

DEL EFECTO BALDWIN AL EFECTO HUXLEY^{1,2}

FROM BALDWIN EFFECT TO HUXLEY EFFECT

Gustavo Caponi^{3,4}

RESUMEN

En *la evolución: síntesis moderna* de 1943, Julian Huxley esboza un posible desarrollo de lo que se ha dado en llamar efecto Baldwin, que diverge significativamente de lo pensado por Morgan y por el propio Baldwin en 1896. La versión que Huxley presenta de la selección orgánica se centra exclusivamente en los efectos evolutivos de los ajustes comportamentales realizados por los organismos individuales; dejando de lado el impacto evolutivo de los ajustes fisiológicos, que sí eran considerado por Baldwin y Morgan. Pero, pese a esa restricción, el tipo de efecto evolutivo que Huxley concibe como posible consecuencia de los cambios comportamentales va mucho más allá de una posible, aunque quizá improbable, transformación en instinto del hábito adquirido. Conforme Huxley nos deja ver, los modos en que los organismos se comportan pueden resultar en presiones selectivas de muy diversa índole. El efecto Huxley, que en cierta medida anticipa la idea de construcción de nichos y temas como la co-evolución gen-cultura, fue mejor explicado por Schrödinger y Popper.

Palabras clave: Huxley, J., Popper, K., comportamiento, evolución, selección orgánica.

ABSTRACT

In *Evolution: the Modern Synthesis* of 1943, Julian Huxley outlines a possible development of what has been called the Baldwin effect, which diverges significantly from what was thought by Morgan and Baldwin himself in 1896. Huxley's version of organic selection focuses exclusively on the evolutionary effects of behavioral adjustments made by individual organisms; leaving aside the evolutionary impact of physiological adjustments, which were not neglected by Baldwin and Morgan. But despite this restriction, the type of evolutionary effect that Huxley conceived as possible consequences of behavioral changes goes far beyond a possible, though perhaps unlikely, transformation in instincts of acquired habits. As Huxley leaves us see, the ways in which organisms behave can result in selective pressures of various kinds. That Huxley effect, however, that to some extent anticipates the idea of niche construction, and issues such as the gene-culture co-evolution, was best explained by Schrödinger and Popper.

Keywords: Huxley, J., Popper, K., behavior, evolution, organic selection.

1 Recibido: 17 de septiembre de 2015. Aceptado: 28 de marzo de 2017.

2 Este artículo se cita así: Caponi, Gustavo. "Del efecto Baldwin al efecto Huxley" *Rev. Colomb. Filos. Cienc.* 17.34 (2017): 7-40.

3 Profesor titular de la Universidad Federal de Santa Catarina. Correo electrónico: gustavoandrescaponi@gmail.com

4 Florianópolis (Brasil).

1. INTRODUCCIÓN

Las primeras caracterizaciones de ese posible mecanismo evolutivo que pasó a ser conocido como ‘selección orgánica’, fue propuesta en 1896, de forma independiente y casi simultánea, por dos pioneros de los estudios de inspiración darwinista sobre comportamiento animal: el inglés Conwy Lloyd Morgan y el estadounidense James Mark Baldwin. Fue medio siglo después que George Gaylord Simpson (1953) se refirió a dicho mecanismo con la expresión ‘efecto Baldwin’⁵; contribuyendo, entonces, al relativo eclipse de Morgan en lo que atañe a esa cuestión: este no tuvo su efecto, aunque sí su canon (Morgan 1903 53)⁶. Baldwin formuló la idea en “A new factor in evolution”; que fue publicado en dos partes aparecidas en sendos números consecutivos del *American Naturalist* (Baldwin 1896a;1896b). Morgan, mientras tanto, lo hizo en “On modification and variation” (Morgan 1896a): un artículo, publicado por *Science*, que no era otra cosa que la edición anticipada de un capítulo de *Habit and Instinct* (Morgan, 1896b 307-46). Y, seis años después, Baldwin también reeditó su trabajo en *Development and evolution*. Lo hizo con “ligeras modificaciones, principalmente terminológicas” (Baldwin 1902a 90 n1); y una de ellas fue la del título, que pasó a ser: “A factor in evolution: organic selection” (Baldwin 1902a).

Algunos autores tampoco dejan de atribuirle el ‘co-descubrimiento’ del efecto Baldwin a Henry Osborn⁷. Pero, pese a que hasta el propio Osborn (1897 584) así lo haya pretendido, yo creo que aceptar eso envuelve un error: Osborn (1891 205) sostenía posiciones neolamarckianas (Depew 2003 9); confundiendo el mecanismo aludido por Morgan y Baldwin con una simple transmisión hereditaria de modificaciones funcionales adquiridas (Osborn 1896 787). Que era precisamente lo que Morgan y Baldwin querían evitar. Con todo, no es de las diferencias entre estos y Osborn que aquí habré de ocuparme. Las que aquí habrán de interesarme son las diferencias que existen entre el modo en que Morgan y Baldwin entendieron la selección orgánica, y el modo en que lo hizo Julian Huxley cuando retomó esa idea en *La evolución: síntesis moderna* de 1943 (Huxley 1965[1943]). Si Osborn se apartó de Morgan y Baldwin en un sentido teóricamente regresivo, Huxley lo hizo en un sentido ciertamente progresivo; y es por eso que quiero apuntar las particularidades que había en su comprensión de la selección orgánica.

5 Véase: Depew (2003 3); Downes (2003 37); Longa (2005 21) y Corning (2014 244).

6 Sobre el *Canon de Morgan*, véase: Allen & Bekoff (1997 25) y Renk & Servais (2002 52).

7 Véase: Kellogg (1907 208); Huxley (1965[1943] 291); Simpson (1953 110); Mayr (1963 610); Maynard Smith (1987 761); Robinson & Dukas (1999 582); Depew (2003 4); Hall (2003 142); West-Eberhard (2003 25); Andrade (2009 253); Young (2013 355); Santos et al (2015 127) & Pigliucci (2010 366).

La versión de dicho proceso que Huxley presentó en 1943, se centraba exclusivamente en los efectos evolutivos de los ajustes comportamentales realizados por los organismos individuales; y eso dejaba de lado el impacto evolutivo de los ajustes fisiológicos, que Baldwin y Morgan también habían considerado como posibles disparadores del tipo de proceso selectivo por ellos aludido. Pero, pese a esa limitación, el tipo de efecto evolutivo que Huxley atribuyó a los cambios comportamentales no se restringía a la eventual transformación de hábitos adquiridos en instintos heredables. De darse, esa suerte de asimilación genética sería, más bien, solo una forma muy peculiar, y quizá muy improbable (Longa 2005 31; 2009a 1061), de selección orgánica. Conforme Huxley supo verlo y mostrarlo, los cambios en los modos en que los organismos se comportan, al resultar en nuevas interacciones ecológicas, podían contribuir a la configuración de presiones selectivas de muy diversa índole: presiones selectivas que, en la medida en que mediase la debida oferta de variantes hereditarias (Caponi 2014a 115), serían capaces de afectar a toda y cualquier estructura, reacción, capacidad o comportamiento, cuya modificación afectase la eficiencia del viviente en el ejercicio de esas nuevas interacciones. Pero, aunque *La evolución: síntesis moderna* sea el primer lugar en el que se sugiere esa relectura del *efecto Baldwin*, y eso hasta nos autorice hablar del *efecto Huxley*; aún así, para poder comprender bien la naturaleza y el alcance de esa reformulación de las tesis de Baldwin y Morgan, tendremos que ocuparnos de otros autores que, tomando como punto de partida a Huxley, supieron explicar y precisar diferentes aspectos de lo sugerido por este último en 1943. Aludiré, por eso, a las tesis de Bertha Lutz sobre los efectos evolutivos de la *elección de hábitat*, que son un eco temprano de lo propuesto por Huxley; pero más me detendré en el modo en el que Erwin Schrödinger, y sobre todo Karl Popper, presentaron esas ideas. Estos dos autores nos permitirán ver que el *efecto Huxley* anticipó, en cierta medida, la idea de *construcción de nichos*, y también temas como la, hoy muy discutida, *co-evolución gen-cultura*.

2. EL EFECTO BALDWIN

Que el término ‘selección orgánica’ haya sido adoptado como equivalente de lo que después se dio en llamar ‘efecto Baldwin’, es algo que se lo debemos a Morgan (1897) y al propio Osborn (1897). Originalmente, Baldwin (1896a 447) había acuñado esa expresión para denotar solo el punto de arranque del proceso, o *efecto*, al cual después su nombre quedó asociado; y ese punto de arranque era que lo que hoy llamaríamos ‘adaptación fisiológica’ o ‘adaptación ontogenética’: el ajuste o acomodación funcional del organismo a las condiciones de su medio; incluyendo entre esos ajustes al propio comporta-

miento (Baldwin: 1896a 442; 1902b 138; 1902c 151)⁸. Lo que en la literatura actual se denomina ‘efecto Baldwin’ sería una posible repercusión evolutiva de esas adaptaciones fisiológicas u ontogenéticas: en determinadas circunstancias dichos ajustes o acomodaciones podrían propiciar la configuración de ciertas presiones selectivas que conducirían al surgimiento de genuinas adaptaciones evolutivas (Andrade 2009 255).

Puede decirse, por eso, que la selección orgánica, en el sentido original y restringido de la expresión, pertenecería al orden de las causas próximas, al orden de los fenómenos que se verifican en los cambios de estado de los organismos individuales (*cf.* Caponi, 2013 200). Ya el *efecto Baldwin* – o ‘selección orgánica’ en ese sentido más amplio en el que Morgan usó ese término, y que después fue adoptado por el propio Baldwin (1909 17-8), por Huxley (1965[1943] 290), y por los que lo siguieron a este último⁹ – ya se inscribiría en el orden de las causas remotas; que es orden de los fenómenos que se registran en la evolución de los linajes (Caponi 2013 201). Pero creo que para orientarnos en nuestra discusión, la distinción entre la adaptación en sentido evolutivo y la adaptación en sentido ontogenético puede ser más útil que la propia polaridad próximo-remoto que le da fundamento (Caponi 2013; 2014b).

Hoy la distinción entre las dos acepciones del término ‘adaptación’ nos parece clara¹⁰. La adaptación fisiológica u ontogenética es una alteración (morfológica, funcional, o comportamental) que ocurre en un organismo individual como respuesta funcionalmente adecuada a un cambio en su entorno, o en su propio medio interno¹¹. La adaptación evolutiva, por su parte, es un cambio en un estado de carácter que se da en un linaje como resultado de la selección natural¹². Pero en la Biología de fines del siglo XIX, el vocabulario no estaba, ni tan afinado, ni tan estandarizado. Así, para referirse a la adaptación ontogenética, que Spencer (1891[1864] 435) había llamado ‘equilibración directa’ o simplemente ‘adaptación’(Caponi, 2014c, p.55), Baldwin (1896b 552) hablaba de ‘selección orgánica’; mientras que Osborn (1896 787) aludía a eso con el término ‘variación ontogenética’ (Baldwin 1896a 442). Morgan (1896a 739), por su parte, lo hacía con el término ‘modificación’ (Baldwin: 1897 772; 1902c 151); y es para no perdernos en esa confusión terminológica que me parece útil que tengamos presente la distinción contemporánea entre *adaptación ontogenética* y *adaptación evolutiva*.

