
LA BIOLOGÍA EVO-DEVO, EL CRECIMIENTO DEL CEREBRO Y LA EVOLUCIÓN DEL LENGUAJE

SERGIO BALARI
GUILLERMO LORENZO

ABSTRACT. This article explores an explanation for the evolutionary origins of the computational system of the faculty of language based on current evo-devo thinking. Specifically, we argue that the Chomsky's "Hierarchy of computational complexity" can be interpreted as a developmental morphospace constraining the evolution of a discrete and finite set of computational phenotypes. One of these phenotypes corresponds to the system of computation associated with natural languages. We relate the evolution of the system with certain heterochronic adjustments of the human cerebral cortex in the recent evolutionary history of the species.

KEY WORDS. Evolutionary developmental biology, heterochrony, developmental constraints, cognition, faculty of language, computational complexity.

La *biología evolutiva del desarrollo* trata de explicar la evolución de los diseños orgánicos a través de las transformaciones operadas sobre los programas a que obedece el desarrollo de los organismos ¹. Esta rama de la biología se caracteriza, además, por prestar una especial atención a aquellos aspectos del diseño orgánico que pueden considerarse verdaderas novedades evolutivas (nuevos planes corporales, sistemas funcionales innovadores, etc.). Por esta razón, se nos ofrece como un marco especialmente adecuado para afrontar la cuestión de los orígenes evolutivos del lenguaje, una facultad mental sin homólogos claros en el mundo orgánico. En este trabajo nos centraremos en el caso particular del sistema computacional asociado a la facultad del lenguaje y, teniendo en cuenta su alto grado de complejidad formal, ofreceremos un modelo destinado a explicar su emergencia basada en las transformaciones operadas en la memoria necesaria para soportar tal régimen computacional. Nos centraremos,

Departament de Filologia Catalana y Centre de Lingüística Teòrica, Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra, Barcelona, España. / Sergi.Balari@uab.cat
Departamento de Filología Española (Área de Lingüística), Universidad de Oviedo, Oviedo, España. / glorenzo@uniovi.es

concretamente, en el surgimiento de la conectividad requerida por tal tipo de memorización, que remitiremos a las transformaciones operadas en la pauta de desarrollo propia del cortex cerebral humano.

Las tres primeras partes del trabajo servirán para introducir los conceptos teóricos fundamentales que subyacen a nuestro argumento. Tres apartados paralelos a éstos se centrarán a continuación en aplicarlos al caso particular de la evolución del cerebro y del lenguaje. Dedicamos una sección final a introducir algunas reflexiones sobre las implicaciones de nuestro modelo con relación a algunos debates recientes en torno a los orígenes evolutivos de la facultad humana del lenguaje.

1. LA BIOLOGÍA EVO-DEVO

La *biología evolutiva del desarrollo* (Evo-Devo) es actualmente una rama disciplinar de la biología teórica, cuyas señas de identidad vienen marcadas por los dos temas en los que genéricamente centra su atención ²:

1. el estudio de la *evolución del desarrollo*, es decir, del origen y evolución de los mecanismos que gobiernan el desarrollo orgánico, y
2. el estudio de la *evolución a través del desarrollo*, es decir, de las alteraciones operadas sobre tales mecanismos como fuente de la variación requerida para el proceso selectivo en que descansa la evolución de los diseños orgánicos.

Es el segundo de estos temas con el que específicamente guarda relación este trabajo ³. Desde un punto de vista histórico, Evo-Devo representa la reconciliación de dos tradiciones de investigación biológica que permanecieron ajenas la una con relación a la otra a lo largo de buena parte del siglo XX. Por una parte, la *embriología*, centrada en el estudio de las transformaciones que operan sobre los organismos hasta que alcanzan un estadio adulto o más o menos estable; por otra parte, la *genética de poblaciones*, centrada en el estudio de las pautas de distribución alélica dentro de las poblaciones en función de la ventaja adaptativa asociada a los alelos en competencia ⁴. Centrada de manera exclusiva en el gen y en la preponderancia de su papel como unidad de transmisión antes que como agente en el desarrollo, la genética de poblaciones sirvió durante décadas para justificar una concepción del proceso evolutivo como una dinámica de redistribución de las variantes alélicas presentes en una población en respuesta a las presiones ejercidas por el ambiente a lo largo del tiempo. La incorporación de la genética de poblaciones y la exclusión de la embriología en el proyecto integrador de la *síntesis evolutiva moderna* (SEM), triunfante durante la práctica totalidad del siglo XX, motivó que los pormenores del desarrollo quedaran desprovistos de cualquier valor como fuente de la variedad consustancial a cualquier población y, consecuentemente, privados de cualquier significado evolutivo.

La importancia de integrar los pormenores del desarrollo en la explicación de los procesos evolutivos es, sin embargo, fácil de justificar incluso desde la lógica seleccionista propia de la SEM. Es evidente, por ejemplo, que desde una perspectiva evolutiva tan importante es que los organismos adultos estén dotados para una serie de funciones que les garanticen tasas de supervivencia y reproducción relativamente altas, como que el tipo de desarrollo al que obedecen los organismos así dotados les garantice que llegarán a convertirse en adultos reproductivamente activos con mayor probabilidad o con mayor rapidez que otros modelos de desarrollo alternativos ⁵. Por otra parte, se ha podido constatar que el fenotipo de un organismo en un estadio particular de su desarrollo puede aportar el tipo de constitución adecuado para sobrevivir en un determinado escenario de cambio ambiental o para hacerlo desplazándose a un nuevo ambiente. En casos como estos, por tanto, resultará obviamente seleccionada cualquier mutación que pueda traducirse en la identificación del estadio adulto del organismo con alguno de los estadios iniciales o intermedios de sus ancestros ⁶. Este tipo de consideraciones permiten concluir que el desarrollo es más que razonablemente un *locus* particular sobre el que actúa proceso evolutivo, sujeto a los rigores de la selección natural en la misma medida que cualquier otra dimensión de un organismo ⁷.

Evo-Devo, sin embargo, no se limita a destacar la importancia del desarrollo en la evolución de los diseños orgánicos. Defiende, además, su centralidad en todo tipo de procesos evolutivos y, muy especialmente, en aquellos que han sido capaces de introducir verdaderas innovaciones a lo largo de la evolución de la vida sobre la Tierra. Esta posición se asienta en el conocimiento cada vez más preciso de los mecanismos que regulan la expresión génica durante el desarrollo, cuya complejidad justifica sobradamente la idea de que pequeñas modificaciones operadas en tales mecanismos sobre un trasfondo genético por lo demás masivamente concordante pueda dar lugar al desarrollo de organismos con diferencias muy marcadas en los planos anatómico, fisiológico, cognitivo y comportamental. Se han podido así refinar y extender los *loci* sobre los que la selección natural estaría actuando, dada la diversidad de los factores que participan activamente en los mecanismos que regulan el desarrollo.

Por ejemplo, alteraciones mínimas en las secuencias promotoras, potenciadoras y silenciadoras de ADN sobre las que actúan los factores de transcripción y determinan la activación, intensificación o inhibición de la expresión génica en determinados momentos y lugares, pueden tener un amplio impacto sobre el desarrollo preservando, sin embargo, el trasfondo de identidad de las secuencias codificantes. Asimismo, la expresión génica se sabe asimismo condicionada por mecanismos de censura del ARN producido en el núcleo, sólo parte del cual se instalará en el citoplasma, por mecanismos capaces de crear familias (incluso numerosas) de proteínas

mediante el recorte alternativo de una única secuencia de ARN, por mecanismos que regulan (intensifican o inhiben) la traducción de esas secuencias en proteínas una vez en el citoplasma y por mecanismos que facilitan la comunicación intercelular y la inducción (unidireccional o mutua) de la expresión génica de células vecinas⁸. Esto significa que alteraciones mínimas en las regiones génicas que codifican las secuencias de ARN y las proteínas implicadas en tales mecanismos pueden tener también repercusiones de amplio alcance sobre el desarrollo orgánico sin necesidad de que se produzca una reorganización radical del acervo genético de una población⁹.

Por otra parte, hoy sabemos que factores añadidos al acervo genético sujeto a herencia pueden desempeñar también un papel no trivial en el desarrollo orgánico. Es el caso de la metilación o acetilación de la cromatina, que estabiliza o desestabiliza, respectivamente, las secuencias promotoras de ADN que la envuelven, impidiendo o permitiendo, también respectivamente, la unión a dichas secuencias de los factores de transcripción en último término responsable de la ruptura de la cadena ADN. En este caso, debe tenerse en cuenta que hablamos de un factor no estrictamente genético y, sin embargo, sujeto a herencia. Este último caso es por ello especialmente importante, pues da lugar a que se pueda hablar de perturbaciones que, sin introducir variación en el acervo genético hereditario, pueden sin embargo tener un claro impacto en el desarrollo y un significado evolutivo patente. Se trata, pues, de un tipo de factor que invita a una revisión del concepto clásico de herencia, exclusivamente centrado en el gen, de la SEM¹⁰.

