. & Ullman, Jeffrey D. (1979). *Introduction to Automata Theory, Languages, and Computation*. Reading (MA): Addison Wesley.
- Huxley, Julian S. (1942). *Evolution: The Modern Synthesis*. Londres: Allen & Unwin.
- Jablonka, Eva & Lamb, Marion J. (1995). *Epigenetic Inheritance and Evolution. The Lamarckian Dimension*. Oxford: Oxford University Press.

- Jablonka, Eva & Lamb, Marion J. (2005). *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Jackendoff, Ray (2002). *Foundations of Language. Brain, Meaning, Grammar, Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Johnston, Timothy D. & Edwards, Laura (2002). "Genes, interactions, and the development of behaviour". *Psychological Review* 109, 26-34.
- Joshi, Aravind K. (1985). "Tree adjoining grammars: How much context-sensitivity is required to provide reasonable structural descriptions?". In Dowty, David R., Karttunen, Lauri & Zwicky, Arnold M. (eds.), *Natural Language Parsing. Psychological, Computational, and Theoretical Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, 206-250.
- Joshi, Aravind K. & Schabes, Yves (1997). "Tree Adjoining Grammars". In Rozenberg, Grzegorz & Salomaa, Arto (eds.). *Handbook of Formal Languages, Vol. 3*. Berlín: Springer, 69-126.
- Joshi, Aravind K., Vijay-Shanker, K. & Weir, David (1991). "The convergence of mildly context-sensitive grammar formalisms". In Sells, Peter, Shieber, Stuart & Wasow, Thomas (eds.) *Foundational Issues in Natural Language Processing*. Cambridge (MA): The MIT Press, 31-81.
- Kandell, Eric, Jessel, James & Schwartz, Thomas (1996). *Essentials of Neural Science and Behavior*. Nueva York: McGraw-Hill/Appleton & Lange (citado por la edición española, *Neurociencia y conducta*. Barcelona: Prentice Hall, 1997).
- Kaskan, Peter M. & Finlay, Barbara L. (2001). "Encephalization and its developmental structure: How many ways can a brain get big?". In Falk, Dean & Gibson, Kathleen R. (eds.), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*. Cambridge: Cambridge University Press, 14-19.
- Kauffman, Stuart (1995). *At Home in the Universe. The Search for Laws of Complexity*. Nueva York: Oxford University Press.
- Keller, Evelyn F. (2000). *The Century of the Gene*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Kelso, J. A. Scott (1995). *Dynamic Patterns: The Self-Organization of Brain and Behavior*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Krause, Johannes, Lalueza-Fox, Carles, Orlando, Ludovic, Enard, Wolfgang, Green, Richard E., Burbano, Hernán A., Hublin, Jean-Jacques, Hänni, Catherine, Fortea,

- Javier, de la Rasilla, Marco, Bertranpetit, Jaume, Rosas, Antonio & Pääbo, Svante (2007). "The derived *Foxp2* variant of modern humans was shared with Neandertals". *Current Biology* 17(21), 1908-1912.
- Lai, Cecilia S., Fisher, Simon E., Hurst, Jane A., Vargha-Khandem, Faraneh & Monaco, Anthony P. (2001). "A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder". *Nature* 413, 519-523.
- Lai, Cecilia S., Gerrelli, Dianne, Monaco Anthony P., Fisher, Simon E. & Copp, Andrew J. (2003). "FOXP2 expression during brain development coincides with adult sites of pathology in a severe speech and language disorder". *Brain* 126(11), 2455-2462.
- Langendoen, D. Terrence & Postal, Paul M. (1984). *The Vastness of Natural Languages*. Oxford: Basil Blackwell.
- Langer, Jonas (2000). "The heterochronic evolution of primate cognitive development". In Parker, Sue Taylor, Langer, Jonas & McKinney, Michael L. (eds.). *Biology, Brains, and Behavior. The Evolution of Human Development*. Santa Fe (NM) y Oxford: School of American Research Press / James Currey, 215-235.
- Laubichler, Manfred D. & Maienschein, Jane (eds.) (2007). *From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Lewis, Harry R. & Papadimitriou, Christos H. (1981). *Elements of the Theory of Computation*. Englewood Cliffs (NJ): Prentice Hall.
- Lewontin, Richard C. (1998). "The evolution of cognition: Questions we will never answer". In Scarborough, D. & Sternberg, S. (eds.). *An invitation to cognitive science. Vol. 4: Methods, models, and conceptual issues. 2nd ed.* MIT Press. Cambridge, MA, 107-132.
- Lieberman, Philip (2006). *Toward an Evolutionary Biology of Language*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Liégeois, Frédérique, Badelweg, Torsten, Connelly, Alan, Gadian, David G., Mishkin, Mortimer & Vargha-Khadem, Faraneh (2003). "Language fMRI Abnormalities Associated with FOXP2 Gene Mutation". *Nature Neuroscience* 6(11), 1230-1237.
- Longa, Víctor M. (2006). "A misconception about the Baldwin Effect: implications for language evolution". *Folia Linguistica. Acta Societatis Linguisticae Europaeae* 40(3-4), 305-318.
- Longa, Víctor M. (2008). "Sobre unha suposta regra sintáctica presente na comunicación de primates en estado salvaxe". En M. Brea, Fernández Rei, F. &