8 Al respecto, ver: Simpson (1953 111); Crispo (2007 2470) & Andrade (2009 253).

9 Ver: Thorpe (1945 68); Lutz (1948 30); Schrödinger (1983[1958] 27) & Popper (1977[1974] 242).

10 Véase: Abercrombie *et al* (1961 12); Ruse *et al* (1996 7) ; Lincoln *et al* (2009 19) y Caponi (2014b 191).

11 Véase: Sober (1984 204); West-Eberhard (1998 8) & Griffiths (1999 3).

12 Véase: Sober (1984 204); Coddington (1994 56); Futuyma (1998 578); West-Eberhard (1998 8) & Griffiths (1999 3).

El *efecto Baldwin* sería un proceso selectivo por el cual la modificación resultante de una adaptación ontogenética da lugar a una adaptación evolutiva (Andrade 2009 253); sin que para eso medie una transmisión de las características hereditarias como las postuladas por los biólogos neolamarckianos. Para estos últimos, conforme se veía muy bien en el caso de Spencer (1891[1864] 436), lo que hoy llamamos adaptación evolutiva era solo un resultado, un acumulado transgeneracional, de la adaptación fisiológica (Caponi 2014c). Pero, aunque ese fuese el caso de Osborn, lo cierto es que Baldwin y Morgan ya estaban pensando de otra forma (Longa 2005 26). Ambos habían aceptado el neodarwinismo de Weissman (1990[1883]); y apuntaban a un proceso que cupiese en ese marco de referencia. Marco que, en 1896 – dicho sea de paso –, distaba mucho de ser plenamente aceptado (Kellogg 1907; Bowler 1985). Aunque en el algún sentido pueda decirse que el *efecto Baldwin* permite una aproximación entre neolamarckismo y neodarwinismo, por el hecho de reconocer que las adaptaciones del organismo individual desempeñan un papel en la evolución¹³, lo más importante es que la manera en la cual Morgan (1896a 740) y el propio Baldwin (1896a 444) pensaron esa conexión, era puramente seleccionista (Baldwin 1909 21; Morgan 1910 428)¹⁴.

En su forma más simple, general y directa el punto de partida del tipo de proceso selectivo pensado por Morgan y Baldwin sería una población que enfrenta nuevas condiciones ambientales, y en la cual algunos organismos se muestran más aptos o más flexibles que otros para responder a esas nuevas circunstancias o para aprovecharlas mejor (Godfrey Smith 55). Es decir: habría ahí individuos con mayor capacidad que otros para adaptarse fisiológica o etológicamente a esas nuevas circunstancias, generando modificaciones morfológicas, funcionales y comportamentales adecuadas a los nuevos retos u oportunidades. Esa capacidad, o mayor flexibilidad, debía preexistir, por supuesto, al cambio de condiciones; y podemos pensarla como una característica genéticamente heredada que, en las condiciones anteriores al cambio ambiental, no solo no generaba diferencias de aptitud entre los individuos en los que ella estaba presente y los que no, sino que hasta ni siquiera se manifestaba.

Pero, una vez ocurrido ese cambio, los organismos que presentaban esa mayor potencialidad heredada para ajustarse, pasaron a verse beneficiados por las modificaciones de forma, función o comportamiento que ellos, pero no el resto de la población, eran capaces de desarrollar; siendo a esas modificaciones

13 Además de Baldwin (1902b 138) y Osborn (1897 584), así también lo han entendido Simpson (1953 110) y Piaget (1969 98). También: Andrade (2009 255) & Malone et al (2014 304).

14 Así lo han reconocido Poulton (apud Osborn, 1897 585); Simpson (1953 115); Popper (1977[1974] 242); Dennett (1996 323); Turney (1996 135); Andrade (2009 255) & Pigliucci (2010 366).

que se aplica el *efecto Baldwin*. Por su mediación esas modificaciones podrían devenir hereditarias (Morgan 1896 738); aunque quizá sería mejor decir que por su mediación esas adaptaciones ontogenéticas podrían ser sustituidas, o relevadas, por variaciones hereditarias que fuesen sus sucedáneos funcionales; siendo de esperar que, en muchos casos, la configuración de dichos sucedáneos resultase similar a la de sus predecesores no heredables¹⁵. Y aquí también conviene recordar una precisión oportunamente introducida por Mary-Jane West-Eberhard (2003 151): esas variaciones hereditarias no tienen por qué ser pensadas como ocurriendo necesariamente después del cambio ambiental y del surgimiento de las adaptaciones ontogenéticas.

Como ocurre con el caso de las propias variantes más propensas a estas últimas adaptaciones, las variaciones hereditarias que dan lugar a los equivalentes funcionales seleccionables de dichos ajustes ontogenéticos, no tienen por qué ser algo inédito. Lo más simple, por el contrario, es pensar que las mismas formaban parte del repertorio de variaciones que regularmente surgen en un linaje, sin que la selección natural las premie, y hasta incluso las castigue. Pero, al cambiar las circunstancias, y al surgir adaptaciones ontogenéticas que modifican las interacciones de esos seres vivos con el ambiente, las mismas pasan a ser premiadas por la selección natural. Situación que las torna más frecuentes; y, por eso mismo, más visibles. Pensar de la otra manera, considerar que las variantes a ser seleccionadas solo surgen después de la modificación ambiental, sería una forma débil de neolamarckismo de la que no hay evidencia en los escritos de Baldwin y Morgan: sería insinuar que las variantes son, de alguna manera, una respuesta al cambio ecológico.

En realidad, si nos atenemos solo al *orden de las razones*, el primer supuesto del *efecto Baldwin* es que la ocurrencia de cualquier adaptación ontogenética que incremente la aptitud de los individuos de cierto linaje, ya crea condiciones favorables al surgimiento de presiones selectivas tendientes a premiar las variaciones hereditarias que puedan hacer que esas adaptaciones ontogenéticas ocurran de forma más rápida y directa; sin la mediación de estímulos ambientales desencadenantes o sin necesidad de procesos de aprendizaje. De ese modo, lo que primero era un desempeño funcional atribuible a una adaptación ontogenética, pasa después a ser ejercido por una configuración que responde a un estado de carácter resultante de la selección natural; que es lo que se denomina ‘adaptación evolutiva’ (Baldwin 1909 18).

15 Al respecto, ver: Kellogg (209); Simpson (1953 112); Piaget (1978 73); Maynard Smith (1987 761); Suzuki & Arita (2004 58); Lincoln et al (2009 73) & Longa (2009b 48).

En ese caso, como lo explicaba el propio Baldwin (1902b 138): “la especie progresará en la misma dirección inicialmente marcada por las modificaciones adquiridas; y tomará progresivamente, por variación congénita, los mismos caracteres que al inicio eran solo individualmente adquiridos”. Morgan (1900 115), por su parte, hablaba de ‘selección de variaciones coincidentes’; y para él una *variación coincidente* no era otra cosa que una variación que remedaba lo que antes había resultado de una modificación (Morgan 1900 37). Recuérdese, en este sentido, que, para Morgan, esa palabra denotaba el ajuste de un organismo individual a las contingencias de su ambiente. Una modificación era una adaptación ontogenética y una variación coincidente era una variación heredada que reproducía esa adaptación (Baldwin 1909 18).

Sin embargo, tanto en el caso de Baldwin como en el de Morgan, el interés principal estaba en un tipo particular de adaptación o acomodación ontogenética. El foco de ambos, psicólogos al fin, estaba en el comportamiento. Para ellos, el principal interés de la selección orgánica residía en que ella constituía un mecanismo por el cual la conducta habitual podía devenir instintiva (Longa 2009a 1062). “De acuerdo con esta hipótesis”, conforme lo dijo muchos más tarde Gregory Bateson (1973 323-4), usando un lenguaje que ya no era el de Morgan y Baldwin, “el cambio genotípico en un organismo sería comparable al cambio legislativo en una sociedad. El legislador sabio raramente establece una norma de conducta; sino que usualmente se limita a sancionar una ley que antes ya era un uso de la gente”. Pero, esa sanción genética, esa asimilación genética, se daba sin que intervengan factores lamarckianos.

En 1884, George Romanes (1884 180) había vuelto a defender la clásica teoría según la cual un instinto era un hábito devenido hereditario (Malone et al 2014 304): una conducta aprendida cuya repetición habitual la terminaba haciendo hereditaria (Baldwin 1909 9-10)¹⁶. Y, para corroborar el carácter legítimamente darwinista de su posición, el propio Romanes había complementado su libro con un ensayo de Darwin (1884 361), hasta ese momento inédito, en el que esa posición era defendida. Como también había sido defendida en *The descent of man* (Darwin 2004 [1871] 88). Pero, aunque ese punto de vista – si se quiere neolamarckiano – sobre el instinto seguiría siendo defen-

16 Sin nunca dejar de reivindicarse darwinista, George Romanes (1895 150) siempre defendió la transmisión de los caracteres adquiridos, incluso después de la publicación de los escritos de Weissman a ese respecto. En realidad, en los años en los que Huxley (1965[1943] 22) situó el tan mentado eclipse de darwinismo, la división entre un campo neolamarckiano y un campo neodarwiniano fue menos tajante de lo que Bowler (1985) puede hacernos pensar. Piénsese que, aun en 1889, un darwinista militante como Edward Poulton (1908[1889]) podía seguir considerando que la transmisión de los caracteres adquiridos era una cuestión que permanecía abierta.

dido durante mucho tiempo¹⁷, Baldwin (1909 21) y Morgan (1910 428) lo recusaron, prefiriendo esa explicación que aquí estamos examinando. Y es esa forma del efecto Baldwin, la que se refiere al comportamiento, yendo del aprendizaje al instinto, la que más interés ha suscitado¹⁸.

La misma tiene, por otra parte, una particularidad que merece ser destacada: en muchos casos, la conducta aprendida que opera como adaptación ontogénica, puede difundirse en la población por mecanismos de imitación, en el sentido más amplio de la palabra. Así, su aprendizaje no dependerá solo de la experiencia de vida de cada organismo individual, y de su mayor o menor capacidad para integrar el comportamiento exitoso en su repertorio conductual; sino que además de eso, la adquisición del nuevo esquema de comportamiento se verá facilitada por lo que los otros organismos ya aprendieron. Baldwin (1896b 533-6) hablaba de una *herencia social* que contraponía a la *herencia física* (Baldwin 1896a 446; 1902d 65)¹⁹. Esta última era la que preservaba las variaciones que él llamaba ‘congénitas’ o ‘blastogénicas’(Baldwin 1902 151), esas que más tarde serían llamadas ‘genéticas’; y la primera, la herencia social, era la involucrada en lo que él llamaba ‘tradición’: “el traspaso de los hábitos adquiridos de generación en generación, independientemente de la herencia física”(Baldwin 1902c 151). Y era claro que esa forma de herencia tenía implicaciones evolutivas (Andrade 254).