Alentadas por este tipo de asalto conceptual a la visión estrictamente genocéntrica de la SEM, algunas corrientes dentro de la Evo-Devo plantean además la incorporación en el componente sujeto a variación hereditaria, y por tanto relevante a efectos evolutivos, de aquellos factores ambientales y comportamentales con una incidencia clara en el desarrollo y una persistencia intergeneracional constatable¹¹. En una interpretación algo más extrema de esta posición, se llega a cuestionar incluso la centralidad del componente genético en los procesos de desarrollo y evolución, y se postula la paridad de todos los tipos de factores implicados, concebidos como elementos interactuantes en sistemas altamente organizados pero desprovistos de jerarquías¹².

Todo lo dicho deja patente que, al centrar la cuestión evolutiva en los mecanismos del desarrollo orgánico, la Evo-Devo ha abierto vías de explicación en parte divergentes con la ortodoxia neodarwinista vigente a lo largo del siglo XX. Sin embargo, congruentes con algunas de las conclusiones independientemente alcanzadas por los proyectos de secuenciación y comparación del acervo genético de las especies. La que verdaderamente nos interesa aquí es la constatación de que la introducción de novedades en la estructura y funciones de los organismos no ha

de venir necesariamente de la mano de procesos de reorganización radical operados en el nivel del genotipo. Muy al contrario, y por citar un ejemplo bien conocido, la diversidad de los planes de organización corporal a que obedecen los organismos se corresponde en realidad con un elevado grado de conservación de los recursos genéticos en que tales planes se basan. Esto implica que cambios relativamente menores sobre los mecanismos que regulan el proceso de desarrollo pueden dar lugar a procesos de divergencia muy notables en el nivel del fenotipo.

El significado de todo lo anterior para nosotros es claro. Evo-Devo debe ser recibida como una buena noticia cuando de lo que se trata es de explicar una innegable innovación evolutiva, como el lenguaje, sobre un trasfondo de identidad muy marcado con relación a las especies más próximamente emparentadas en términos evolutivos con la humana y en las que esa capacidad está por completo ausente. Evo-Devo nos invita, por tanto, a centrar en el estudio de los mecanismos que regulan el desarrollo la explicación evolutiva de la emergencia de un rasgo tan distintivo como es el lenguaje para la especie humana.

2. HETEROCRONÍA

Un concepto fundamental para la explicación de los procesos evolutivos a través de las modificaciones operadas sobre el desarrollo individual es el de *heterocronía*. El siguiente pasaje de Stephen J. Gould lo explica con claridad y aclara además la posición de las heterocronías dentro del fenómeno más general de la evolución a través del desarrollo:

La evolución se produce cuando la ontogenia se ve alterada de una de las dos maneras siguientes: [1] cuando en algún estadio del desarrollo se introducen nuevos caracteres con efectos diversos sobre las subsiguientes etapas del desarrollo, o [2] 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 [Gould 1977: 4; la traducción y la numeración entre corchetes son nuestras].

Estas palabras de Gould son extremadamente importantes porque, en primer lugar, dan a entender que, en último término, cualquier modo en que se manifieste el cambio evolutivo guarda inevitablemente relación con el desarrollo individual; por un lado, porque cualquier estructura introducida *ex novo* debe lógicamente acomodarse a la pauta de desarrollo del organismo que la manifiesta; por otro lado, porque su incorporación en la organización (o morfología) a que obedece ese organismo en una fase determinada de su desarrollo acarreará además consecuencias sobre fases ulteriores del desarrollo¹³. En segundo lugar, el fragmento de Gould sirve para aclarar perfectamente que la noción de *heterocronía* no es sinónimo de *evolución a través del desarrollo*, sino que nombra un tipo particular de

proceso evolutivo operado a través del desarrollo: concretamente, aquel que se produce mediante alteraciones en la temporalidad y/o en la tasa de crecimiento por unidad de tiempo durante el desarrollo individual, con las consecuentes repercusiones en el estado estable según se produzcan incrementos o reducciones en la una o en la otra.

El concepto de heterocronía tiene a sus espaldas una larga historia ¹⁴. Puede además decirse que ha tenido un papel de relieve en la explicación evolutiva desde los primeros momentos en que ésta se puso en relación con el desarrollo individual. Se debe originalmente a Ernst Haeckel (1834-1919), quien lo situó en la base de su *Ley Biogenética*, la más clara precursora, aunque obviamente superada, de las ideas que actualmente definen la Evo-Devo ¹⁵. Recordemos que la Ley Biogenética contiene la conocida tesis según la cual la ontogenia recapitula la filogenia o, lo que es lo mismo, que los estadios más tempranos del desarrollo se corresponden con los estadios adultos de organismos ancestrales. Atendiendo a este supuesto básico, Haeckel entendía que la heterocronía consistía en un único tipo de mecanismo complejo consistente en adiciones (terminales) sobre un tipo de organismo ya alcanzado en un estadio de evolución previo, más la necesaria aceleración de los estadios del desarrollo más temprano (pues en caso contrario la evolución debería conducir, contra toda evidencia, a un progresivo alargamiento del proceso de desarrollo). Aunque la idea de adición terminal no se encuentra en absoluto desmentida como una pauta evolutiva posible, sí lo está sin embargo el modelo haeckeliano como un todo, debido a dos razones básicas: en primer lugar, precisamente por establecer un único mecanismo y una única dirección evolutiva posible; en segundo lugar, y mucho más importante, porque la ley biogenética se basa en la idea de que es el desarrollo el que se ve determinado por el curso que ha seguido la evolución orgánica, cuando el supuesto sobre el que realmente se asienta la Evo-Devo en la actualidad es, por el contrario, el de que la evolución se ve determinada por las alteraciones que tienen lugar durante el desarrollo individual.

Se debe a Gavin de Beer (1899-1972) la idea de que la repercusión del desarrollo sobre la evolución puede deberse no exclusivamente a procesos aceleradores, como pensaba Haeckel, sino también a desceleraciones, y que la retención de rasgos juveniles (es decir, sin nuevas adiciones) era consecuentemente un mecanismo evolutivo tan activo (o aún más activo, en su opinión) que el mecanismo complementario. Desde entonces, han sido muy numerosas las propuestas encaminadas a tipificar diferentes mecanismos de evolución a través del desarrollo, a verificarlos empíricamente y a determinar su importancia en los procesos evolutivos ¹⁶. El catálogo que proponemos a continuación no pretende reflejar la gran diversidad de modelos alternativos propuestos ni los detalles en que se basa su divergencia. También pasa por alto detalles como la conveniencia

o no de establecer puntos de referencia (generalmente relacionados con la entrada en la madurez sexual) para determinar con precisión el contenido de cada mecanismo. Creemos, no obstante, que se trata de un catálogo bastante exhaustivo, especialmente claro y, en un sentido más práctico, suficiente a efectos de los intereses particulares de este trabajo:

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 (postdesplazamiento).
2. Peramorfosis (supradesarrollo o extensión terminal). Subtipos:
 - 2.a. Incremento de la tasa de desarrollo (aceleración);
 - 2.b. Terminación tardía (hipermorfosis);
 - 2.c. Iniciación temprana (predesplazamiento).

HETEROCRONÍA: DEFINICIÓN Y TIPOS

Basado en McKinney (2000) y Parker & McKinney (1999). Otras fuentes: Gould (1977), McKinney & McNamara (1991) y Alba (2002).

Es importante aclarar, antes de cerrar esta breve presentación, que la capacidad explicativa del concepto de heterocronía es no obstante relativamente limitada. La razón es que la postulación de una determinada estructura orgánica como un resultado evolutivo derivable mediante un mecanismo heterocrónico, en particular a partir de un diseño ancestral, deja en realidad pendientes de explicación las causas con relación a las cuales dicha heterocronía no puede ser vista sino como un efecto. Dichas causas deberán ser idealmente identificadas entre los factores que intervienen en la dinámica de desarrollo de la estructura orgánica en cuestión, así como deberá idealmente ser establecida la manera como las perturbaciones sobre dicho factor pueden traducirse en alteraciones sobre la temporalidad o la intensidad de tal dinámica. En este sentido, compartimos en parte las reservas apuntadas por Rudolf Raff, al afirmar que resulta cuestionable que la atribución de los cambios operados sobre un determinado linaje a una heterocronía aporte una explicación verdaderamente iluminadora desde un punto de vista mecanicista. En todo caso, si aceptamos que el concepto de "explicación" es relativo y que un mismo "sistema explicativo" puede conocer diferentes capas o estratos, podemos aceptar que, en ausencia de datos claros o completos sobre los mecanismos subyacentes, una explicación en términos abstractos (como en el fondo es la

remisión a un tipo particular de heterocronía) todavía nos ofrece un cierto grado o nivel explicativo. Como señala Raff ¹⁷, puede que no hayamos pasado de una simple cuestión de "rotulado"; sin embargo, añadimos nosotros, ese rotulado puede ser útil y apuntar al tipo de causas relevantes o más habituales en el tipo de fenómeno identificado, facilitando así su eventual descubrimiento ¹⁸.