- Regueira, X.L. (eds.), *Cada palabra pesaba, cada palabra medía. Homenaje ó profesor Antón Santamarina*. Santiago de Compostela: Servicio de Publicaciones de la Universidad, 257-264
- Lorenzo, Guillermo (2006). *El vacío sexual, la tautología natural y la promesa minimalista*. Madrid: Antonio Machado Libros.
- Lorenzo, Guillermo (2008). “¿Descenso o emergencia? Claves para comprender el lenguaje como una discontinuidad biológica”. *Archivium* LVII,139-168.
- Love, Alan C. (2003) “Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology”, *Biology and Philosophy* 18, pp. 309-345.
- McKinney, Michael L. (2000). “Evolving behavioral complexity by extending development”, In Sue Taylor Parker, Langer, Jonas & McKinney, Michael L. (eds.). *Biology, Brains, and Behavior. The Evolution of Human Development*. Santa Fe (NM) y Oxford: School of American Research Press / James Currey, 25-40.
- McKinney, Michael L. & McNamara, Kenneth (1991). *Heterochrony. The Evolution of Ontogeny*. Nueva York: Plenum.
- Marler, Peter (1998). “Animal communication and human language”. In Nina G. Jablonski & Leslie C. Aiello (eds.) *The Origin and Diversification of Language*. San Francisco: Memoirs of the California Academy of Sciences 24.
- Maynard Smith, John, Burian, Richard, Kauffman, Stuart, Alberch, Pere, Campbell, J., Goodwin, Brian, Lande, Russell, Raup, David & Wolpert, Lewis (1985). “Developmental constraints and evolution. A perspective from the Mountain Lake conference on development and evolution”. *The Quarterly Review of Biology* 60(3), 265-287.
- Mayr, Ernst (1942). *Systematics and the Origin of Species*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Mayr, Ernst (1963). *Animal Species and Evolution*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Mayr, Ernst & Provine, William B. (eds.) (1980). *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press.

- Miller, George A. & Chomsky, Noam (1963). "Finitary models of language users". In Luce, R. D., Bush, R. R. & Galanter, E. (eds.). *Handbook of Mathematical Psychology. Vol. II*. Nueva York: John Wiley, 419-491.
- Minugh-Purvis, Nancy & McNamara, Kenneth J. (eds.) (2001). *Human Evolution Through Developmental Change*. Baltimore (MD) y Londres: The Johns Hopkins University Press.
- Moore, David S. (2001). *The Dependent Gene*. Nueva York: W.H. Freeman.
- Morgan, Conwy Lloyd (1896). *Habit and Instinct*. Londres y Nueva York: Edward Arnold.
- Morgan, Thomas H., Sturtevant, Alfred H., Muller, Hermann J. & Bridges Calvin B. (1915). *The Mechanism of Mendelian Heredity*. Nueva York: Henry Holt.
- Moro, Andrea, Tettamanti, Marco, Perani, Daniela, Donati, Caterina, Cappa, Stefano F. & Fazio, Ferruccio (2001). "Syntax and the brain: disentangling grammar by selective anomalies". *NeuroImage* 13(1), 110-118.
- Musso, Mariacristina, Moro, Andrea, Glauche, Volkmar, Rijntjes, Michel, Reichenbach, Jürgen, Büchel, Christian & Weiller, Cornelius (2003). "Broca's area and the language instinct". *Nature Neuroscience* 6(7), 774-781.
- Odell, Garret M., Oster, George F., Alberch, Pere & Burnside, Beth (1981). "The mechanical basis of morphogenesis: I. Epitelial folding and invagination". *Developmental Biology* 85, 446-462.
- O'Donnell, Tomothy J., Hauser, Mark D. & Fitch, W. Tecumseh (2005). "Using mathematical models of language experimentally". *Trends in Cognitive Sciences* 9(6), 284-289.
- Osborn, Henry F. (1897). "Organic selection". *Science* 6(146), 583-587.
- Oster, George F. & Alberch, Pere (1982). "Evolution and bifurcation of developmental programs". *Evolution* 36(3), 444-459.
- Oster, George F., Shubin, Neil, Murray, James D. & Alberch, Pere (1988). "Evolution and morphogenetic rules: The shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny". *Evolution* 42(5), 862-884.
- Owen, Richard (1848). *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*. Londres: John Van Voorst.
- Oyama, Susan (2000a). *The Ontogeny of Information. Developmental Systems and Evolution. Second edition*. Durham (NC): Duke University Press.