Al facilitar el acceso al nuevo esquema comportamental, por el hecho de ahorrarles a los individuos el tener que aprenderlo todo por sí mismos, la herencia social contribuía a configurar y a intensificar presiones selectivas que actuarán en pro de cualquier modificación hereditaria que facilitase el aprendizaje de ese comportamiento e incrementase la eficiencia en su realización. Si en un mundo darwiniano, donde impera la lucha por la vida, muchos aprenden a hacer lo conveniente; más razones hay para hacer eso mejor y antes. Por eso, el hecho de que un comportamiento ventajoso pueda preservarse en el repertorio comportamental del linaje y pueda ser aprendido por imitación, no tiene por qué ir en desmedro de la ventaja que puede implicar aprenderlo con mayor rapidez.

17 Véase, por ejemplo, la explicación de los comportamientos migratorios dada por Arthur Thomson (1926 284) en *Problems of bird-migration* (Caponi 2014d 20-1).

18 Véase: Huxley (1965[1943]); Thorpe (1945); Lutz (1948); Schrödinger (1983[1958]); Popper (1974[1971]); Piaget (1977); Hinton & Nowlan (1987); Maynard Smith (1987); Turney (1996); Deacon (2003); Dennett (2003); Depew (2003); Downes (2003); Godfrey-Smith (2003); Gottlieb (2003); Griffiths (2003); Suzuki & Arita (2004); Longa (2006; 2009a; 2009b); Yamauchi & Hachimoto (2010); Young (2013) y Corning (2014).

19 Véase: Depew (2003 7); Griffiths (2003 198); Andrade (2009 254); Yamauchi & Hachimoto (2010 284) & Young (2013 358).

Por el contrario, en un contexto así, los que demoren en aprender, pueden terminar muy mal; y quizá nada sea más seguro en ese caso, que ya *nacer sabiendo*, o casi. Por otra parte, al alcanzar a la propia capacidad de imitación (Blackmore 2000 174), los cambios en la herencia física que de allí resultasen, tendrían consecuencias que trascenderían lo atinente a la conducta efectivamente imitada: un incremento en la capacidad de imitación facilita el aprendizaje de otros esquemas conductuales, su difusión en la población, y su incorporación al patrimonio de la herencia social. La herencia social, podemos entonces decir, potencia y diversifica al *efecto Baldwin*. Con todo, al pensar de ese modo, ya estamos yendo un poco más allá de Baldwin y Morgan: estamos comenzando a rozar el *efecto Huxley*. Y es mirando en esa misma dirección que también cabe observar que, cuando se piensa en innovaciones comportamentales, el esquema del *efecto Baldwin* puede prescindir de la suposición de una situación inicial en la que ocurre un cambio ambiental que exige nuevas acomodaciones por parte de los organismos de la población afectada.

Si hablamos de seres vivos con un sistema cognitivo relativamente complejo, se puede esperar que ellos modifiquen, inventen o descubran patrones de conducta con independencia de cualquier cambio significativo en su ambiente. Siendo que, si esa innovación comportamental es funcionalmente ventajosa, y posible de integrarse en el acervo de la herencia social; entonces, las condiciones para la ocurrencia del *efecto Baldwin* se darán de la misma forma que en la situación suscitada por un cambio ambiental. En este otro caso, también podrán surgir presiones selectivas favorables a cualquier variación ‘congénita’ que facilite la adopción, y un ejercicio más eficiente, de la innovación comportamental surgida. Y entre esas variaciones congénitas podrían estar algunas que minimicen la propia necesidad de aprendizaje e imitación. Insisto, sin embargo, que estas consideraciones ya están anticipando lo que llamaré ‘efecto Huxley’.

3. LA ASIMILACIÓN GENÉTICA

Pero, antes de entrar en ese asunto, quiero hacer algunos comentarios sobre la relación que existe entre el *efecto Baldwin* y lo que Waddington (1961 93) llamó ‘asimilación genética’. En mi exposición estoy homologando esas dos nociones; y aunque eso ciertamente no tiene nada de original, siendo en realidad lo más usual²⁰, lo cierto es que existen opiniones contrarias a dicha

20 Ver: Simpson (1953 110); Waddington (1960 390); Popper (1974[1965] 227 n.57); Piaget (1978 73); Hinton & Nowlan (1987 496); Ansel (2000 307); Suzuki & Arita (2004 58); Gortlieb (2003 21); Depew (2003 195) & Lincoln et al (2009 3).

homologación²¹. Opiniones que merecen ser consideradas; y, para hacerlo, hay que tener presente la forma en que Waddington presentó ese concepto: resaltando, en primer lugar, que él, inversamente a lo hecho por Baldwin y Morgan, lo hizo pensando más en adaptaciones ontogenéticas que envolviesen cambios en tejidos y órganos, dando después lugar a adaptaciones evolutivas de tipo morfológico (Wilkins 28). Diferentemente de Baldwin y Morgan, Waddington no se ocupó del caso de ajustes comportamentales que pudiesen dar lugar a instintos heredables. En ese sentido, el resultado experimental más emblemático que Waddington (1960 90-1) obtuvo sobre la asimilación genética tuvo que ver con el ajuste fisiológico de larvas de *Drosophila* que se desarrollaban en medios de alta salinidad.

Ese ajuste requería ciertas alteraciones ontogenéticas que, en la descendencia de las moscas expuestas a esa intervención experimental, comenzó a ser producido con independencia de la exposición a medios de alta salinidad. Pero, diferentemente de Paul Kammerer, que intentó explicar de forma neolamarckiana lo que ocurría con las almohadillas nupciales del sapo partero (*Alytes obstetrician*) cuando obligado a aparearse en agua (Bateson 1913 201; Koestler 45); Waddington encuadró esa asimilación de una forma estrictamente seleccionista:

Ciertas condiciones propician una adaptación fisiológica. Si esas condiciones se mantienen puede aparecer una presión selectiva a favor de una mayor capacidad para desenvolver esa adaptación. Pero esa misma presión puede acabar favoreciendo cualquier variante hereditaria que genere ese mismo fenómeno independientemente de que se den o no las condiciones que antes disparaban la adaptación fisiológica. (1961 4).

Es verdad, de todos modos, que la idea de asimilación tal cual Waddington la presenta, tiene algunas notas que están ausente en el caso de Baldwin y Morgan (Hall 2003 147; Longa 2009a 1061). Víctor Longa (2005 22) habla, incluso, de dos formas de asimilación; y creo que está justificado. En Waddington, la variación hereditaria capaz de suplir el ajuste ontogenético está de alguna forma ya aprestada, como en las gateras, para esa contingencia (cf. Longa 2005 32). Ella, según Waddington (1961 64-5) lo sugería, podía formar parte de un repertorio ya prefijado de variaciones genéticas que no se manifestaba fenotípicamente debido a la propia canalización de la ontogenia (Wilkins 24-7; Andrade 270-2). Una canalización que se desviaba, permitiendo la manifestación de dicha variación, en virtud de las mismas condiciones ambientales que

21 Por ejemplo: Turney (1996 136); West-Eberhard (2003 152) & Crispo (2007 2474).

habían promovido el ajuste ontogenético (Wilkins 28; Andrade 285). Puede decirse, en este sentido, que la forma en que Waddington piensa la asimilación genética prescinde de esa apuesta a una coincidencia demasiado feliz entre las contingencias de la relación organismo-ambiente y los azares de la variación genética, que sí está presente en el caso de Baldwin y Morgan (Andrade 276).

Uno podría imaginarse un proceso selectivo que configuró un genotipo dual, cuyas alternativas son adecuadas a dos entornos diferentes a los que el linaje en evolución suele quedar sometido a lo largo de su historia evolutiva; y que dichas alternativas están configuradas y articuladas para actualizarse, o no, en virtud de las mismas condiciones que determinan su conveniencia ecológica (Andrade 276). Por lo mismo, los casos en que la asimilación a la Waddington puede ocurrir, están predeterminados por la historia del linaje. Lo cierto, sin embargo, es que todo ese dispositivo, que podría formar parte de los mecanismos de variación dirigida aludidos por Eva Jablonka y Marion Lamb en *Evolution in four dimensions* (Jablonka & Lamb 100), no está presente, ni siquiera vagamente vislumbrado, en los razonamientos de Baldwin y Morgan. Pero, lo que sí está presente en ambos casos es la ocurrencia de una pérdida de plasticidad. En un momento inicial, la variante morfológica o comportamental puede darse, o no, dependiendo de la presencia o ausencia del estímulo adecuado. Después, cuando el ciclo se completa, esa posibilidad se pierde, y la forma variante comienza a aparecer aunque el estímulo, antes crucial, ya no esté presente. En ambos casos ocurre lo que Gregory Bateson (1980 135) supo describir como la pérdida de una opción.

El sapo partero, si se apareaba en tierra, que es lo habitual en su especie, no generaba almohadillas nupciales. En cambio, si por alguna contingencia lo hacía en el agua, como los demás sapos, sí las generaba: “tenía una opción” (Bateson 1980 135). Pero después de algunas generaciones forzadas a aparearse en el agua, también las generaron en tierra: esos sapos, antes flexibles, perdieron una opción. Hubo allí una pérdida de lo que se denomina ‘plasticidad’: “La capacidad de un organismo para reaccionar a un estímulo ambiental interno o externo, sea cambiando de forma, de estado, moviéndose, o alterando su tasa de actividad” (West-Eberhard 2003 33). Y es esa pérdida de plasticidad que Mary-Jane West-Eberhard (2003 25) considera propia de la asimilación genética, pero ausente en el *efecto Baldwin*. En ambos casos, dice ella, se parte de cierta plasticidad fenotípica. Pero, en el caso de la asimilación, la plasticidad disminuye, y en el caso del *efecto Baldwin*, aumenta (West-Eberhard 2003 151). Por eso, conforme argumenta Erika Crispo (2007 2476) siguiendo a West-Eberhard, el *efecto Baldwin* será favorecido cuando el premio a la plasticidad supere su costo. La asimilación genética ocurrirá cuando se cumpla lo inverso.

La plasticidad, en efecto, tiene costos (Longa 2005 29): el funcionamiento y la manutención de los mecanismos sensorios y de regulación que son necesarios para los ajustes fisiológicos, tanto cuanto los procesos de aprendizaje involucrados en los ajustes comportamentales, pueden implicar demoras, que pueden ser fatales, y exigir dispendios de energía que pueden ser insustentables (Pigliucci 2001). No obstante eso, tampoco deja de ser cierto que hay muchos casos en donde la preservación de la flexibilidad puede ser ventajosa (Sober 1994). Piénsese en cualquier mecanismo que tenga que responder a un abanico muy amplio y variado de contingencias ambientales. En casos así, según West-Eberhard y Crispo, la flexibilidad que está en el punto de arranque del *efecto Baldwin* sería premiada, y hasta incrementada, por la selección natural.