3. CONSTRICCIÓN

Una de las más marcadas señas de identidad de la SEM consiste en el supuesto de que el aspecto creativo del proceso evolutivo recae exclusiva o, al menos, predominantemente sobre la selección natural, negándosele (o limitándosele al máximo) a los mecanismos que introducen la diversidad sobre la que ésta actúa. Como ya fue explicado, la Evo-Devo defiende que los sistemas que gobiernan el desarrollo son los principales responsables de la introducción de novedades en el mundo orgánico, afirmación que da claramente a entender que se concede a tales sistemas un poder creativo muy superior (incluso, predominante) con relación al que se concede a la selección natural. En este sentido, la noción de "constricción" adquiere un protagonismo especial dentro de los modelos explicativos propios de la Evo-Devo ¹⁹.

En términos generales, la idea de "constricción" que interesa a la Evo-Devo hace referencia a la capacidad de la dinámica a que obedece el desarrollo para condicionar en determinados sentidos el rumbo del proceso evolutivo. La Evo-Devo es obviamente muy sensible a la complejidad real que los sistemas de desarrollo manifiestan, tanto en lo que se refiere al conjunto de factores implicados como a las interacciones que entre ellos se mantienen y la manera como unos y otras se relacionan con los resultados alcanzados. Esta complejidad justifica directamente que la presión ambiental pueda no ser suficiente para motivar determinados cambios que, si bien podrían aventajar de una manera muy clara a sus portadores en términos de supervivencia y reproducción, podrían, sin embargo, encontrarse más allá de la capacidad del sistema para reorganizarse. En este sentido particular, la idea de constricción se corresponde con una fuerza de tipo "negativo" que limita y dificulta la tendencia de la selección natural a favorecer la evolución de aquellos rasgos puedan servir como respuesta óptima a las contingencias ambientales ²⁰. En esta acepción negativa, el concepto de constricción no contraviene la lógica de la SEM, porque se mantiene intacto el predominio creativo de la selección natural, que sencillamente encuentra obstáculos en el óptimo desempeño de su papel.

Para la Evo-Devo, sin embargo, el desarrollo orgánico implica sistemas de constricciones capaces de intervenir en el proceso evolutivo en un sentido abiertamente creativo o "positivo". La razón es que la tensión

existente entre los diferentes factores implicados puede determinar que las perturbaciones a las que estos factores están expuestos den lugar a ciertas pautas de reorganización posibles y no a otras. Siendo así, resultará inevitable la conclusión de que la propia dinámica a que obedecen los sistemas de desarrollo es capaz de introducir sesgos sobre los procesos evolutivos que claramente estarán actuando como algo más que simples obstáculos a la actuación de la selección natural. Al ir algo más allá, podrá plantearse incluso la posibilidad de que las perturbaciones operadas sobre los sistemas de desarrollo sean en sí mismas capaces de introducir novedades con relación a las cuales a la selección natural no corresponda más papel que el de “filtrar” o “eliminar” (un papel, por tanto, esencialmente “negativo”) los diseños así logrados atendiendo a su resistencia ambiental y a su idoneidad reproductiva. Este modelo de evolución plantea una inversión ciertamente radical de los papeles atribuidos a la selección natural y las constricciones del desarrollo de muy dudoso encaje en la ortodoxia darwinista que representa la SEM ²¹.

Sumándonos a esta corriente de aceptación del potencial directamente creativo de las dinámicas internas a que obedecen los sistemas de desarrollo, en este trabajo adoptaremos el modelo de evolución a través del desarrollo propuesto por Pere Alberch (1954-1998) en las últimas décadas del siglo XX bajo la denominación de “evolución morfológica ²²”. Se trata, dentro del marco de reflexión que acabamos de introducir, de un modelo especialmente radical, ya que se basa en la idea de que un sistema de desarrollo predetermina los tipos de diseño orgánico accesibles mediante las perturbaciones de los valores de los factores que lo conforman. En los siguientes párrafos esbozamos con algún detalle los supuestos centrales del modelo.

El modelo de Alberch se basa en una visión del desarrollo como el resultado emergente de un complejo sistema de interacciones establecidas entre un determinado número de factores (o “parámetros morfogenéticos”) de naturaleza diversa (no exclusivamente genéticos, por tanto), aunque en última instancia determinados genéticamente ²³. La relación entre los parámetros que componen el sistema y las características de los diseños que resultan de su interacción tiene un carácter no lineal, propiedad que se sigue de la siguiente serie de supuestos:

1. Ningún parámetro se relaciona específicamente con ningún rasgo de diseño en particular; el diseño emerge de la interacción de todos los factores,
2. los valores de un parámetro pueden verse alterados de manera continuada sin que se siga ningún cambio en el diseño resultante; sin embargo, alcanzado un cierto “valor crítico” una pequeña modificación puede dar como resultado un cambio de amplio alcance en el tipo de diseño obtenido, y

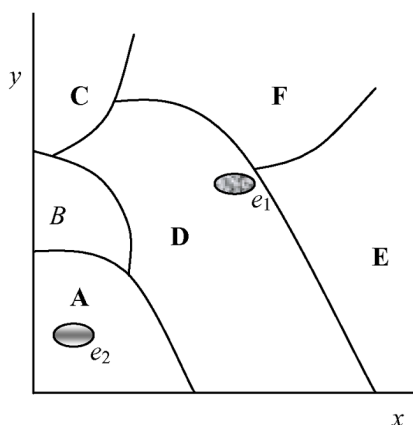
3. la complejidad del sistema, tanto en términos de componentes como de interacciones, puede permitir que se obtengan cambios semejantes a partir de las perturbaciones operadas sobre diferentes valores.

Lo que fundamentalmente se sigue de todo lo anterior es que, al estudiar los cambios operados sobre el desarrollo y su eventual significado evolutivo, la identificación de un parámetro en particular como desencadenante del cambio tiene en este modelo una importancia hasta cierto punto relativa. Ninguna perturbación se traduce directamente en un cambio en el tipo de diseño logrado, sino en una reorganización de la dinámica del sistema como un todo. En todos los casos, pues, el cambio orgánico deberá ser visto como una función de las perturbaciones del sistema en su conjunto. Esto no excluye, naturalmente, la posibilidad (ni la pertinencia) de identificar el parámetro que haya podido actuar como desencadenante inicial en un episodio particular de cambio, lo que se conoce como "parámetro de control" en la teoría de los sistemas dinámicos complejos²⁴. Dado el supuesto de que las perturbaciones de algún otro parámetro podrían haber tenido semejante o idéntico efecto, tal identificación formará, por tanto, parte del aspecto histórico (o contingente) de la explicación, aspecto desde luego no desdeñable si mantenemos incólume la visión darwiniana de la biología como una disciplina esencialmente histórica²⁵.

Otro aspecto fundamental del modelo de Alberch es la idea de que el conjunto de organismos accesibles a partir de un sistema de desarrollo componen un conjunto finito de tipos de diseño orgánico (o "fenotipos") de carácter discreto. Esto último significa que no existen tipos de diseño intermedio o de transición. El paso de uno a otro fenotipo representa en todos los casos un "salto", que se produce cada vez que alguno de los parámetros morfogenéticos alcanza un determinado valor crítico. Esta idea contiene la importante implicación de que, de acuerdo con el modelo, el espacio de los fenotipos posibles (o "morfoespacio") se encuentra ocupado de manera discontinua, no por una simple cuestión de contingencia histórica, sino por las determinaciones internamente impuestas por el propio sistema de desarrollo²⁶.

Todo lo anterior se sintetiza en la figura inferior, que representa un "espacio paramétrico", término con el que Alberch hace conjuntamente referencia a los "parámetros morfogenéticos" (x e y) que componen un sistema de desarrollo y al "morfoespacio" o conjunto de los diferentes fenotipos (A, B, C, ...) accesibles a partir de aquél. La tesis fundamental que subyace al modelo es que la introducción de novedades en el mundo orgánico resulta posible a partir de determinadas perturbaciones sobre los valores de los parámetros morfogenéticos de un sistema de desarrollo que, en cambio, permanece inalterado como tal. Esto podrá suceder a condición de que una serie continuada de perturbaciones sobre los valores del

sistema, sin traducción aparente en los fenotipos desarrollados, haya situado a los miembros de una determinada población (como e_1) en un punto (o "bifurcación") en el que el salto hacia un nuevo fenotipo sea posible a partir de una nueva perturbación, esta vez mínima, sobre alguno de tales valores.



