

La interacción entre aprendizaje y evolución

*Hernán J. Dopazo*¹ y *Roberto P.J. Perazzo*^{2*}

1. Centro Nacional de Investigaciones Oncológicas, Unidad de Bioinformática, c/Melchor Fernández Almagro n° 3, (28029) Madrid, España.
 2. Facultad de Ciencias Exactas y Centro de Estudios Avanzados, Universidad de Buenos Aires, Pabellón I, Ciudad Universitaria, (1428) Buenos Aires, Argentina.
- * e-mail:

1. Introducción

El diseño de la mayor parte de las características de los organismos se subordina al éxito reproductivo que, de manera directa o indirecta, le otorgue a sus portadores. Esta idea deriva de la tesis que Darwin expuso en 1859 en *El origen de las especies* y es la que ha guiado el pensamiento de la biología desde hace más de un siglo. La supervivencia y reproducción de los organismos en la naturaleza depende por otra parte de la obtención de recursos escasos que, casi sin excepciones, se encuentran distribuidos de manera irregular en el espacio y en el tiempo. De esto se deduce que el aprendizaje, o la capacidad de modificar el comportamiento sobre la base de la experiencia, resulta un elemento de vital importancia para la supervivencia de los organismos y, por ende, con consecuencias directas sobre las poblaciones y las especies.

En términos generales, los sistemas de aprendizaje evolucionaron para amortiguar los efectos producidos por un ambiente cambiante e impredecible. En el extremo en que un organismo desarrolle todo su ciclo de vida en un ambiente regular y absolutamente predecible, lo más económico es deshacerse de su sistema de aprendizaje y codificar su conducta en una porción del genoma. Sin embargo, no existe en el mundo natural un ambiente así. Todos los organismos que actualmente habitan el mundo descienden de ancestros que han sorteado de manera exitosa el manejo de esta información difusa, al menos, hasta el momento de su primera reproducción.

Desde los organismos más simples hasta los más complejos poseen sistemas que les permiten evaluar las condiciones del medio donde viven y responder a las mismas de manera adaptativa. El organismo se informa acerca de la presencia o ausencia de recursos y peligros, evalúa y almacena esta información y genera respuestas motoras flexibles, que llamamos conductas.

Es evidente que la evolución ha modelado los sistemas de aprendizaje para responder de manera efectiva a los desafíos del ambiente. Lo que no es evidente es si el efecto inverso tiene relevancia biológica. Es decir: ¿puede el aprendizaje tener efectos sobre la evolución? ¿Pueden los actos cotidianos de los organismos guiar la evolución de poblaciones y consecuentemente la de sus especies? ¿Existen características en los organismos que necesiten de una explicación como ésta?

La posibilidad de que las características adquiridas durante la vida de un individuo, ya sean las ensayadas por aprendizaje o de cualquier otro modo, se transmitan a la descendencia ha sido una idea recurrente en muchos naturalistas. Para J. B. Lamarck (1809) la herencia de los caracteres adquiridos es la causa principal de la evolución. Para Charles Darwin, la selección natural era preponderante, aunque no rechazaba el papel evolutivo del uso y desuso de órganos. Fue sin embargo el citólogo, embriólogo y evolucionista August Weismann (1892) quien desechó totalmente la idea, porque no concebía un mecanismo por el cual las estructuras adquiridas –como un músculo desarrollado, o la habilidad para encontrar pozos de agua– pudiese transmitirse como información a las gametas.

2. El papel de la información genética y del fenotipo

Con el desarrollo de la genética moderna y la biología molecular se llegó a rechazar la idea que la adaptación orgánica pueda alterar la información de las gametas. El precio sin embargo fue alto, ya que se tiende a concebir a la selección natural como una fuerza externa que actúa sobre organismos básicamente pasivos a las influencias del ambiente. Si bien uno de los grandes logros de la teoría evolutiva moderna fue separar conceptualmente “el organismo” de “el ambiente”, al hacerlo, se olvidó el papel activo de los organismos en su medio.