Entiendo, sin embargo, que, en el contexto de nuestra discusión, conviene distinguir entre el desarrollo posible, fértil y legítimo de una idea, de aquello que efectivamente fue sostenido cuando esa idea fue inicialmente propuesta. West-Eberhard (2003 24) sostiene que el *efecto Baldwin* “no implica que la respuesta ventajosa devenga genéticamente determinada o asimilada”: dicho efecto “solo implica que la habilidad para producir la respuesta devenga más común o se fije por cambio genético” (West-Eberhard 2003 25); y la capacidad de aprender, como ella lo subraya, es una forma de plasticidad (West-Eberhard 2003 163). Pero esa versión del *efecto Baldwin*, que también preconizan Daniel Dennett (1996 323), Peter Turney (135), Susan Blackmore (174); Goffrey-Smith (54) y Érica Crispo (2475) se aparta significativamente de la enunciada en 1896. El modo de razonar de Morgan y Baldwin suponía, es verdad, un premio a la capacidad de aprender o de ajustarse en el inicio del proceso (Longa, 2009b 48). Pero el punto hacía el cual el proceso finalmente convergía era una fijación: una pérdida de flexibilidad.

Así, si solo hablamos del *efecto Baldwin* en relación a comportamientos, podemos decir, junto con Victor Longa (2005 28), que “el segundo paso, y decisivo” de dicho proceso, si pensado estrictamente a la manera de Baldwin y Morgan, siempre es “una asimilación genética, por la cual el mecanismo plástico de aprendizaje para el rasgo fenotípico en cuestión es reemplazado por otro mecanismo no plástico sino rígido, basado en la herencia. De ahí que la esencia del *efecto Baldwin* consista en que “lo aprendido se convierte en innato”. En este sentido, puede entenderse que Mayr (1963 611) haya criticado a Baldwin por presuponer que la rigidez fuese siempre superior a la plasticidad; y también se puede acordar con él cuando recurre a las tesis de John Thoday (1953 99; 1966 193) para insistir sobre el posible valor funcional de la flexibilidad adaptativa (Mayr 1963 612).

No dudo, por eso, de que Dennett, Turney, West-Eberhard, Godfrey-Smith y Crispo pensaron correctamente: en una situación como la concebida por Baldwin y Morgan, lo que se habrá de premiar con éxito reproductivo es la facilidad, la capacidad o la eficiencia para producir esa reacción o respuesta que se mostró ventajosa; y esa facilidad, capacidad o eficiencia, puede darse de muchas maneras: la asimilación genética, sería solo una posibilidad. Una posibilidad que implica costos que en algunos casos, pueden ser excesivos. Pero, insisto, ese no fue el modo de pensar de Baldwin y Morgan. En realidad, esos autores razonaron de un modo más semejante al seguido por Huxley, pasando en limpio lo que Baldwin y Morgan apenas pudieron entrever en 1896; y creo que lo mismo vale para Jacy Young (2013 357) y Peter Corning (2014 244).

4. EL EFECTO HUXLEY

La primera referencia que Julian Huxley hace en *La evolución: la síntesis moderna*, a las ideas de Morgan y Baldwin sobre selección orgánica, viene a cuento de los trabajos de William Thorpe (1939 432) sobre la posibilidad de manipular y desviar experimentalmente las preferencias alimentarias de los insectos, interviniendo directamente en el ambiente en el que se desarrollan las larvas (Huxley 1965[1943] 289). Huxley está discutiendo la temática de la especiación; y los resultados de Thorpe le sirven para corroborar la posibilidad de un proceso de especiación simpátrica motorizado por divergencia en preferencias alimentarias que obedecen a contingencias ambientales, no genéticas, que producen aislamiento entre sub-linajes de una misma población. Según Huxley (1965[1943] 290), esos resultados de Thorpe ratificaban el “principio de selección orgánica enunciado por Baldwin y Lloyd Morgan”; el cual Huxley explicaba así:

Las modificaciones repetidas cierto número de generaciones pueden servir como primer paso en el cambio evolutivo, no por quedar impresas sobre el plasma germinativo, sino por mantener a la raza en un medio donde las mutaciones que tienden a la misma dirección serán seleccionadas e incorporadas a la constitución. El proceso simula el lamarckismo pero, en realidad, consiste en la sustitución de modificaciones por mutaciones. (Huxley 1965[1943] 290).

Huxley consideraba que la divergencia en preferencias alimentarias, si ecológicamente premiada, puede mantenerse a lo largo de varias generaciones, aunque sea causada por contingencias ambientales; y esa situación puede perdurar hasta que una variación genética fije dicha preferencia. Ocurrido eso, el aislamiento producido por la preferencia alimentar devendría irreversible; y la situación de ahí resultante sería análoga a la que ocurre cuando una serie de

variaciones genéticas puede hacer biológicamente irreversible un aislamiento entre dos poblaciones que originalmente había sido meramente geográfico. Así, al pensar de esa manera, Huxley, integraba las tesis de Thorpe, y las de Baldwin y Morgan, junto con algunas ideas sobre la elección de hábitat como factor de aislamiento, que Mayr (1942) había enunciado, un año antes, en *Systematics and the origin of species*.

Mayr (1942 246) mencionaba ahí que Charles Elton (1927 39-43) y Allister Hardy (1938 139-41) ya habían dicho sobre la importancia de las preferencias de los animales en la delimitación de sus hábitats. Elton había señalado la importancia de esa relación desde un punto de vista más estrictamente ecológico; y Hardy (1938 139) subrayó las consecuencias evolutivas que eso podía acarrear: “si la selección es un factor de importancia en la evolución de la raza, y el ambiente, tanto físico cuanto animado, es el selector; entonces el hecho de que el individuo tenga algún poder en la elección de su propio ambiente, deberá tener consecuencias en el proceso evolutivo”. Lo que Huxley hace en ese párrafo de *La evolución: la síntesis moderna*, es mostrar cómo era que el *efecto Baldwin* podía mediar en la producción de esos efectos evolutivos de las preferencias de hábitat (cf. Thorpe 1945 67-8).

Pero, aunque en ese razonamiento de Huxley ya hubiese una aplicación indudablemente original de las ideas de Morgan y Baldwin, una aplicación a los procesos de divergencia filética que estos últimos no previeron, su modo de pensar no va más allá de ese esquema general en donde lo que inicialmente aparece como la respuesta o reacción de un organismo individual, o de un grupo de organismos individuales, acaba integrado en el acervo genético del linaje. Como lo volvería hacer en 1960, ahí Huxley considera a la ‘selección orgánica’ como a una simple asimilación hereditaria de la acomodación ontogenética (Huxley 1960 15); que es algo que ya estaba en los escritos de 1896. Lo verdaderamente novedoso solo va a aparecer, aun en *La evolución: la síntesis moderna* pero unas cuantas páginas más adelante, cuando “el principio de Baldwin y Lloyd Morgan de la selección orgánica” (1965[1943] 498) vuelve a ser citado, no ya como posible explicación de algunos procesos de especiación, sino como posible explicación de algunos procesos de adaptación.

Huxley reitera, en esa segunda mención de la selección orgánica, que dicha forma de selección puede simular un ‘proceso lamarckiano’ (Huxley 1965[1943] 498); y afirma que ese “principio es tan importante que es raro que haya sido tan descuidado por los evolucionistas” (Huxley 1965[1943] 499). Lo interesante, sin embargo, está en la explicación que se da de la idea: solo es ligeramente distinta de la anterior; pero apunta en una dirección realmente nueva. Huxley dice que, según Baldwin y Morgan:

Un organismo puede al principio adaptarse a un nicho ecológico tan solo por el comportamiento (sea genético o puramente habitual) y por cualquier modificación consiguiente no heredable, después de lo cual, las mutaciones para el tipo de cambio estructural más apropiado a la forma particular de vivir tendrán más probabilidades de ser seleccionada. (1965[1943] 498).

De entrada, puede llegar a pensarse que Huxley solo insiste en lo ya dicho unas páginas atrás; pero lo cierto es que ahí, él ya está pensando de una forma que difiere significativamente de la de Morgan y Baldwin. Primero, el esquema de Huxley está necesariamente centrado en cambios etológicos: básicamente preferencias; y quizá alguna nueva habilidad. Pero, además de eso, lo más importante es que, para él, esa innovación puede ser tanto ‘genética’ cuanto ‘adquirida’. Para Baldwin y Morgan, recordémoslo, siempre se trataba de algo aprendido, o ‘adquirido’; y la diferencia es importante porque muestra que Huxley no está pensando en la asimilación genética de lo antes adquirido o aprendido. Su asunto es otro: su tema es cómo una nueva habilidad, o una nueva preferencia, sustentable, viable, quizá ventajosa, independientemente de cuál sea su origen, puede implicar en el delineamientos de nuevas presiones selectivas tendientes a premiar cualquier modificación morfológica, o incluso también comportamental, que optimice esa habilidad o permita atender mejor esa preferencia.

En 1946, volviendo sobre el tema de “Funes, el memorioso” (Borges 1980[1944]), Borges (2001[1946]) escribió que la memoria, debidamente ayudada por el olvido, siempre puede simplificar y estilizar las cosas; y creo que algo de eso le pasó a Huxley con el efecto Baldwin. Su versión de la selección orgánica no es fiel a la original: por un lado, esa versión simplifica la noción, porque solo la refiere a comportamientos y a preferencias; pero también la estiliza y la mejora, porque los efectos del cambio registrado en los organismos individuales son pensados de una forma más amplia y que no exige la mediación, como partícipes necesarios, de esas demasiado oportunas variaciones coincidentes supuestas por la asimilación genética. Huxley, entretanto, no llegó a explicar eso con la debida claridad; quien tuvo el mérito de hacerlo fue un físico: Erwin Schrödinger. Fue en una de las ‘Conferencias Tarner’, que este último dictó en el Trinity College de Cambridge hace sesenta años: durante el mes de octubre de 1956. Dos años después, las mismas dieron lugar al libro *Mente y materia* (Schrödinger).

Es en la segunda de esas conferencias, la que en el libro aparece bajo el título de “El futuro de la comprensión”, que Schrödinger (27), sin referirse ni a Morgan ni a Baldwin, recupera el concepto de selección orgánica, atribuyéndoselo exclusivamente a Huxley. Schrödinger quiere mostrar que el aprendizaje puede guiar la evolución promoviendo cambios morfológicos que faciliten el

ejercicio de los nuevos patrones comportamentales. Pero quiere hacer eso sin recurrir a una explicación fundada en la transmisión genética de las modificaciones producidas por el uso y desuso de los órganos. La selección orgánica sería la explicación estrictamente darwinista de ese *lamarckismo simulado* (Schrödinger 29) con el que ahí nos encontramos (Schrödinger 30); y el uso de esa expresión de Huxley muestra muy bien la dirección en la que Schrödinger está pensando. En un linaje de sapos parteros obligados a aparearse en el agua, cualquier modificación morfológica que facilite esa nueva forma de comportamiento reproductivo, será selectivamente premiada; sin que eso exija que esas modificaciones aparezcan antes como adaptación fisiológica, y sin que eso lleve a que ese nuevo comportamiento se vuelva instintivo.