ESPACIO PARAMÉTRICO

Espacio paramétrico de los estados fenotípicos accesibles a partir de un sistema de desarrollo definido, idealmente, mediante dos parámetros morfogénéticos (x e y). El espacio comprende un número finito de fenotipos discontinuos (A, B, ..., F). Las perturbaciones de los valores de los parámetros morfogénéticos pueden ocasionar la transformación de un 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). La población de organismos e_2 se encuentra firmemente asentada en su fenotipo (A) y es, en consecuencia, una población muy estable. La población e_1 , en cambio, se encuentra al límite de operar una transformación que situará a algunos de sus miembros en un nuevo fenotipo (muy probablemente, en el fenotipo E). Ilustración basada en Alberch (1989: 51; y 1991: 16).

Se trata, en definitiva, de un modelo que sirve para dar simultáneamente cuenta del carácter al mismo tiempo conservador (en cuanto a recursos y mecanismos desplegados) e innovador (en cuanto a la variedad de las estructuras resultantes) de la evolución natural. Un modelo que, como observó Alberch, se ofrece además como una buena respuesta, en términos macro-evolutivos, a la demanda de robustez en la organización y funcionamiento interno de los organismos para sobrellevar la agresividad del ambiente y, simultáneamente, de suficiente flexibilidad para responder a las mudanzas de un medio en constante cambio ²⁷.

4. EVO-DEVO Y COGNICIÓN

El ámbito de aplicación habitual de los supuestos de la Evo-Devo ha sido, hasta ahora, el de la evolución de los planes básicos de diseño a través de las modificaciones operadas en la regulación del desarrollo de la compartimentación y establecimiento de la identidad de los segmentos que componen los organismos. El éxito más notable atribuible a la disciplina, y al que probablemente debe buena parte de la respetabilidad de que hoy disfruta, ha sido la constatación del carácter altamente conservador de los mecanismos implicados y del amplio alcance que modificaciones mínimas operadas sobre ellos pueden tener sobre los diseños alcanzados. Esto no significa, sin embargo, que la Evo-Devo sea, por definición, una disciplina dedicada al estudio de la evolución de los diseños corporales básicos o que no pueda aspirar a alcanzar éxitos tan notables en dominios de aplicación diferentes. Por lo que respecta a los intereses particulares de este trabajo, Paul Griffith afirma, por ejemplo, que “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 psicológica²⁸”. En este terreno, la Evo-Devo debe además servir para introducir un contrapunto internista a la aplicación irrestricta del concepto de “adaptación” a las condiciones ambientales o externas en la explicación evolutiva de la mente que caracteriza a la psicología evolucionista²⁹.

No hay que olvidar, por otra parte, que la aplicación de la Evo-Devo a la explicación evolutiva de las funciones mentales cuenta con un terreno de transición natural en el estudio evolutivo de la diversidad formal a que obedece el sistema nervioso y, más en concreto, el cerebro de los organismos complejos, dominio en el que resulta posible alegar un buen número de contribuciones importantes³⁰. Lo que a continuación nos proponemos es ofrecer un modelo para la explicación evolutiva de un aspecto particular de la cognición humana, el sistema computacional del que se sirve la facultad lingüística propia de la especie, basado en la idea de que se trata de un fenotipo particular dentro de un espacio muy restringido de fenotipos posibles. Pretendemos dar apoyo a dos tesis fundamentales. La primera consiste en que las transiciones, asimismo posibles entre tales fenotipos, a la que atribuimos un carácter saltacionista, deben ser explicadas como resultado de perturbaciones mínimas operadas sobre el sistema de desarrollo que da lugar a ellos. La segunda tesis es que tales perturbaciones se traducen, en primer término, en modificaciones cuantificables en la base cortical requerida por cada fenotipo computacional que, en último término, se traducen en modelos de computación cualitativamente distantes. Es en este sentido en el que consideramos que nuestro modelo ofrece una vía de unificación entre la explicación en términos estricta-

mente neuro-anatómicos y en términos computacionales o abstractos de la evolución del fenotipo cognitivo humano.

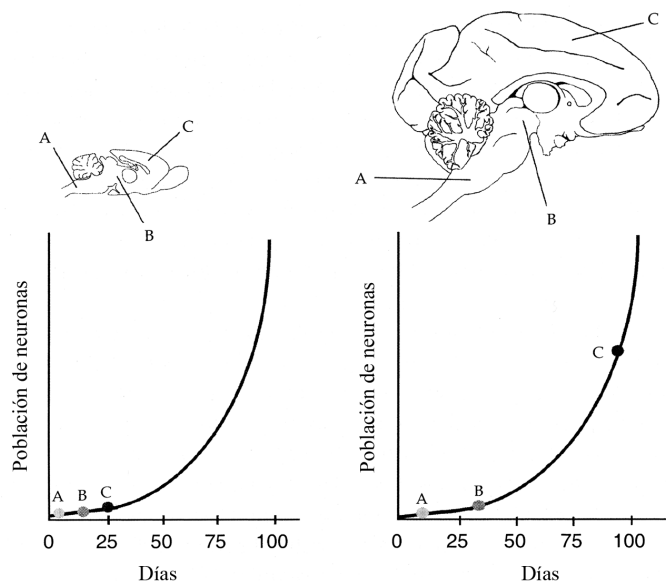
5. HETEROCRONÍAS CEREBRALES

En diversos trabajos recientes el tamaño y conectividad del cortex cerebral humano ha sido puesto con relación a alteraciones en el arranque y culminación de determinadas fases de la producción del tejido neuronal. Esto significa que ciertos aspectos de la configuración y de la funcionalidad del cerebro pueden ser explicados apelando al concepto de *heterocronía* anteriormente comentado. Quisiéramos destacar, fundamentalmente, los siguientes datos, cuya interpretación en términos cognitivos será el objeto de la siguiente sección.

1. Peter Kaskan y Barbara Finlay señalan que un incremento en las tasas de producción de células precursoras o una prolongación del periodo de citogénesis durante el desarrollo embrionario puede originar importantes diferencias en el tamaño cerebral³¹. Estos autores definen exactamente la "citogénesis" como el periodo 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. 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, tal como ilustra la figura inferior.

2. En esta misma dirección, Pasko Rakic y David Kornack ofrecen algunas cuantificaciones reveladoras³². 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 periodo 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 y Kornack 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 neocórtex y de las novedades cognitivas y conductuales asociadas a ella ³³.



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 (der.) en comparación con las estructuras homólogas de los roedores (izq.). Se refleja, además, que el mayor desplazamiento registrado en la citogénesis del córtex (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. La imagen está tomada de Kaskan & Finlay (2001: 20).

Lo señalado hasta aquí significa que ciertos rasgos especialmente distintivos del cerebro humano, y directamente relevantes para la interpretación cognitiva que abordaremos en la siguiente sección, remiten a un proceso heterocrónico de "peramorfosis" por "terminación tardía" (o "hipermorfosis"), operado además en dos niveles o estadios sucesivos:

- a. *terminación tardía del proceso de división celular simétrica*, con la consiguiente sobreproliferación de precursores neuronales, y
- b. *terminación tardía del proceso de citogénesis*, con el consiguiente incremento exponencial del número de neuronas sujetas a migrar a la estructura cortical en formación.

Existen, además, otros procesos añadidos de terminación tardía cuyo efecto podemos considerar relacionado y acumulativo con relación a los dos procesos básicos comentados:

3. prolongación del crecimiento fetal del cerebro humano veinticinco días más que en el caso de los monos,
4. prolongación de la mielinización del neocortex (especialmente del cortex frontal) hasta los doce años (en los rhesus se detiene a los tres años y medio), y
5. prolongación del crecimiento dentrítico hasta los veinte años, mucho más allá de lo conocido en cualquier otra especie con un parentesco evolutivo cercano ³⁴.

Como han señalado diferentes autores, todos estos factores han podido determinar además, como simples efectos laterales, ciertas modificaciones en el cerebro humano, como una estructuración más claramente laminada, nucleada y subdividida del cortex. En la siguiente sección proponemos cómo pudo afectar todo ello a las capacidades de cómputo del cerebro humano y su papel en el proceso evolutivo de la facultad del lenguaje.

6. CONSTRICCIONES INTERNAS EN EL DESARROLLO DEL CEREBRO Y LA EVOLUCIÓN DEL SISTEMA COMPUTACIONAL DEL LENGUAJE

Nuestra propuesta sobre la repercusión de estas alteraciones operadas en el desarrollo del cerebro en la evolución humana es que han servido para dotar a la especie del sistema de computación del que se sirve la facultad del lenguaje (en adelante, FL). Es cierto que cuanto acabamos de describir se refiere únicamente al crecimiento y reestructuración del cortex cerebral, pero entendemos que esta remodelación en el nivel cortical ha sido precisamente el factor que ha facilitado la implantación en el cerebro de un sistema computacional con el grado de complejidad requerido para el procesamiento de las expresiones lingüísticas. Nuestra imagen del sistema computacional de la FL se aproxima mucho al modelo de "gramática de los ganglios basales" desarrollado por Philip Lieberman ³⁶, basado en la distinción fundamental entre:

1. un *generador de patrones*, cuyo mecanismo de excitación e inhibición se localiza en los ganglios basales, y
2. un *espacio de memoria de trabajo*, que concretamente localiza en el área de Broca ³⁷.