- Oyama, Susan (2000b). *Evolution's Eye. A Systems View of the Biology-Culture Divide*. Durham (NC): Duke University Press.
- Oyama, Susan, Griffiths, Paul E. & Gray, Russell D. (eds.) (2001). *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Parker, Sue Taylor (2000). "Comparative Developmental Evolutionary Biology, Anthropology, and Psychology: convergences in the study of human behavioral ontogeny". In Parker, Sue Taylor, Langer, Jonas & McKinney, Michael L. (eds.), *Biology, Brains, and Behavior. The Evolution of Human Development*. Santa Fe (NM) y Oxford: School of American Research Press / James Currey, 1-24.
- Parker, Sue Taylor, Langer, Jonas & McKinney, Michael L. (eds.) (2000). *Biology, Brains, and Behavior. The Evolution of Human Development*. Santa Fe (NM) y Oxford: School of American Research Press / James Currey.
- Parker, Sue Taylor & McKinney, Michael L. (1999). *Origins of Intelligence. The Evolution of Cognitive Development in Monkeys, Apes, and Humans*. Baltimore (MD) y Londres: The Johns Hopkins University Press.
- Penrose, Roger (1994). *Shadows of the Mind. A Search for the Missing Science of Consciousness*. Oxford: Oxford University Press.
- Perruchet, Pierre & Rey, Arnaud (2005). "Does the mastery of center-embedded linguistic structures distinguish humans from non-human primates?". *Psychonomic Bulletin & Review* 12(2), 307-313.
- Peters, Stanley & Ritchie, Robert W. (1973). "On the generative power of transformational grammar". *Information Sciences* 6, 49-83.
- Piattelli-Palmarini, Massimo & Uriagereka, Juan (2005). "The evolution of the narrow faculty of language: The skeptical view and a reasonable conjecture". *Lingue e Linguaggio* IV(1), 27-79.
- Pinker, Steven (1997). *How the Mind Works*. Nueva York: Norton.
- Pinker, Steven & Bloom, Paul (1990). "Natural language and natural selection". *Behavioral and Brain Sciences* 13(4), 707-784.
- Plotkin, Henry (1997). *Evolution in Mind. An Introduction to Evolutionary Psychology*. Londres: Alan Lane.
- Plotkin, Henry & Odling-Smee, Francis J. (1981). "A multiple-level model of evolution and its implication for socio-biology". *Behavioral and Brain Sciences* 4, 225-268.

- Pullum, Geoffrey K. (1986). "Footloose and context-free". *Natural Language and Linguistic Theory* 4, 409-414.
- Pullum, Geoffrey K. & Rogers, James (2006). "Animal pattern-learning experiments: some mathematical background". Ms. Radcliffe Institute for Advanced Study/Harvard University.
- Pulvermüller, Friedemann & Assadollahi, Ramin (2007). "Grammar or serial order?: Discrete combinatorial brain mechanisms reflected by the Syntactic Mismatch Negativity". *Journal of Cognitive Neuroscience* 19(6): 971-980.
- Radzinski, Daniel (1991). "Chinese number-names, Tree Adjoining Languages, and Mild Context-Sensitivity". *Computational Linguistics* 17(3), 277-299.
- Rakic, Pasko & Kornack, David R. (2001). "Neocortical expansion and elaboration during primate evolution: a view from neurobiology". Falk, Dean & Gibson, Kathleen R. (eds.), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*. Cambridge: Cambridge University Press, 30-56.
- Rasskin-Gutman, Diego (2005). "Modularity: jumping forms within morphospace". In Callebaut, Werner & Rasskin-Gutman, Diego (eds.) *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. Cambridge (MA): The MIT Press, 207-219.
- Reiner, Anton, Brauth, Steven E. & Karten, Harvey J. (1984). "Evolution of the amniote basal ganglia". *Trends in Neurosciences* 7(9), 320-325.
- Reid, Robert G. B. (2007). *Biological Emergences. Evolution by Natural Experiment*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Robert, Jason S. (2004). *Embryology, Epigenesis, and Evolution. Taking Development Seriously*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Robert, Jason S., Hall, Brian K. & Olson, Wendy M. (2001). "Bridging the gap between developmental systems and evolutionary developmental biology". *BioEssays* 23, 954-962.
- Rogers, James & Pullum, Geoffrey A. (2008). "Aural pattern recognition experiments and the subregular hierarchy". Aparecerá en *Proceedings of the Mathematics of Language 10, UCLA Working Papers in Linguistics*.
- Russell, Edward S. (1916). *Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology*. Londres: Murray.
- Searle, John R. (1985). *Minds, Brains and Science*. Cambridge (MA): Harvard University Press.