Uno puede imaginarse, además, que al descender de sapos que copulan en el agua y que están dotados de almohadillas nupciales, la aparición en el sapo partero de variaciones vinculadas a la aparición de esa configuración, no debe ser algo muy raro. Incluso en linajes que copulen en tierra. No es, por eso, que el nuevo modo de vida estimule esas variaciones, sino que simplemente las retiene. Pero aunque ahí no haya otra cosa que *variación a ciegas y retención selectiva* (Campbell 203), el proceso completo parece ajustarse a un relato neolamarckiano: de ahí la idea de un *lamarckismo simulado*. Lo que ocurre, es que el proceso selectivo está pautado, regido, por una novedad comportamental. Es a partir de dicha novedad que los premios y castigos en términos de éxito reproductivo pasan a ser distribuidos. Y lo cierto es que las cosas no podrían ser de otro modo: “no se puede tener alas eficaces sin intentar, volar” (Schrödinger 33). Es decir: sin algún comportamiento de locomoción que incluya el aleteo, no habría presiones selectivas que puedan premiar variantes hereditarias más eficientes en el desempeño de esa función; y así mal podría llegarse hasta una estructura apta para el vuelo.

Recuperando una línea de razonamiento que remonta a Lucrecio, materialistas franceses como Maupertuis, Diderot y Étienne Geoffroy-Saint Hilaire, llegaron a pensar que la morfología era la que, *grosso modo*, imponía el modo de vida a cada familia de seres vivos; siendo el cambio morfológico el que conducía al cambio de función (Caponi 2016a 97-9; 2016b 11-2). Pero ellos mismos entrevieron que sin la influencia del uso y el desuso, no se podía explicar el fino ajuste de estructura y función que se registraba en los seres vivos; y acudieron a la transmisión de los caracteres adquiridos para complementar su posición (Caponi 2016a 100-3; 2016b 12-3). Ellos, claro, no habían llegado ni de cerca a la idea de selección natural; y lo que Schrödinger nos deja ver es cómo, por la mediación del comportamiento, la selección natural podía explicar la más fina sintonía entre estructura y función, sin tener que pedir ningún auxilio a los llamados efectos lamarckianos.

La selección natural, decía Schrödinger (29), “sería débil para producir un órgano nuevo si no recibiera ayuda continua del organismo, por hacer este uso apropiado de aquél”. Pero importa subrayar que en ese lamarckismo simulado, en el cual el organismo no deja de tener un papel crucial, y en el cual el cambio morfológico va a la saga del cambio etológico (Popper 1974[1961] 255; Corning 2014 244), el comportamiento solo opera como factor evolutivo en la medida en que contribuye a la configuración de una presión selectiva (Piaget 1977 30): el comportamiento no aparece como un factor concomitante a la presión selectiva; sino como un elemento constitutivo de esa presión. Por eso, al definir las presiones selectivas, el comportamiento y las preferencias pueden guiar la evolución en virtud de sus propias exigencias; sin que medie la transmisión hereditaria de las modificaciones ontogenéticas por ellos producidas. Si, obligado por las circunstancias, un linaje de okapis desarrolla el hábito de ramonear en las hojas más altas de los árboles, y ese hábito se mantiene por ‘herencia social’, por imitación, a lo largo de generaciones; entonces, los individuos que nazcan con cuellos un poco mayores tendrán ventaja sobre los otros. Así, con el tiempo, todo el linaje tomará aires de jirafa.

Hay que decir, sin embargo, que antes que Schrödinger nos dejase en claro la novedad del *efecto Huxley*, este ya había sido considerado por Bertha Lutz. En su artículo *Ontogenetic evolution in frogs* (1948), que estaba basado en observaciones de campo hechas en conjunto con Joaquín Venancio y con su padre, Adolpho Lutz (Lutz, 1948 29), ella retoma la interpretación que Huxley propone de Morgan y Baldwin, de los que solo cita las referencias que a ellos se hace en *La evolución: la síntesis moderna*; para así explicar los efectos evolutivos de la elección de hábitats en diferentes especies de ranas. Pero Lutz no se limita a pensar en los términos en que Huxley había considerado esa cuestión puntual. Este, como lo señalé poco más arriba, cuando se refiere a la elección de hábitats, piensa en la selección orgánica como si fuese la simple y directa asimilación genética de la preferencia que motiva esa elección. Lutz, en cambio, que también conoce lo que Mayr (1942 246) había dicho sobre la elección de hábitats en *Systematics and the origin of species* (Lutz, 1948 32), piensa en las diferentes presiones selectivas, actuantes sobre diferentes estados de caracteres, que pueden derivar de esa elección.

Es decir: ella pasa a pensar el efecto de la elección de hábitats teniendo en cuenta la versión de la selección orgánica que Huxley (1965[1943] 498) esboza cuando se refiere al problema de la adaptación; y no al problema de la especiación (Lutz 1948 30). Su idea es que la elección de hábitats, no solo generará aislamiento; sino que además, al resultar en diferentes interacciones ecológicas, también podrá llevar al surgimiento de presiones selectivas que premien modificaciones morfológicas, y hasta alteraciones en los ritmos y etapas de la ontogenia, que

sean ventajosas bajo esas nuevas condiciones. Así, al pensar de esa manera, Bertha Lutz también anticipa el modo en el que Mayr va a tratar la relación entre comportamiento y evolución en *Animal species and evolution* de 1963.

Mayr (1963 604) dice ahí que: “un desplazamiento hacia un nuevo nicho o zona adaptativa se inicia, casi sin excepción, por un cambio de conducta. Las otras adaptaciones a un nuevo nicho, particularmente las estructurales, se adquieren en segundo término” (Gottlieb 2003 17). Es por ese modo de pensar que los teóricos de la construcción de nichos consideraron a Mayr, junto con Schrödinger, como uno de sus precursores (Odling-Smee *et al* 2003 28-9); y esa vinculación entre Schrödinger y Mayr, que es totalmente legítima, es muy importante para el análisis conceptual: pone en evidencia la distancia que hay entre el *efecto Baldwin* y el *efecto Huxley*. Mayr (1963 610-1) no veía con gran simpatía al primero; porque la asimilación genética del hábito le sonaba a criptolamarckismo (*cf.* Depew 2003 17). Pero sí podía pensar de una forma semejante a la de Bertha Lutz, Erwin Schrödinger y Julian Huxley: considerando al comportamiento como un delineador de presiones selectivas.

5. POPPER TOMA LA PALABRA

No hay duda de que el *efecto Huxley* alude a elementos pertinentes a ese conjunto de fenómenos que, con alguna equivocidad, ha quedado englobado bajo el rótulo, hoy muy a la moda, de la *construcción de nichos* (Odling-Smee *et al* 2003): las presiones selectivas no son independientes del modo en que los seres vivos encaran, y en cierto modo escogen, sus interacciones con el medio. Pero, si hay un autor en donde esa afinidad queda clara, ese es Karl Popper. Partiendo de Erwin Schrödinger²², pero sin dejar de percibir, y de señalar, las vinculaciones que lo dicho por este último tenía con las ideas ya antes formu-

22 *Cf.* Popper (1974[1961] 246]). Privilegio la referencia a Schrödinger en virtud de los términos en los que Popper alude al *efecto Huxley* y por otros detalles que también inducen a pensar que *Mente y materia* había sido el punto de partida de sus reflexiones. Popper (1977[1974] 181), además, mantenía un contacto regular con Schrödinger desde fines de la década de los cuarenta. Es claro, por otra parte, que Popper no había leído *Evolución: la síntesis moderna* de Huxley; porque, aun cuando llegó a mencionar a este último como una de las referencias de sus tesis sobre la relación entre comportamiento y evolución, finalmente puso en duda esa atribución: Peter Medawar le habría dicho que la misma era dudosa (Popper, 1974[1961] 246 n11). Si eso fue así, si realmente Medawar le dijo eso, Popper solo pudo prestarle atención por no haber leído a Huxley. Caso contrario, hubiese visto que, en lo que atañe a sus propias tesis y a las de Schrödinger, Huxley era una referencia más clara que Baldwin, Morgan o Thorpe.

ladas por James Baldwin²³, Cowny Lloyd Morgan²⁴, Alister Hardy²⁵, William Thorpe²⁶, Bertha Lutz²⁷ y Conrad Waddington²⁸, Popper afirmó que:

Toda innovación comportamental realizada por el organismo individual cambia la relación entre ese organismo y su ambiente; pues conduce a la adopción o incluso a la creación por el organismo de un nuevo nicho ecológico. Pero un nuevo nicho ecológico significa un nuevo conjunto de presiones de selección, que operan a favor del nicho escogido. Así el organismo mediante sus acciones y preferencias, en parte, selecciona las presiones de selección, que actuarán sobre él y sus descendientes. De ese modo, puede influir activamente en el curso que adoptará la evolución²⁹. (1977[1974] 242)

Popper (1974[1968] 143), además, también gustaba de subrayar la simulación del lamarckismo que Huxley y Schrödinger habían visto en ese inevitable protagonismo evolutivo de las preferencias y comportamientos del viviente individual. Recuperando la distinción entre *procesos instructivos* y *procesos selectivos*, que Peter Medawar (1961 122) había tomado de Joshua Lederberg (1958 398), Popper (1974[1961] 246-7) decía que la evolución de las estructuras adaptativas era un proceso meramente selectivo que daba la apariencia de ser un proceso instructivo: en él las exigencias del medio parecían guiar, o instruir, el surgimiento de las variantes, en lugar de solo filtrar las inconvenientes, reteniendo o seleccionando las más convenientes. Siendo que en los casos en los que el propio comportamiento definía las reglas de selección, ese espejismo instructivista, esa ilusión neolamarckiana se reforzaba (Popper 1977[1974] 226).

Pero, la mejor explicación que Popper llegó a dar de lo que yo estoy llamando *efecto Huxley*, la encontramos en la parte sexta del capítulo P1 de *El yo y su cerebro* (Popper & Eccles, 1982[1977])³⁰. La misma se intitula “La evolu-

23 Popper 1974[1961] 246; 1977[1974] 242.

24 Popper 1977[1974] 242 n292.

25 Popper 1977[1974] 242 n292.

26 Popper 1977[1974] 242 n292.

27 Popper 1974[1965] 226 n54

28 Popper 1974[1965] 227 n57.

29 Aquí estoy citando *Búsqueda sin término: una autobiografía intelectual* (2011) de Popper. Pero esas tesis ya habían aparecido en “Sobre nubes y relojes”, que es en donde Popper (1974[1965] 226 n54) las vincula con la selección de hábitat de Bertha Lutz; y también en “El prometedor monstruo comportamental” (Popper (1974[1971] 259).

30 *El yo y su cerebro* se compone de tres partes. La primera es la escrita por Popper; y sus capítulos se enumeran del P1 al P6. La segunda es la escrita por John Eccles; y sus capítulos se enumeran del E1 al E8. La tercera la integran doce diálogos entre ambos autores.

ción orgánica” (Popper 1982[1977] 13-15), que es un eco distorsionado de la expresión efectivamente usada por Baldwin y Morgan: “selección orgánica”; y, aunque Schrödinger, ya no sea mencionado ahí, y en su lugar se cite a Baldwin y Morgan, ese desliz verbal puede indicar que Popper no leyó los trabajos de estos últimos y que su reflexión estaba exclusivamente motivada por la lectura de *Mente y materia* y también por el libro de Alister Hardy, *The living stream*, que sí es citado (Popper, 1982[1977] 13 *nl*).

Eso, sin embargo, no es demasiado importante; porque el interés de esos pasajes de *El yo y su cerebro* reside, justamente, en el desarrollo que Popper hace de las tesis de Huxley y Schrödinger; y no en el hecho de ajustarse o no, a lo que Morgan y Baldwin habían pensado en el siglo anterior.