El sistema es descrito en su conjunto por Lieberman como una máquina de secuenciación repetitiva que funciona concertadamente cuando caminamos, hablamos o comprendemos una oración. Nos adherimos a esta caracterización, que contiene además algunas implicaciones que compartimos. Una de ellas es que este sistema podría asistir a las computaciones propias de capacidades diferentes a la lingüística; otra, no menos inter-

esante, es que acaso pudiera encontrarse presente en otras especies, aunque naturalmente dando asistencia a habilidades no lingüísticas (e incluso no comunicativas). Retomaremos esta cuestión en la sección de conclusiones.

Desde nuestro punto de vista, el componente que realmente permite el tipo de computación compleja propio de la FL es el espacio de memoria de trabajo, por tanto, el componente cortical del sistema. A este respecto, nos interesa introducir dos observaciones importantes:

1. Los ganglios basales, a diferencia del cortex, vienen siendo descritos como una estructura muy conservadora en términos evolutivos³⁸. Se ha señalado, además, que frente a la pauta de desarrollo exponencial propia del cortex (ya comentada arriba), el desarrollo de los ganglios basales obedece a una pauta puramente lineal³⁹, lo que probablemente significa que no es en esta estructura en la que debemos esperar las principales novedades en lo que respecta a la funcionalidad del sistema en su conjunto.

2. No está demasiado claro, sin embargo, que debemos comprometernos a localizar el espacio de memoria de trabajo en el área de Broca, si bien está más allá de toda duda la implicación de esta estructura en el procesamiento lingüístico⁴⁰. Es cierto que los procesos de subdivisión o parcelación del cortex que hemos presentado arriba como efectos laterales de su crecimiento podrían haber encapsulado esta función en esa región. Sin embargo, tampoco es descartable que sea desempeñada por circuitos con proyecciones más amplias entre las zonas frontal y parietotemporal⁴¹. Se trata de un aspecto que debemos dejar abierto.

Pero nuestra posición es, sobre todo, congruente con el hecho de que, desde el punto de vista del análisis formal de la computación⁴², el acceso a niveles computacionales de complejidad creciente se obtiene a través de la habilitación de una mayor potencia en la memoria, tal como se aprecia revisando los tipos computacionales básicos considerados en la Jerarquía de Chomsky:

- Tipo 3 o “sistemas regulares”, que no requieren memoria propiamente dicha, porque cada nuevo paso se aplica teniendo únicamente en cuenta el aplicado inmediatamente antes. Así, por ejemplo, es regular el lenguaje a^* (cualquier secuencia formada por cero a más as), así como los lenguajes a^*b^* (una secuencia posiblemente nula de as , seguida por una secuencia posiblemente nula de bs), a^nb^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). Los sistemas regulares son aptos, en definitiva, para un tipo de procesamiento estrictamente lineal.

- Tipo 2 o “sistemas insensibles al contexto”, que introducen ya una “pila de memoria” que incrementa el nivel de complejidad de las computa-

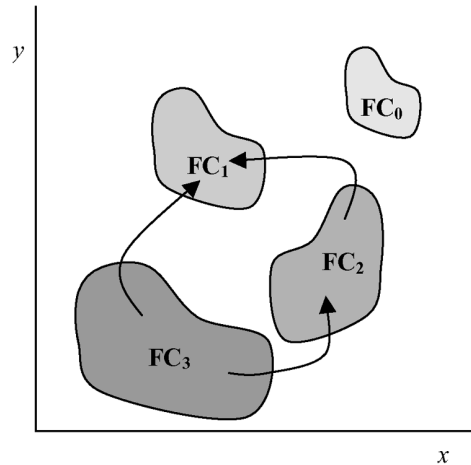
ciones accesibles. Este sistema permite la computación de lenguajes en cambio inaccesibles para el Tipo 3, como por ejemplo, el lenguaje $a^n b^n$ (una secuencia de *as* seguida por una secuencia de *igual* número de *bs*). La razón es que la pila constituye un espacio de trabajo adicional donde podemos ir almacenando los símbolos que hemos generado (por ejemplo tres *as*) y que vamos vaciando a medida que añadimos *bs* 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 momento en que escribimos la última *b* y borramos la primera *a* que almacenamos en memoria.

- Tipo 1 o “sistemas sensibles al contexto”, dotados de una “pila de memoria extendida” capaz de computar secuencias con relaciones de dependencia cruzadas entre sus componentes ($a_i a_k b_j b_l$). 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, dando lugar a un tipo de estructura que escapa a la pila de memoria simple de un sistema de Tipo 2. Así, en la secuencia superior el sistema debe mantener activa la pila que permite computar la estructura anidada de tal secuencia, al igual que en el Tipo 2, pero en este caso la introducción de cada nuevo elemento una vez que se ha introducido la pila no permite ir aligerando sucesivamente la memoria, ya que los elementos deben mantenerse activos en ella hasta que aparezca aquel con el que concretamente contrae la relación de dependencia.

- Tipo 0 o “sistemas irrestrictos”, con una capacidad de memoria ilimitada y por tanto capacitada para cualquier tipo de cómputo. Se trata, probablemente, de un tipo de sistema irrealizable de manera natural y que por eso no nos interesa considerar aquí con detalle ⁴³.

El hecho de que en las lenguas naturales registremos tanto relaciones de carácter puramente lineal, como relaciones de anidamiento y dependencias cruzadas, significa que el sistema computacional de la FL tiene el comportamiento propio de un sistema de Tipo 1 o “sensible al contexto” con una “pila de memoria extendida” ⁴⁴.

Nuestra interpretación en términos evolutivos de todo lo anterior es que los diferentes tipos computacionales de la Jerarquía de Chomsky representan los diferentes fenotipos posibles en un morfoespacio, cuyos parámetros morfogénéticos guardan relación con los factores que han instigado el desarrollo del cortex cerebral en el curso de la evolución humana. Lo representamos en la siguiente figura, en la que cada tipo computacional abstracto se convierte en un fenotipo computacional natural.



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 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 éstos se explica por las limitaciones naturales que puedan darse sobre los factores paramétricos implicados.

El espacio paramétrico de fenotipos cognitivos computacionales que proponemos posee exactamente las mismas propiedades que los morfoespacios propuestos por Alberch en sus trabajos. 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 (FC₃) y un sistema insensible al contexto (FC₂). Es importante tener en cuenta, no obstante, que el hecho de que exista discontinuidad en la *variación* no está reñido con la idea de cambio gradual en el nivel de los *procesos*. Esta es, de hecho, una característica fundamental del concepto de “emergencia de punto crítico” desarrollado por Robert Reid ⁴⁵. 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 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 (FC₁), sería el que facilitó en su momento la emergencia del lenguaje humano.

7. UNA CONSIDERACIÓN FINAL

Un aspecto importante de las ideas de Pere Alberch, que ya hemos destacado, consiste en la consideración de que los sistemas de desarrollo son en sí mismos muy conservadores y que la introducción de novedades evolutivas tiene lugar no a través de la aparición de nuevos sistemas o de nuevos parámetros morfogenéticos en sistemas vigentes, sino de perturbaciones operadas sobre los valores de los parámetros de sistemas ampliamente extendidos en el mundo orgánico. Nuestra adhesión a este planteamiento de Alberch tiene una interesante implicación teórica con la que nos gustaría concluir este trabajo.

Desde que Marc Hauser, Noam Chomsky y Tecumseh Fitch plantearan el debate hace unos años, se viene discutiendo si el sistema computacional es o no la dimensión del lenguaje en la que se encuentran sus rasgos más específicos con relación a otras facultades de la cognición animal ⁴⁶. La idea preferida por estos autores es, precisamente, que el sistema computacional de las lenguas naturales es una facultad cognitiva que contiene innovaciones muy radicales desde el punto de vista evolutivo. Defienden que es probable que otras formas de la cognición animal (incluyendo otras formas de la cognición humana, salvo de forma subsidiaria al propio lenguaje) no alcancen siquiera el tipo de recursividad formal no trivial que se obtiene con el fenotipo mental que nosotros hemos relacionado con las gramáticas de Tipo 2, siendo que el lenguaje se sitúa ya indiscutiblemente en el Tipo 1 ⁴⁷. Esto les lleva a concluir que la FL contiene elementos sin equivalente

conocido en otras especies y cuya explicación evolutiva requiere modelos que no remitan a la existencia de ancestros en que dichos elementos pudieran estar ya hasta cierto punto presentes.