- Shieber, Stuart M. (1985). "Evidence against context-freeness of natural language". *Linguistics & Philosophy* 8, 333-343.
- Shtyrov, Yuri, Pulvermüller, Friedemann, Näätänen, Risto & Ilmoniemi, Risto J. (2003). "Grammar processing outside the focus of attention: an MEG study". *Journal of Cognitive Neuroscience* 15(8): 1195-1206.
- Shubin, Neil (2008). *Your Inner Fish. A Journey into the 3.5-Billion-Year History of the Body*. Nueva York: Pantheon.
- Simpson, George G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*. Nueva York: Columbia University Press.
- Smith, Tanya M., Toussaint, Michel, Reid, Donald J., Olejniczak, Anthony J. & Hublin, Jean-Jacques (2007). "Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(51), 20220-20225.
- Struhsaker, Thomas T. (1967). "Auditory communication among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*)". In Altmann, Stuart A. (ed.) *Social Communication among Primates*. Chicago (IL): University of Chicago Press, 1197-1203.
- Takahashi, Kaori, Liu, Fu-Chin, Hirokawa, Katsui, & Takahashi, Hiroshi (2003). "Expression of FOXP2, a gene involved in speech and language, in the developing and adult striatum". *Journal of Neuroscience Research* 73(1), 61-72.
- Thelen, Esther & Smith, Linda B. (1994). *A Dynamic Systems Approach to the Development of Cognition and Action*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Thompson, D'Arcy W. (1917). *On Growth and Form*. Edición abreviada a cargo de John Tyler Bonner, Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- Tomasello, Michael & Call, Josep (1997). *Primate Cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- Ullman, Michael T. (2004). "Contributions of memory circuits to language: the declarative/procedural model". *Cognition* 92, 231-270.
- Uriagereka, Juan (2008). "Desperately evolving syntax". In Smith, Andrew D. M., Smith, Kenny & Ferrer i Cancho, Ramon (eds.) *The Evolution of Language. Proceedings of the 7th International Conference (EVOLANG7)*. Singapur: World Scientific, 331-337.
- Vernes, Sonja C., Newbury, Dianne F., Abrahams, Brett S., Winchester, Laura, Nicod, Jérôme, Groszer, Matthias, Alarcón, Maricela, Oliver, Peter L., Davies, Kay E., Geschwind, Daniel H., Monaco, Anthony P. & Fisher, Simon E. (2008). "A

- functional genetic link between distinct developmental language disorders”. *New England Journal of Medicine* 359 [published at www.nejm.org on November 5, 2008].
- Vijay-Shanker, K. & Weir, David (1994). “The equivalence of four extensions of context-free grammars”. *Mathematical Systems Theory* 27(6), 511-546.
- Waddington, Charles H. (1953). “Genetic assimilation of an acquired character”. *Evolution* 7, 118-126.
- Waddington, Charles H. (1957). *The Strategy of the Genes*. Londres: Allen & Unwin.
- Wagensberg, Jorge (2004). *La rebelión de las formas o cómo perseverar cuando la incertidumbre aprieta*. Barcelona: Tusquets.
- Webster, Gerry & Goodwin, Brian (1996). *Form and Transformation. Generative and Relational Principles in Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Weir, David (1992). “A geometric hierarchy beyond context-free languages”. *Theoretical Computer Science* 104, 235-261.
- Weir, David (1994). “Linear iterated pushdowns”. *Computational Intelligence* 10(4), 431-439.
- West-Eberhard, Mary Jane (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Wynn, Thomas & Coolidge, Frederick L. (2004). “The expert Neandertal mind”. *Journal of Human Evolution* 46, 467-487.
- Wynn, Thomas & Coolidge, Frederick L. (2008a). “Why not cognition?” *Current Anthropology* 49(5), 895.
- Wynn, Thomas & Coolidge, Frederick L. (2008b). “Did a small but significant enhancement in working-memory capacity power the evolution of modern thinking?” In Mellars, Paul, Boyle, Katie, Bar-Yosef, Ofer & Stringer, Chris (eds.), *Rethinking the Human Revolution*. Cambridge: McDonald Institute Monographs, 79-90.