Popper (1982[1977] 13) dice ahí que “la selección natural se considera a menudo como el resultado de una interacción entre el ciego azar que trabaja desde dentro del organismo (mutación) y las fuerzas externas sobre las que el organismo no tiene influencia alguna”; asumiendo, entonces, que “los objetivos y las preferencias del organismo no parecen tener lugar si no es como producto de la selección natural”. Pero, según él mismo nos dice, si la teoría darwiniana es correctamente entendida, se puede ver que eso no es así; y que fenómenos tales como un cambio en las preferencias alimentarias de un animal, pueden tener efectos evolutivos importantes, aunque ellos no se deban a factores hereditarios, y sí a búsquedas deliberadas o al más simple mecanismo de ensayo y error.

Es que, sea cual sea su causa, ese cambio en las preferencias alimentarias “equivale a cambiar el medio”; porque, por su mediación, “nuevos aspectos del medio asumen un nuevo significado biológico (ecológico)” (Popper 1982[1977] 13). Y “de ese modo, las preferencias y habilidades individuales pueden llevar a la selección e incluso a la construcción de un nuevo nicho ecológico por parte del organismo” (Popper 1982[1977] 13).

Es decir, por la mediación de una acción individual:

El organismo puede elegir, como si dijéramos, su medio; y de ese modo puede exponerse y exponer a sus descendientes a un nuevo conjunto de presiones selectivas características del nuevo medio. Así, la actividad, las preferencias, la habilidad y las idiosincrasias del animal individual pueden influir indirectamente sobre las presiones selectivas a las que está expuesto y con ello pueden influir sobre el resultado de la selección natural. (Popper 1982[1977] 13-4).

El más célebre ejemplo de proceso evolutivo, le viene aquí a Popper como *anillo al dedo*:

Según Lamarck, la preferencia por ramonear entre las ramas más altas de los árboles, llevó a los antecesores de la jirafa a alargar sus cuellos y, a través de la herencia de los caracteres adquiridos, a nuestra jirafa. Según el darwinismo moderno ('la teoría sintética') esta explicación resulta realmente inaceptable, dado que los caracteres adquiridos no se heredan. Con todo, eso no quiere decir que las acciones, preferencias y elecciones de los predecesores de la jirafa no hayan desempeñado un papel fundamental (aunque indirecto) en su evolución. (Popper 1982[1977] 14).

Por el contrario, dichas preferencias y elecciones "crearon un nuevo medio para sus descendientes, con nuevas presiones de selección que son las que han llevado a la selección de los cuellos largos" (Popper 1982[1977] 14). Por eso, "hasta cierto punto se puede decir incluso que a menudo las preferencias resultan decisivas"; porque: "es mucho más probable que un nuevo hábito trófico lleve por selección natural (y mediante mutaciones accidentales) a nuevas adaptaciones anatómicas, que el camino inverso: es decir, que cambios accidentales impongan nuevos hábitos alimenticios, ya que los cambios que no están adaptados a los hábitos del organismo difícilmente habrían de tener un valor positivo en la lucha por la vida" (Popper 1982[1977] 14). Y esto Darwin (1859 183) ya lo había entrevisto cuando afirmó que, dentro de su esquema de pensamiento, tanto podía ocurrir que el cambio de estructura antecediase al cambio de forma, como podía ocurrir lo contrario (Popper 1982[1977] 14).

Pero, por lo menos a primera a vista, parece haber una diferencia importante entre ambas alternativas; y Popper (1974[1971] 259) nos la quiso mostrar: cuando la invención comportamental se anticipa al cambio morfológico, la evolución adaptativa parece poder darse de una manera más directa. Los ensayos por medio de los cuales los organismos detectan y diseñan nuevos esquemas comportamentales ventajosos, suelen ser un procedimiento de descubrimiento más rápido que la selección natural; y, en la medida en que esos descubrimientos contribuyen al delineamiento de nuevas presiones selectivas, puede decirse que ellos encaminan a la evolución por trayectorias que la simple variación ciega de variantes morfológicas seguida de retención selectiva, hubiesen demorado mucho más en descubrir. Creo, incluso, que cuando Dennett (1996 71) habla del *efecto Baldwin* como siendo una genuina *grúa darwiniana*, y no un mágico *guinche celestial*, capaz de conducir por senderos del morfoespacio de acceso dificultoso (Dennett, 2003), él estaba pensado en eso que aquí estoy denominando 'efecto Huxley'.

Según algunos autores lo han sostenido, el *efecto Baldwin* podría ser capaz de acelerar la evolución de los comportamientos instintivos³¹. La idea es que, si una población cualquiera enfrenta condiciones tales que, cierta modificación de sus comportamientos instintivos pasaría a resultar ventajosa para sus portadores, y algunos de los individuos de esa población aprenden un comportamiento análogo al que resultaría de dicha modificación; entonces, más rápidamente surgirán presiones selectivas en favor de cualquier variación genética tendiente a disminuir la exigencia de aprendizaje para la realización de esa conducta, llegándose así hasta el punto de que la misma pueda tornarse instintiva. El aprendizaje de una conducta, conforme ya lo sostenían Morgan y Baldwin, facilitaría y aceleraría su transformación en instinto; sin que ese requiera transmisión hereditaria de los caracteres adquiridos. Pero hay quienes rechazan las evidencias que se aducen a favor de esa confianza en el poder del *efecto Baldwin*³²; y creo que la mayor razón para tomar en serio ese escepticismo radica en la inexplicada conexión entre la invención de una conducta y la disponibilidad de variantes genéticas que tiendan a hacerla instintiva.

Esa dificultad, entretanto, no alcanza al *efecto Huxley*. Si pensamos como Schrödinger y Popper nos convidan a hacerlo, la asimilación genética de la conducta aprendida, sería solo uno de los efectos concebibles de la selección orgánica. Pero, aun si concluyésemos que la coincidencia supuesta en esa asimilación es demasiado improbable como para ser considerada, la línea de razonamiento que ellos nos proponen no se vería afectada. Huxley, Schrödinger y Popper estaban interesados en mostrar que la aparición de un comportamiento o de una preferencia conveniente siempre redundaría en presiones selectivas favorables a cualquier variante hereditaria, morfológica o etológica, que incrementase la eficiencia en la realización de ese comportamiento o que estuviese en consonancia funcional con esa preferencia. Así, si a ciertos okapis les va mejor por el hecho de esforzarse en comer hojas que están un poco más arriba que aquellas que ellos antes comían, y ese comportamiento aprendido se difunde por imitación entre sus pares y descendientes; entonces, cualquier modificación morfológica que facilite ese comportamiento se verá premiada con éxito reproductivo diferencial.

No es que la selección natural vaya a transformar esa nueva conducta en instinto; sino que ella va a premiar cualquier otra modificación que la facilite e incremente la eficiencia con la que la misma es realizada. Pequeñas variaciones que redunden en patas y vértebras cervicales un poco más largas, si eso

31 Por ejemplo: Hinton & Nowlan (1987); Maynard Smith (1987) & Suzuki & Arita (2004).

32 Por ejemplo: Robinston & Dukas (1999); Ancel (2000); Santos *et al* (2015) & Longa (2009a).

no conlleva alguna desventaja muy grande en algún otro sentido, ciertamente serán premiadas con éxito reproductivo; y lo mismo vale para variaciones que lleve a cambios en la estructura muscular que sean armónicos con esos elongaciones óseas. Y todo eso parece mucho más probable que la disponibilidad de variaciones hereditarias que tiendan a generar el sucedáneo instintivo de una conducta antes inexistente. En el caso del *efecto Huxley*, se trata de variaciones que afectan estructuras ya existentes y seguramente ocurrían antes de la invención comportamental; aunque, sin esta última, resultaban contraproducentes o indiferentes. La invención comportamental permitió que el linaje descubriese, o delinease, un nuevo nicho ecológico; y eso llevó a que esas variaciones, que antes eran menos convenientes, o simplemente neutras, se fijasen y abroquelasen en la configuración de una estrategia adaptativa inédita.

Nótese, por otra parte, que muchos casos relativamente simples de la llamada *co-evolución gen-cultura* pueden presentarse como formas del *efecto Huxley*. En el caso del *Homo sapiens*, aprender a cocinar los alimentos, a ordeñar y a cultivar vegetales crearon condiciones favorables a la selección de ciertas modificaciones genéticas que afectaban al sistema digestivo y lo adecuaban a los cambios de dieta de ahí resultantes³³. Pero también es dable pensar en la propia evolución cerebral que pudo resultar del desarrollo de la cultura (Álvarez 353): en gran parte ella sería el resultado de una cascada de *efectos Huxley*. Puede decirse que “el pensamiento simbólico creó un ambiente cultural al cual el cerebro se adaptó” (Laland & Coolen 2007 87): la cultura sería un nicho ecológico que habría resultado en presiones selectivas favorables a cualquier variación en nuestro cerebro que incrementase la capacidad de operar simbólicamente. Y la co-evolución cerebro-lenguaje pudo haber sido el vector de esa serie de *efectos Huxley* (Popper 1982[1977] 12).

Una mínima e incipiente capacidad de comunicación simbólica, quizá cimentada en estructuras neurológicas seleccionadas en virtud de otros desempeños funcionales, habría promovido una presión selectiva en favor de cualquier cambio genético que incrementase la eficiencia del cerebro en el ejercicio de esa capacidad. Pero, sería ese mismo aumento en la eficiencia del cerebro lo que posibilitaría un incremento en la complejidad del propio lenguaje, que acabaría redundando en nuevas presiones selectivas sobre la evolución del sistema neuronal. Se iniciaría así, entonces, una secuencia de incrementos en las capacidades cerebrales, que al posibilitar el surgimiento de estructuras lingüísticas más complejas, acabarían redundando en nuevas presiones selec-

33 Sobre ese tipo de *co-evolución gen-cultura*, ver: Cavalli-Sforza (1994 300); Ehrlich (2005 443); Abrantes (2014 17) & Bortolini et al (2014 169).

tivas sobre la evolución de la circuitería cerebral (Deacon 2003 86). Como Jacques Monod (1972 33) dijo alguna vez: “La aparición del lenguaje habría podido preceder la emergencia del sistema nervioso central propio de la especie humana y contribuir de manera decisiva a la selección de las variantes más aptas para utilizar todos los recursos”.

Es importante subrayar, entretanto, que esa co-evolución entre el lenguaje y una circuitería cerebral que, en alguna medida, estaría genéticamente pre-cableada, no sigue el esquema de un simple *efecto Baldwin*. No se trata de postular esa progresiva asimilación genética de hábitos lingüísticos y códigos gramaticales, cuya poca plausibilidad Victor Longa (2005 37) supo mostrar. No se trata de pensar en que esos hábitos y códigos puedan transformarse en *instintos*. Los mismos pueden ser pensados como productos puramente culturales, cuya evolución se ajusta a los patrones generales de toda evolución cultural, y que deben ser adquiridos por la vía del aprendizaje.

Pero, aun así se puede pensar que esa evolución cultural va promoviendo una evolución biológica del sistema nervioso en la cual se premia cualquier modificación de dichas estructuras que permita una adquisición más rápida de esos hábitos y un mejor uso de esos códigos.