El modelo de explicación que nosotros hemos aplicado en este texto permite, en cambio, afirmar que el carácter aparentemente excepcional del sistema computacional de la FL no supone en modo alguno desvincular su evolución de la de formas de cognición si se quiere inferiores. Lo que nosotros afirmamos es que se puede llegar al tipo computacional propio de la FL a través del mismo sistema de desarrollo propio de sistemas computacionales con relación a los cuales el lingüístico representa obviamente un salto. Esto significa que pueden existir diferencias de carácter cualitativo en los fenotipos alcanzados y, no obstante, "paralelismos en los generadores subyacentes", usando la expresión de Stephen Gould ⁴⁸. Esta es nuestra idea fundamental, la cual nos permite además concluir que en modo alguno es descartable que otras especies hayan podido llegar a dicho fenotipo computacional, aunque en su caso asociándose a otras formas de comportamiento, comunicativo o no. Se trata de una cuestión de carácter estrictamente empírico.

Creemos, en definitiva, que la aplicación de las ideas de Pere Alberch al caso del lenguaje nos permite dar respuesta a la intuición de que el lenguaje es en cierto modo excepcional, sin necesidad de explicar su evolución situándonos en tesis "excepcionalistas" de difícil encaje en la racionalidad científica.

NOTAS

- 1 Este trabajo ha sido realizado al amparo del proyecto de investigación "Biolingüística: fundamento genético, desarrollo y evolución del lenguaje" (HUM2007-60427/FILO), subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia con financiación parcial FEDER. Ha recibido, asimismo, el apoyo de la Generalitat de Catalunya a través de la ayuda 2005SGR 00753 Lingüística Teòrica concedida al CLT de la UAB.
- 2 Evo-Devo cuenta desde 1999 con el reconocimiento oficial de "rama de investigación independiente" por parte de la Society for Integrative Comparative Biology (SICB). Véanse algunos comentarios justificatorios en Goodman y Coughlin (2000), Hall (2003) y Hall y Olson (2003b). La autonomía disciplinar de la Evo-Devo es además consistente con la diversidad de corrientes que se manifiestan en su seno, tal como se comenta más abajo en esta misma sección. Véase Hall (1999), Hall (2002), Robert (2004) y Carroll (2005) como presentaciones de la disciplina.
- 3 Müller (2007) señala que cada uno de estos asuntos dotan de contenido a las dos agendas de trabajo que coexisten en Evo-Devo: relaciona el primero con la "agenda evo-devo" y el segundo con la "agenda devo-evo". Compete a "evo-devo" el estudio del origen de los sistemas de desarrollo y de la evolución y diversificación de los procesos de desarrollo; compete en cambio a "devo-evo" el estudio de la cronología y dirección de la diversificación, del origen de las innovaciones morfológicas y de la organización de los planes corporales de los organismos (Müller 2007: 504). Para evitar complicaciones terminológicas, en este trabajo, aunque más directamente relacionado con la "agenda devo-evo", haremos únicamente uso de la denominación genérica Evo-Devo.
- 4 Véase la reconstrucción histórica de este capítulo de la biología que ofrecen trabajos como Amundson (2005) o los recopilados en Laubichler y Maienschein (2007).
- 5 Como ya apuntara Garstang (1922), los estadios larvales también se enfrentan a los rigores de la vida. El concepto de "canalización" de Waddington (1957), una figura hoy considerada pionera de la Evo-Devo, puede también ser considerada un antecedente de esta posición. De acuerdo con Waddington, 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. Waddington avanzó así la idea de que ciertas constricciones sobre el desarrollo puede ser directamente efecto de la selección natural. Véase un comentario en este sentido en Maynard Smith, et al. (1985: 270).
- 6 Remitimos al lector a los abundantes casos reseñados en Gould (1977: capítulo 8).
- 7 En palabras de Hall y 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 lo son los genes y las mutaciones" (la traducción es nuestra).
- 8 Para una síntesis de todos estos mecanismos, véase Gilbert (2003: Parte I).
- 9 La estimación que se manejaba hasta hace poco tiempo de la divergencia genética entre humanos y chimpancés era de cerca de un 1%, pero ha sido corregida recientemente y situada en torno al 11% (Marqués-Bonet et al.

- 2009). Esto no significa que debemos pasar ahora a reconsiderar radicalmente nuestra distancia en términos, por ejemplo, intelectuales con relación a otros primates superiores. La distancia es en todo caso manifiesta y ese único 1% anteriormente estimado podría ser suficiente, teniendo en cuenta todos los mecanismos de regulación del desarrollo considerados arriba, para abrir la incuestionable brecha que nos separa de nuestros parientes vivos más próximos en términos evolutivos. Lo mismo se aplica con relación a nuestra especie hermana extinta, *Homo neandertalensis*. Se ha adelantado que la secuencia casi completa de su genoma, cuya publicación se anuncia para este mismo año, podría arrojar una divergencia de un 0.1%. De nuevo, pequeños cambios en los mecanismos de regulación del desarrollo dentro de este estrecho margen podrían ser causa, también en este caso, de diferencias importantes entre esa especie y la nuestra. Sobre la cuestión de la distancia cognitiva y comportamental entre las dos especies, véase la reciente revisión de Balari, et al. (2008).
- 10 Véase Jablonka & Lamb (1995), quienes hablan de la transmisión no sólo de un genotipo, sino también del “fenotipo de ese genotipo”, y han establecido la idea de un “sistema de herencia epigenética”.
 - 11 Véase Jablonka & Lamb (2005).
 - 12 Véase Griffiths & Gray (1994), Griffiths & Knight (1998), Oyama (2000), Oyama et al. (2001) y Griffiths & Gray (2005).
 - 13 Véanse en Raff (1997: 23) algunos comentarios importantes sobre la dificultad de integrar en el desarrollo las estructuras favorecidas por la presión ambiental. Esta visión en términos de conflicto entre el cambio evolutivo y el crecimiento individual, que Raff remite históricamente a Walter Garstang (1868-1949), da claramente cuenta de la imposibilidad de desligar una y otra dimensión en la explicación evolutiva.
 - 14 Véase especialmente Gould (1977: Parte I).
 - 15 La idea cuenta no obstante con claros antecedentes predarwinianos, muy destacadamente el de Richard Owen (1804-1892), propios por tanto de un contexto intelectual no propiamente evolucionista, aunque centrado en la constatación de tipos orgánicos ideales (o “arquetipos”) que evidenciaban la continuidad del mundo orgánico. Esta idea, como destaca Amundson (2005) en su esfuerzo historiográfico de rehabilitación de la biología predarwiniana, debe ser vista como un paso previo crucial en el desarrollo de la teoría de la evolución mediante la selección natural. Karl Ernst von Baer (1792-1876), además, identificó esos tipos ideales con determinados estadios del desarrollo embrionario, dando pie a la idea de que diferentes tipos de organismos en parte comparten y en parte superan los estadios de desarrollo (y no los estados adultos) de otros organismos inferiores. Sobre todas estas cuestiones véase especialmente Hall (1999: cap. 5), donde, asimismo, se apunta algún antecedente propiamente evolucionista de la tesis recapitulatoria de Haeckel.
 - 16 En este sentido, resulta de nuevo crucial Gould (1977: Parte II).
 - 17 Raff (1997: 273).
 - 18 En esta misma línea, véase el comentario de Hall (1999: 99) a propósito del concepto de “Bauplan”.
 - 19 Para una primera aproximación al concepto de “constricción”, véase Schwenk & Wagner (2003). En general, la idea de constricción se refiere a cualquier condicionante interno al organismo capaz de romper la “isotropía” (es decir, el carácter puramente azaroso o no sesgado en dirección alguna) que la teoría de la selección natural atribuye a la variedad generada espontáneamente en las poblaciones (véase Gould 2002: 171). En Maynard Smith, et al. (1985) se