El *efecto Huxley* sí puede tender a ese incremento de la plasticidad, comportamental, cognitiva, y hasta fisiológica y morfológica, que Dennett, Turney, West-Eberhard, Godfrey-Smith, Crispo, Young y Corning asociaban al *efecto Baldwin*.

Es digno de ser destacado, por otra parte, que el *efecto Huxley* no solo parece cumplirse en esa dialéctica entre evolución cultural y evolución biológica registrada en nuestra especie. El *efecto Huxley* también parece aplicable al caso de la co-evolución que pudo haber ocurrido entre, por un lado, la evolución de ciertas extensiones del fenotipo como los diques de los castores y los hormigueros, y, por otro lado, la evolución de las capacidades cognitivas, en gran parte biológicamente cimentadas, que esos animales desarrollaron para construir más fácil y eficientemente esos recursos tecnológicos y para también interactuar con ellos de una forma más adecuada y ventajosa (Laland 2004 317).

Tanto en el caso del lenguaje, como en el del dique de los castores y en el del hormiguero, la innovación comportamental que se conquista y transmite por el aprendizaje, ejerce una retroacción selectiva sobre todas las caracteres genéticamente heredables que puedan contribuir a su mejor ejercicio, aprovechamiento y rendimiento.

6. UNA ÚLTIMA CONSIDERACIÓN

Es claro, por otra parte, que la eficacia de esas innovaciones comportamentales en la configuración de nuevas presiones selectivas, depende de que ellos tengan cierta estabilidad, o cierto nivel de *recurrencia ontogenética transgeneracional*; y es por eso que la idea de una *herencia expandida*, que vaya más allá del plano de lo genético³⁴, es muy importante para el poder explicativo de cualquier cosa más o menos próxima o análoga al efecto Huxley. Como ya lo vimos más al inicio, el propio Baldwin ya entrevió algo de esa conexión cuando se refirió a la herencia social; y es significativo que algo de eso también ocurra con los teóricos de la construcción de nichos cuando hablan de herencia social y de herencia ecológica (Odling-Smee et al 2003 12; Laland et al 2011 1514). Popper, incluso, llegó a hablar de un dualismo genético (Popper: 1974[1961] 250; 1974[1971] 257); distinguiendo dos niveles del ‘sistema genético’: uno vinculado a la herencia somática y otro a la herencia comportamental (Popper: 1974[1961] 252; 1974 [1971] 258). Y nada indica que Popper quisiese usar el término ‘genético’ de una forma muy estricta. Por el contrario, en su exposición esa expresión funciona como un simple equivalente ‘hereditario’.

Es de notar, sin embargo, que diferentemente de lo que podría llegar a ocurrir con el *efecto Baldwin*, en donde cabría llegar a pensar en la posibilidad de que la herencia conductual y simbólica relevan a la asimilación genética (Longa 2009b 67), en el caso del *efecto Huxley* eso importa menos que el hecho de que dicha herencia expandida pueda sostener las innovaciones comportamentales a lo largo de las generaciones. El *efecto Huxley*, como ya dije, no es la asimilación instintiva de lo aprendido: eso sería, en todo caso, un resultado eventual, y ciertamente infrecuente, de su accionar. Pero, para que las innovaciones comportamentales que ese efecto supone puedan venir a configurar presiones selectivas, es necesario que las mismas tengan una perdurabilidad transgeneracional significativa; y es ahí que las formas no genéticas de herencia entran a tallar.

Si el hábito de comer las hojas más altas no perdurase en aquel linaje de okapis, de ahí nunca podría surgir una presión selectiva a favor de cuellos más largos. El *efecto Baldwin*, ya lo dijimos al inicio, trata sobre cómo ciertas adaptaciones ontogenéticas, comportamentales o no, pueden transformarse en adaptaciones evolutivas. El *efecto Huxley*, mientras tanto, trata sobre cómo ciertas adaptaciones ontogenéticas, de tipo comportamental, pueden pautar el surgimiento de adaptaciones evolutivas de tipos muy diversos.

34 Sobre ese tema, ver: Oyama (1985); Jablonka & Lamb (2005) y Botelho (2011).

La diferencia conceptual entre ambas cosas es ciertamente mayor que la verbal; sin embargo, la vinculación histórica entre las dos nociones es tan innegable cuanto la facilidad para deslizarse de una hacia a la otra. Valga, entonces, este modesto estudio histórico, como tímido ensayo de discriminación conceptual. Los desvíos conceptuales pueden ser teóricamente fructíferos; pero si tenemos conciencia de estar cometiéndolos, o de ya haberlos cometido, son más fructíferos todavía.

TRABAJO CITADOS

- Abrantes, Paulo. "Natureza e cultura". *Ciencia & Ambiente* 48 (2014): 7-22.
- Allen, Colin & Bekoff, Marc. *Species of mind*. Cambridge, 1997. MIT Press.
- Álvarez, Juan Ramón. "Selección natural y construcción de nicho: una ¿dialéctica? Evolucionista". *Contrastes* suplemento 13 (Filosofía actual de la Biología) (2013): 343-355.
- Ancel, Lauren. "Undermining the Baldwin expediting effect: does phenotypic plasticity accelerate evolution?". *Theoretical Population Biology* 58 (2000): 307-319.
- Andrade, Eugenio. *La ontogenia del pensamiento evolutivo*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2009.
- Baldwin, James. "A new factor in evolution, part I". *American Naturalist* 30. 354 (1896a) : 441-451.
- _____. "A new factor in evolution, part II". *American Naturalist* 30. 355 (1896b): 536-553.
- _____. "Determinate variation and organic selection". *Science* 6. 151 (1897): 770-773.
- _____. "A factor in evolution: organic selection". En Baldwin, James: *Development and evolution*. New York: Macmillam Company (1902a): 91-120.
- _____. "Determinate evolution by natural and organic selection". En Baldwin, James: *Development and evolution*. New York: Macmillam Company (1902b): 135-148.
- _____. "Organic selection: terminology and criticisms". En Baldwin, James: *Development and evolution*. New York: Macmillam Company (1902c): 149-159.

- _____. “Heredity and transmission”. En Baldwin, James: *Development and evolution*. New York: Macmillam Company (1902d): 61-71.
- _____. *Darwin and the Humanities*. Baltimore: Review publishing, 1909.
- Bateson, Gregory. “The role of somatic change in evolution” En Bateson, Gregory: *Steps to an Ecology of Mind*. Frogmore: Paladin (1973): 316-333.
- _____. *Espíritu y naturaleza*. Buenos Aires: Amorrortu, 1980.
- _____. *Problems of Genetics*. New Haven: Yale University Press, 1913.
- Blackmore, Susan. *La máquina de los memes*. Barcelona: Paidós, 2000.
- Borges, Jorge Luis. “Vindicación del 900”. En Borges, Jorge Luis: *Textos recordados, 1931-1955*. Buenos Aires: Emecé 2001[1946]: 228-235.
- _____. *Ficciones*. En Borges, Jorge Luis: *Prosa completa*, Tomo I. Barcelona: Bruguera 1980[1944]: 311-440.
- Bortolini, M.; Hünemeier, T.; Bisso-Machado, R. “Coevolução gene-cultura”. *Ciencia & Ambiente* 48 (2014): 165-174.
- Botelho, João. Epigênese. En Vaz, N.; Mpodozis, J.; Botelho, João; Ramos, Gustavo (ed.): *Onde está o organismo?* Florianópolis: Editora da UFSC (2011): 61-104.
- Bowler, Peter. *El eclipse del darwinismo: teorías evolucionistas antidarwinistas en las décadas en torno a 1900*. Barcelona: Labor, 1985.
- Campbell, Donald. “Variación injustificada y retención selectiva en los descubrimientos científicos”. En Ayala, Francisco & Dobzhansky, Theodosius (ed.): *Estudios sobre la Filosofía de la Biología*. Barcelona: Ariel (1983): 188-217.
- Caponi, Gustavo. “El concepto de presión selectiva y la dicotomía próximo-remoto”. *Aurora* 25. 36 (2013): 197-216.
- _____. *Leyes sin causa y causas sin ley en la explicación biológica*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2014a.
- _____. “Contra el neolamarckismo escolar: la representación fisiológica de la adaptación como obstáculo epistemológico para la comprensión de la teoría de la selección natural”. *Acta Scientiae* 16. 2 (2014b): 189-199.
- _____. “Herbert Spencer: entre Darwin y Cuvier” *Scientiae Studia* 12. 1 (2014c): 45-71.

- _____. “Contribución a una historia de la distinción próximo-remoto”. *Revista Brasileira de História da Ciência* 7. 1 (2014d): 16-31.
- _____. “Algunas especulaciones de Maupertuis y Diderot sobre la relación entre estructura y función en los seres vivos”. *Filosofia & História da Biologia* 11. 1 (2016a): 93-106.
- _____. “Geoffroy Saint-Hilaire y el problema de las condiciones de existencia”. *Límite* 11. 36 (2016b): 7-19.
- Cavalli-Sforza, Luca & Francesco. *Qui soommes-nous?* Paris: Flammarion, 1994.
- Corning, Peter. “Evolution ‘on purpose’: how behaviour has shaped the evolutionary process”. *Biological Journal of the Linnean Society* 112. (2014): 242-260.
- Coddington, Jonathan. “The roles of homology and convergence in studies of adaptation”. En Eggleton, Paul & Vane-Wright, Richard (ed.): *Phylogenetics and Ecology*. London: Linnean Society, (1994): 5378.
- Crispo, Erika. “The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity”. *Evolution* 61. 11 (2007): 2469-2479.
- Darwin, Charles. *On the origin of species*. London: Murray, 1859.
- _____. “A posthumous essay on instinct”. En Romanes, George 1884: *Mental evolution in animals*. (1884): 353-384.
- _____. *The descent of man*. London: Penguin, 2004[1871].
- Deacon, Terrence. “Multilevel selection and language evolution”. En Weber, Bruce & Depew, David (ed.): *Evolution and learning: the Baldwin effect reconsidered*. Cambridge: (2003): 81-105.
- Dennett, Daniel. *Darwin’s dangerous idea*. London: Penguin, 1996.
- _____. “The Baldwin effect: a crane, not a skyhook”. En Weber, Bruce & Depew, David (ed.): *Evolution and learning: the Baldwin effect reconsidered*. Cambridge: (2003): 69-79.
- Depew, David. “Baldwin and its many effects”. En Weber, Bruce & Depew, David (ed.): *Evolution and learning: the Baldwin effect reconsidered*. Cambridge: (2003):3-32.