- presenta un amplio catálogo de posibles fuentes de restricción sobre el proceso evolutivo.
- 20 La distinción entre los sentidos “positivo” y “negativo” del concepto de restricción procede de Gould (2002: 1054 y siguientes).
- 21 Esta posición es, en efecto, más propia de la ortodoxia que representa el ultradarwinismo (véanse Dennet 1995 y Dawkins 1996 como textos representativos de esta posición) que del propio Darwin y de sus más directos seguidores. Darwin reconoce la importancia de las restricciones impuestas por el desarrollo casi al inicio mismo de *El origen de las especies*, concretamente a través del fenómeno que “correlaciona” el desarrollo de unos rasgos con el de otros, con relación al cual afirma, además, que “cambios importantes en el embrión o larva ocasionarán probablemente cambios en el animal o adulto” (Darwin 1859: 64). Huxley (1893: 223) también reconocía abiertamente que, a menudo, a la selección natural no le cabía sino actuar sobre variantes ya elaboradas por la direccionalidad que espontáneamente muestran ciertos cambios operados durante el desarrollo. Ninguno de los dos llegó a cuestionar, por supuesto, la superioridad de la selección natural como mecanismo evolutivo.
- 22 Véase especialmente Alberch (1980, 1989 y 1991).
- 23 La determinación últimamente genética de los parámetros morfogenéticos (véase, por ejemplo, Alberch 1991: 15) justifica la exclusión de los factores de tipo ambiental como posibles parámetros en el sistema de desarrollo. Alberch se aparta en este aspecto particular de la llamada Teoría de los Sistemas de Desarrollo (TSD; véanse las referencias aludidas en la nota 12), a la que de otro modo se aproximan mucho sus ideas. La TSD propugna, en efecto, la indiferenciación en términos de protagonismo causal de los factores orgánicos (o internos) y de los factores ambientales (o externos) que puedan incidir sobre el desarrollo. De hecho, la TSD considera que dicotomías como “interno” / “externo” son puramente artificiales y que deben ser superadas por la biología teórica. Plantea, por consiguiente, que no existe algo así como una delimitación clara entre el organismo y el ambiente. La cuestión se nos antoja en gran medida metafísica, más que biológica (para una crítica de TSD en términos semejantes, véase Robert, et al. 2001, así como la respuesta de Jablonka & Lamb 2002). Sobre el modelo de Alberch, conviene aclarar que la exclusión del factor ambiental no significa que no le conceda importancia como agente activo en el desarrollo y la evolución. Significa que se trata de un tipo de factor que puede naturalmente “incidir” sobre los valores de los parámetros del sistema, pero que no forman parte de éste, al que Alberch concibe como una característica interna al organismo.
- 24 Véase Kelso (1995: 7) y Thelen & Smith (1994: 12).
- 25 Véase especialmente Mayr (1985: capítulo 4; y 2004: capítulo 2).
- 26 Sobre la idea de la ocupación discontinua de los morfoespacio y su relación con las dinámicas internas del desarrollo, véase el trabajo clásico de Raup (1966).
- 27 Véase Alberch (1991: 17-18).
- 28 Griffiths (2007: 196). Véanse, además, los comentarios y declaraciones programáticas de Griffiths & Stotz (2000), Amundson (2006) y Finlay (2007). Para el caso del lenguaje, véanse, asimismo, los comentarios, también programáticos, de Chomsky (2005, 2008 y 2009)

- 29 Véase, entre otras fuentes, Pinker (1997), Plotkin (1997) o Buss (2007), así como las aplicaciones al caso particular de la evolución del lenguaje de Pinker & Bloom (1990) o Jackendoff (2002).
- 30 Ciñéndonos al caso de la evolución cerebral de los primates, podemos destacar los trabajos contenidos en Parker, Langer & McKinney (2000), Falk & Gibson (2001) o Minugh-Purvis & McNamara (2001).
- 31 Kaskan & Finlay (2001).
- 32 Rakic & Kornack (2001).
- 33 El gen o genes “candidatos” podrían encontrarse entre los documentados en Benítez Burraco (2009: 80-81).
- 34 Con relación a estos últimos puntos, véase Gibson (1991), Parker & McKinney (1999) y McKinney (2000).
- 35 Véase, por ejemplo, Deacon (2000) o Hofman (2001).
- 36 Lieberman (2006).
- 37 Lieberman (2006) precisa que este sistema se sirve de un circuito cortico-es-trial identificad en Cummings (1993) como “circuito prefrontal-dorsolateral”.
- 38 Véase Reiner, et al. (1984).
- 39 Hofman (2001).
- 40 Véase, entre otros, Embick et al. (2000), Grodzinsky (2000), Moro, et al. (2001) y Musso *et al.* (2003).
- 41 Como se defiende, por ejemplo, en Aboitiz & García (1997) o Aboitiz, et al. (2006).
- 42 Véase, por ejemplo, Hopcroft & Ullman (1979) y Weir (1994).
- 43 Véase, no obstante, el comentario que acompaña a la figura inferior.
- 44 Aunque probablemente “débil” dentro de esta categoría. Véase Joshi (1985). En Uriagereka (2008) se pueden encontrar algunos comentarios de gran interés sobre la idea de “pila de memoria extendida” desde el punto de vista evolutivo.
- 45 Reid (2007: Cap. 8). La historia del concepto se puede retrotraer hasta Bateson (1894).
- 46 Véase Hauser, et al. (2002), así como las aclaraciones en Fitch, et al. (2005).
- 47 En Hauser & Fitch (2004) se presenta un diseño experimental para poner a prueba tal afirmación. Sus resultados se discuten también experimentalmente en Gentner, et al. (2006).
- 48 Gould (2002: 1090 y siguientes).

REFERENCIAS

- Aboitiz, F. & R. García (1997), "The evolutionary origin of the language areas in the human brain. A neuroanatomical perspective", *Brain Research Reviews* 25: 381-396.
- Aboitiz, F., R. García, E. Brunetti & C. Bosman (2006), "The origin of Broca's area and its connections from an ancestral working memory network", in Y. Grodzinsky & K. Amunts (eds.), *Broca's Region*. Nueva York: Oxford University Press, pp. 3-16.
- Alba, D.B. (2002), "Shape and stage in heterochronic models", in N. Minugh-Purvis & K.J. McNamara (eds.), *Human Evolution Through Developmental Change*. Baltimore (MD) y Londres: The Johns Hopkins University Press, pp. 28-50.
- Alberch, P. (1980), "Ontogenesis and morphological diversification", *American Zoologist* 20: 653-667.
- Alberch, P. (1989), "The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution", *Geobios* 12 (mémoire spécial): 21-57.
- Alberch, P. (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.
- Amundson, R.A. (2005), *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought. Roots of Evo-Devo*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Amundson, R.A. (2006), "EvoDevo as cognitive psychology", *Biological Theory* 1(1): 10-11.
- Balari, S, A. Benítez Burraco, M. Camps, V.M. Longa, G. Lorenzo & J. Uriagereka (2008), "¿Homo loquens neandertalensis? En torno a las capacidades simbólicas y lingüísticas del Neandertal?", *Munibe Antropología-Arkeología* 59: 3-24.
- Bateson, W. (1894), *Materials for the Study of Variation Treated with Special Regard to Discontinuity in the Origin of Species*. Londres: Macmillan.
- Benítez Burraco, A. (2009), *Genes y lenguaje. Aspectos ontogenéticos, filogenéticos y cognitivos*. Barcelona: Reverté.
- Buss, D.M. (2007), *Evolutionary Biology: The New Science of the Mind*. Boston (MA): Allyn and Bacon.
- Carroll, S.B. (2005), *Endless Forms Most Beautiful. The New Science of Evo-Devo*. Nueva York: Norton & Company.
- Chomsky, N. (2005). "Some simple evo-devo theses: how true might they be for language?", *Evolution of Human Language: the Morris Symposium*. Stony Brook (NY): SUNY.
- Chomsky, N. (2008), "The biolinguistic program: where does it stand today?", ms. MIT.
- Chomsky, N. (2009), "Opening remarks", in M. Piattelli-Palmarini, J. Uriagereka & P. Salaburu (eds.), *Of Minds and Language. A Dialogue with Noam Chomsky in the Basque Country*. Oxford: Oxford University Press.
- Cummings, J.L. (1993), "Frontal-subcortical circuits and human behavior", *Archives of Neurology* 50: 873 - 880.
- Darwin, Ch. (1859), *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: Murray [citado por la edición en castellano, *El origen de las especies*. Madrid: Austral, 1988].
- Dawkins, R. (1996), *Climbing Mount Improbable*, New York: W.W. Norton and Co.
- Deacon, T.W. (2000), "Heterochrony in brain evolution. Cellular versus morphological analyses", in S.T. Parker, J. Langer & M.L. McKinney (eds.), *Biology*,

- Brains, and Behavior. The Evolution of Human Development.* Santa Fe (NM) y Oxford: School of American Research Press / James Currey, pp. 41-88.
- Dennett, D.C. (1995), *Darwin's Dangerous Idea. Evolution and the Meaning of Life.* New York: Simon & Schuster.
- Embick, D., A. Marantz, Y. Miyashita, W. O'Neil & K.L. Sakai (2000), "A syntactic specialization for Broca's area", *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97(11): 6150-6154.
- Falk, D. & K.R. Gibson (eds.) (2001), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Finlay, B.L. (2007), "Endless minds most beautiful", *Developmental Science* 10(1): 30-34.
- Fitch, T. & M.D. Hauser (2004), "Computational constraints on syntactic processing in a non-human primate", *Science* 303: 377-380.
- Fitch, T., M.D. Hauser & N. Chomsky (2005), "The evolution of language: clarifications and implications", *Cognition* 97: 179-210.
- Garstang, W. (1922), "The theory of recapitulation. A critical restatement of the biogenetic law", *Journal of the Linnean Society (Zoology)* 35: 81-101.
- Gentner, T.Q., K.M. Fenn, D. Margoliash & H. Nusbaum (2006), "Recursive syntactic pattern learning by songbirds", *Nature* 440: 1204-1207.
- Gibson, K.R. (1991), "Myelinization and brain development: a comparative perspective on questions of neoteny, altriciality, and intelligence", in K.R. Gibson, & A.C. Petersen (eds.), *Brain Maturation and Cognitive Development. Comparative and Cross-Cultural Perspectives.* Nueva York: Aldine de Gruyter, pp. 29-64.
- Gilbert, S.F. (2003), *Developmental Biology.* Seventh edition. Sunderland (MA): Sinauer.
- Goodman, C.S. & B.C. Coughlin (2000), "The evolution of evo-devo biology", *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97(9): 4424-4425.
- Gould, S.J. (2002), *The Structure of Evolutionary Theory.* Cambridge (MA): Belknap Press [citado por la edición española, *La estructura de la teoría de la evolución.* Barcelona: Tusquets, 2004].
- Gould, S.J. (1977), *Ontogeny and Phylogeny.* Cambridge (MA) y Londres: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Griffiths, P.E. & R.D. Gray (1994), "Developmental systems and evolutionary explanations", *The Journal of Philosophy* XCI: 277-304.
- Griffiths, P.E. & R.D. Gray (2005), "Discussion: Three ways of misunderstand developmental systems theory", *Biology and Philosophy* 20: 417-425.
- Griffiths, P.E. & R.D. Knight (1998), "What is the developmentalist challenge?", *Philosophy of Science* 65: 253-258.
- Griffiths, P.E. & K. Stotz (2000), "How the mind grows: a developmental perspective on the biology of cognition", *Synthese* 122: 29-51.
- Griffiths, P.E. (2007), "Evo-Devo meets the mind: towards a developmental evolutionary biology", in R. Brandon & R. Sansom (eds.), *Integrating Evolution and Development.* Cambridge (MA): The MIT Press, pp. 195-226.
- Grodzinsky, Y. (2000), "The neurology of syntax: language use without Broca's area", *Behavioral and Brain Sciences* 23: 1-71.
- Hall, B.K. (1999), *Evolutionary Developmental Biology.* Second edition. Dordrecht: Kluwer Academic.
- Hall, B.K. (2002), "Evolutionary developmental biology: where embryos and fossils meet", in N. Minugh-Purvis & K.J. McNamara (eds.), *Human Evolution*

- Through Developmental Change*. Baltimore (MD) y Londres: The Johns Hopkins University Press, pp. 7-27.
- Hall, B.K. (2003), "Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms", *International Journal of Developmental Biology* 47: 491-495.
- Hall, B.K. & W.M. Olson (eds.) (2003a), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Hall, B.K. & W.M. Olson (2003b), "Introduction", in B.K. Hall & W.M. Olson (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press, pp. xiii-xvi.
- Hauser, M.D., N. Chomsky & T. Fitch (2002), "The Faculty of Language: What is it, who has it, and how did it evolve?", *Science* 298: 1569-1579.
- Hofman, M.A. (2001), "Brain evolution in hominids: are we at the end of the road?", in D. Falk & K.R. Gibson (eds.), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 113-127.
- Hopcroft, J.E. & J.D. Ullman (1979), *Introduction to Automata Theory, Languages, and Computation*. Reading (MA): Addison Wesley.
- Huxley, T.H. (1893), *Darwiniana*. Kessinger Publishing.
- Jablonka, E. & M.J. Lamb (1995), *Epigenetic Inheritance and Evolution. The Lamarckian Dimension*. Oxford: Oxford University Press.
- Jablonka, E. & M.J. Lamb (2002), "Creating bridges or rifts? Developmental systems theory and evolutionary developmental biology", *BioEssays* 24(3): 290-291.
- Jablonka, E. & M.J. Lamb (2005), *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Jackendoff, R. (2002), *Foundations of Language. Brain, Meaning, Grammar, Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Joshi, A.K. (1985), "Tree adjoining grammars: How much context-sensitivity is required to provide reasonable structural descriptions?", in D.R. Dowty, L. Karttunen & A.M. Zwicky (eds.), *Natural Language Parsing. Psychological, Computational, and Theoretical Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 206-250.
- Kaskan, P.M. & B.L. Finlay (2001), "Encephalization and its developmental structure: How many ways can a brain get big?", in D. Falk & K.R. Gibson (eds.), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 14-19.
- Kelso, J.A.S. (1995), *Dynamic Patterns: The Self-Organization of Brain and Behavior*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Laubichler, M.D. & J. Maienschein (eds.) (2007), *From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Lieberman, P. (2006), *Toward an Evolutionary Biology of Language*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Marques-Bonet, T., J. M. Kidd, M. Ventura, T.A. Graves, Z. Cheng, L.W. Hillier, Z. Jiang, C. Baker, R. Malfavon-Borja, L.A. Fulton, C. Alkan, G. Aksay, S. Girirajan, P. Siswara, L. Chen, M.F. Cardone, A. Navarro, E.R. Mardis, R.K. Wilson & E.E. Eichler (2009), "A burst of segmental duplications in the genome of the African great ape ancestro", *Nature* 457: 877-881.
- 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, E. (1985), *This is Biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Mayr, E. (2004), *What Makes Biology Unique. Considerations on the Autonomy of a Scientific Discipline*. New York: Cambridge University Press.
- McKinney, M.L. & K. McNamara (1991), *Heterochrony. The Evolution of Ontogeny*. Nueva York: Plenum.
- McKinney, M.L. (2000), "Evolving behavioral complexity by extending development", in S.T. Parker, J. Langer & M.L. McKinney (eds.), *Biology, Brains, and Behavior. The Evolution of Human Development*. Santa Fe (NM) y Oxford: School of American Research Press / James Currey, pp. 25-40.
- Minugh-Purvis, N. & K.J. McNamara (eds.) (2001), *Human Evolution Through Developmental Change*. Baltimore (MD) y Londres: The Johns Hopkins University Press.
- Moro, A., M. Tettamanti, D. Perani, C. Donati, S.F. Cappa, & F. Fazio (2001), "Syntax and the brain: disentangling grammar by selective anomalies", *NeuroImage* 13(1): 110-118.
- Müller, G.B. (1997), "Six memos for Evo-Devo", in M.D. Laubichler & J. Maienschein (eds.), *From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution*. Cambridge (MA): The MIT Press, pp. 499-524.
- Musso, M., A. Moro, V. Glauche, M. Rijntjes, J. Reichenbach, Ch. Büchel & C. Weiller (2003), "Broca's area and the language instinct". *Nature Neuroscience* 6(7): 774-781.
- Oyama, S. (2000), *The Ontogeny of Information. Developmental Systems and Evolution*. Second edition. Durham (NC): Duke University Press.
- Oyama, S., P.E. Griffiths & R.D. Gray (eds.) (2001), *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Parker, S.T. & M.L. McKinney (1999), *Origins of Intelligence. The Evolution of Cognitive Development in Monkeys, Apes, and Humans*. Baltimore (MD) y Londres: The Johns Hopkins University Press.
- Parker, S.T., J. Langer, & M.L. McKinney. (eds.) (2000), *Biology, Brains, and Behavior. The Evolution of Human Development*. Santa Fe (NM) y Oxford: School of American Research Press / James Currey.
- Pinker, S. & P. Bloom (1990), "Natural language and natural selection", *Behavioral and Brain Sciences* 13(4): 707-784.
- Pinker, S. (1997), *How the Mind Works*. Nueva York: Norton.
- Plotkin, H. (1997), *Evolution in Mind. An Introduction to Evolutionary Psychology*. Londres: Alan Lane.
- Raff, R.A. (1997), *The Shape of Life. Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Rakic, P. & D.R. Kornack (2001), "Neocortical expansion and elaboration during primate evolution: a view from neurobiology", in D. Falk & K.R. Gibson (eds.), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 30-56.
- Rasskin-Gutman, D. (2005), "Modularity: Jumping forms within morphospace", in W. Callebaut & D. Rasskin-Gutman (eds.), *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. Cambridge (MA): The MIT Press, pp. 207-219.
- Raup, D.M. (1966), "Geometric analysis of shell coiling: General problems", *Journal of Paleontology* 40: 1178-1190.

- Reid, R.G.B. (2007), *Biological Emergences. Evolution by Natural Experiment*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Reiner, A., S.E. Brauth & H.J. Karten (1984), "Evolution of the amniote basal ganglia", *Trends in Neurosciences* 7(9): 320-325.
- Robert, J.S. (2004), *Embryology, Epigenesis, and Evolution. Taking Development Seriously*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Robert, J.S., B.K. Hall, & W.M. Olson (2001), "Bridging the gap between developmental systems and evolutionary developmental biology", *BioEssays* 23: 954-962.
- Schwenk, K. & G.P. Wagner (2003), "Constraint", in B.K. may & W.M. Olson (eds.), *Keywords and concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge (MA): Harvard University Press, pp. 52-61.
- Thelen, E. & L.D. Smith (1994), *A Dynamic Systems Approach to the Development of Cognition and Action*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Uriagereka, J. (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 (EVO LANG7)*. Singapur: World Scientific, pp. 331-337.
- Waddington, Ch.H. (1957), *The Strategy of the Genes*. Londres: Allen & Unwin.
- Weir, D. (1994), "Linear iterated pushdowns", *Computational Intelligence* 10(4): 431-439.