- Downes, Stephen. "Baldwin effects and the expansion of the explanatory repertoire in evolutionary Biology". En Weber, Bruce & Depew, David (ed.): *Evolution and learning: the Baldwin effect reconsidered*. Cambridge: (2003): 33-51.
- Elton, Charles. *Animal Ecology*. Macmillan: New York, 1927.
- Ehrlich, Paul. *Naturalezas humanas*. México; Fondo de Cultura Económica, 2005.
- Futuyma, Douglas. *Evolutionary Biology*. Sunderland: Sinauer. 1998.
- Godfrey-Smith, Peter. "Baldwin skepticism and Baldwin boosterism". En Weber, Bruce & Depew, David (ed.): *Evolution and learning: the Baldwin effect reconsidered*. Cambridge: (2003): 53-67.
- Gottlieb, Gilbert. "Behavioral development and evolution". En Hall, Brian & Olson, Wendy (ed.): *Keywords and concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge (2003): 14-23.
- Griffiths, Paul. "Adaptation and Adaptationism". En Wilson, Robert & Keil, Frank (ed.) *The MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences*. Cambridge (1999): 3-4.
- _____. "Beyond the Baldwin effect". En Weber, Bruce & Depew, David (ed.): *Evolution and learning: the Baldwin effect reconsidered*. Cambridge (2003): 193 -215.
- Hall, Brian. "Organical selection and genetic assimilation". En Weber, Bruce & Depew, David (ed.): *Evolution and learning: the Baldwin effect reconsidered*. Cambridge: (2003): 81-105.
- Hardy, Allister. "Change and choice: a study in pelagic ecology". En De Beer, Gavin (ed.): *Evolution*. Oxford (1938): 139-159.
- Hinton, Geoffroy & Nowlan, Steven. "How learning can guide evolution". *Complex Systems* 1. (1987): 495-502.
- Huxley, Julian. "The emergence of Darwinism". En Tax, Solomon (ed.): *Evolution after Darwin*, Vol. I: The evolution of life (1960): 1-22.
- Huxley, Julian. *La evolución: síntesis moderna*. Buenos Aires: Losada, 1965[1943].

- Jablonka, Eva & Lamb, Marion. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: MIT Press, 2005.
- Kellogg, Vernon. *Darwinism to-day*. New York: Henry Holt, 1907.
- Koestler, Arthur. *El abrazo del sapo*. Barcelona: Ayma, 1973.
- Laland, Kevin. "Extending the extended phenotype". *Biology & Philosophy* 19. 3 (2004): 313-309.
- Laland, Kevin & Coolen, Isabelle. "La construction de niche: de la culture jusque dans nos gènes". *Les dossiers de La Recherche* 27 (2007) : 84-89.
- Laland, Kevin; Odling-Smee, John; Sterelny, Kim; Uller, Tobias; Hoppitt, William. "Cause and effect in Biology revisited: is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful?". *Science* 334 (2011): 1512-1516.
- Lederberg, Joshua. "Genetic approaches to somatic cell variation: summary comment". *Journal of Cellular and Comparative Physiology* 52. S.1 (1958): 383-401.
- Lincoln, Roger; Boxshall, Geoffrey; Clarck, Paul. *Diccionario de Ecología, Evolución y Taxonomía*. México: Fondo de Cultura Económica, 2009.
- Longa, Víctor. "El efecto Baldwin: su papel en Biología Evolutiva y su aplicación a la evolución del lenguaje". *Ludus Vitalis* 13. 23 (2005): 21-48.
- _____. "¿Realmente el aprendizaje acelera la evolución?" En Veyrat Rigat, Monserrat & Serra Alegre, Enric (ed.): *La Lingüística como reto epistemológico y acción social*. 2 (2009a): 1061-1070.
- _____. "Sobre el efecto Baldwin y la noción de herencia". *Signos Filosóficos* 11. 21 (2009b): 43-72.
- Lutz, Bertha. "Ontogenetic evolution in frogs". *Evolution* 2. 1 (1948): 29-39.
- Malone, John; Cerri, James; Staddon, John. "Darwin y la Psicología". En Gutiérrez, Germán & Papini, Mauricio (ed.): *Darwin y las ciencias del comportamiento* (2014): 273-312.
- Maynard-Smith, John. "When learning guides evolution". *Nature* 229 (1987): 761-2.
- Mayr, Ernst. *Systematics and the origin of species*. Cambridge: Harvard University Press, 1942.

- _____. *Animal species and evolution*. Cambridge: Harvard University Press, 1963.
- Medawar, Peter. *El futuro del hombre*. Zaragoza: Acribia, 1961.
- Monod, Jacques. "Lección inaugural de la Cátedra de Biología Molecular del Collège de France" [3 de Noviembre de 1967]. En Senent-Josa, Joan (ed.): *Del idealismo físico al idealismo biológico*. Barcelona: Anagrama (1972): 10-43.
- Morgan, Conwy Lloyd. "On modification and variation". *Science* 4. 99 (1896a): 733-740.
- _____. *Habit and instinct*. London: Edward Arnold, 1896b.
- _____. "Organic selection". *Science*, New Series, 5. 130 (1897): 994-995.
- _____. *Animal behaviour*. London: Edward Arnold, 1900.
- _____. *An introduction to Comparative Psychology*. London: Walter Scott, 1903.
- _____. "Mental factors in evolution". En Seward, Albert (ed.): *Darwin and the modern science*. London: Cambridge University Press (1910): 424-445.
- Odling-Smee, John; Laland, Kevin; Feldman, Marcus. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- Osborn, Henry. "Are acquired variations inherited?" *American Naturalist* 25. 291 (1891): 191-216.
- _____. "Ontogenetic and phylogenetic variation". *Science*. 4. (1896): 786-789.
- _____. "Organic selection (report of a discussion introduced by Henry Osborn and Edward Poulton in August 11th 1897, at the Detroit meeting)". *American Association for the Advancement of Science* 6 (146, Oct.15). (1897): 584-587.
- Oyama, Susan. *The ontogeny of information*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.
- Piaget, Jean. *Biología y conocimiento*. Madrid: Siglo XXI, 1969.
- _____. *El comportamiento, motor de la evolución*. Buenos Aires: Nueva visión, 1977.
- _____. *Adaptación vital y Psicología de la Inteligencia*. Madrid: Siglo XXI, 1978.

- Pigliucci, Massimo. "Phenotypic plasticity". En Fox, Charles; Roff, Derek; Fairbairn, Daphne (ed.): *Evolutionary Ecology*. Oxford: Oxford University Press (2001): 58-69.
- Pigliucci, Massimo. "Phenotypic plasticity". En Pigliucci, Massimo & Müller Gerd (ed.): *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge: MIT Press (2010): 355-378.
- Popper, Karl. "La evolución y el árbol del conocimiento (Conferencia Herbert Spencer: Oxford, 30 de octubre de 1961)". En Popper, Karl: *Conocimiento objetivo*. Madrid: Técnos 1974[1961]: 236-256.
- _____. "Sobre nubes y relojes". In POPPER, Karl: *Conocimiento objetivo*. Madrid: Técnos 1974[1965]: 193-235.
- _____. "Epistemología sin sujeto cognoscente". En Popper, Karl: *Conocimiento objetivo*. Madrid: Técnos 1974[1968]: 106-146.
- _____. "El prometedor monstruo comportamental (suplemento a 'La evolución y el árbol del conocimiento')". In Popper, Karl: *Conocimiento objetivo*. Madrid: Técnos 1974[1971]: 256-259.
- _____. *Búsqueda sin término*. Madrid: Técnos, 1977[1974].
- _____. "Parte I de Popper, Karl & Eccles, John". *El yo y su cerebro*. Barcelona: Labor 1982[1977]: 3-255.
- Popper, Karl & Eccles, John. *El yo y su cerebro*. Barcelona: Labor, 1982[1977].
- Poulton, Edward. "Theories of Heredity". En Poulton, Edward: *Essays on Evolution: 1889-1907*. Oxford: Clarendon Press 1908[1889]: 120-138.
- Renk, Jean-Luc & Servais, Véronique. *L'Éthologie*. Paris: Seuil, 2002.
- Robinson, Beren & Dukas, Reuven. "The influence of phenotypic modifications on evolution: the Baldwin effect and modern perspectives". *Oikos* 85. 3 (1999): 582-89.
- Romanes, George. *Mental evolution in animals*. New York: Appleton, 1884.
- _____. *Darwin, and after Darwin, Vol. II: Post-Darwinian questions: heredity and utility*. Chicago: Open Court, 1895.
- Ruse, Michael; Martin, Elizabeth; Holmes, Elaine. *A dictionary of Biology*. Oxford: Oxford University Press, 1996.
- Santos, Mauro; Szathmáry, Eörs; Fontanari, José. "Phenotypic plasticity, the Baldwin effect, and the speeding up of evolution: the computational roots of an illusion". *Journal of Theoretical Biology* 371. (2015): 127-136.

- Schrödinger, Erwin. *Mente y materia* (Conferencias Turner leídas en el Trinity College de Cambridge en Octubre de 1956). Barcelona: Tusquets, 1983[1958].
- Simpson, George Gaylord. "The Baldwin effect". *Evolution* 7. 2 (1953): 110-117.
- Sober, Elliott. *The nature of selection*. Chicago: Chicago University Press, 1984.
- _____. "The adaptive advantage of learning and a priori prejudice". En Sober, Elliot: *From a biological point of view*. Cambridge: Cambridge University Press (1994): 50-70.
- Suzuki, Reiji & Arita, Takaya. "Interactions between learning and evolution: the outstanding strategy generated by the Baldwin effect". *Biosystems* 77. (2004): 57-71.
- Thoday, John. "Components of fitness". *Symposia of the Society for Experimental Biology* 7. (1953): 96-113.
- _____. "La selección natural y el progreso biológico". En Barnett, Stephen (ed.): *Un siglo después de Darwin*, Vol.I. Alianza: Madrid (1966): 183-208.
- Thomson, Arthur. *Problems of bird-migration*. Boston: Mifflin, 1926.
- Thorpe, William. "Further studies on pre-imaginal olfactory conditioning in insects". *Proceedings of the Royal Society of London B* 127 (1939): 424-433.
- _____. "The evolutionary significance of habitat selection". *Journal of animal ecology* 14. 2 (1945): 67-70.
- Turney, Peter. "Myths and legends of the Baldwin effect". *Proceedings of the Workshop on Evolutionary Computing and Machine Learning, at the 13th International Conference on Machine Learning*: Bari, Italy, July 3-6 1996. Ottawa: National Research Council (1996): 135-142.
- Waddington, Conrad. "Evolutionary adaptation". En Tax Solomon (ed.): *Evolution after Darwin*, Vol. I: The evolution of life. Chicago: Chicago University Press (1960): 381-402.
- _____. *The nature of life*. London: Allen & Unwin, 1961.
- West-Eberhard, Mary-Jane. "Adaptation: current usages". En Hull, D. & Ruse, M. (eds.) *Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press (1998): 8-14.
- _____. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.

- Weismann, Auguste. “De l’hérédité”. En Lenay, Charles (ed.): *La découverte des lois de l’hérédité: 1862-1900* (une anthologie). Paris: Pocket 1990[1883]: 167-212.
- Wilkins, Adam. “Canalization and genetic assimilation”. En Hall, Brian & Olson, Wendy (ed.): *Keywords and concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Harvard University Press (2003): 23-29.
- Yamauchi, Hajime & Hachimoto, Takashi. “Relaxation of selection, niche construction, and the Baldwin effect in language evolution”. *Artificial life* 16. (2010): 271-287.
- Young, Jacy. “The Baldwin effect and the persistent problem of preformation versus epigenesis”. *New ideas in Psychology* 31. (2013): 355-362.