Para la Síntesis Evolutiva el ambiente se presenta como la arena en la cual los fenotipos muestran distintos grados de supervivencia y éxito reproductivo. Darwin afirmaba: “...*la selección natural escudriña cada día y cada hora, por todo el mundo, las más ligeras variaciones; rechaza las que son malas, conserva y acumula todas las que son buenas y trabaja silenciosa e insensiblemente cuando y donde quiera que se presenta la oportunidad, para el mejoramiento de cada ser orgánico...*”. La visión resultante fue la de un ambiente (cerradura) estático, donde la selección natural moldea (limando) los organismos (llaves) y los adapta para su papel funcional (abrir puertas) garantizando de este modo, su éxito reproductivo.

La teoría evolutiva derivada de la Síntesis Moderna de la Evolución extendió el modelo de sustitución de variantes alélicas como mecanismo exclusivo del origen de las adaptaciones. A fines del siglo pasado, H. F. Osborn (1896), C. Lloyd Morgan (1896) y J. M. Baldwin (1896) esgrimían un mecanismo alternativo para el origen de las adaptaciones. Para ellos los organismos no son entidades pasivas enfrentadas a un ambiente estático, sino que, por medio de cambios en el comportamiento u otras modificaciones ontogenéticas no heredables, modifican activamente el ambiente donde actúa la selección natural.

La tesis de estos autores podría sintetizarse diciendo que, los comportamientos modifican el ambiente físico y social de los organismos alterando los coeficientes de selección que dirigen el cambio entre generaciones. Si bien resulta obvio que en nuestra especie la cultura y tecnología han servido para relajar estos coeficientes, poco es el conocimiento que desde la genética evolutiva se tiene para postular un mecanismo general para el resto de las especies. Podría afirmarse, sin embargo, que los efectos evolutivos de esta interacción probablemente tengan mayor relevancia cuando se trata de comportamientos aprendidos, ya que éstos pueden transmitirse rápidamente entre individuos de distintas generaciones a través de la cultura. De este modo, la persistencia de los individuos garantizada a través de un proceso de aprendizaje –y no su eliminación de la población por selección– puede convertirse en una alternativa que favorezca la posterior fijación por selección natural de las mutaciones que, acudiendo en la misma dirección a los comportamientos ensayados, sirvan para garantizar la supervivencia y reproducción del individuo en su ambiente. De este modo, el proceso de adaptación fisiológica serviría como base de sustentación o, como discutiremos más adelante, como un catalizador para la incorporación de caracteres genéticos favorables.

El psicólogo James Mark Baldwin (1896) llamó a este proceso de acomodación “*selección orgánica*” y propuso que éste facilitaba la evolución, ya que proveía un sendero a lo largo del cual la selección natural arrastraría a la población hacia el máximo de adaptación. Baldwin argumentó que: “...*lo que los organismos aprenden en generaciones anteriores, aparecerá genéticamente codificado en generaciones posteriores*”. A pesar del tono lamarckiano de sus afirmaciones, el proceso sugerido por Baldwin puede tener lugar dentro de un marco puramente darwiniano. El paleontólogo y fundador de la Síntesis Evolutiva, G. G. Simpson (1953) bautizó este proceso evolutivo “efecto Baldwin”.

En esta misma línea de pensamiento, el genetista ruso Ivan I. Schmalhausen (1949), ya había subrayado que el comportamiento, solo puede entenderse desde la interacción del genotipo con el ambiente durante el desarrollo. Para Schmalhausen la evolución modifica principalmente los sistemas de desarrollo, alterando la función por la cual el desarrollo traduce el genotipo en fenotipo en distintos ambientes. Schmalhausen insistió que “*en el caso en que un carácter fenotípico inicialmente ausente se exprese en presencia de un cambio ambiental, la selección natural podría favorecer cualquier mutación que fuese acorde en dirección al cambio ambiental*”. Este tipo de selección, bautizada por Schmalhausen como selección estabilizadora servía para consolidar en el genoma las características fenotípicas ensayadas originalmente por el organismo.

3. Procesos evolutivos anidados: aprendizaje y subsistemas flexibles

La Teoría Sintética de la Evolución centrada en el organismo multicelular con reproducción sexual y herencia weismanniana –diferenciación temprana de la línea

somático-germinal– ha desarrollado grandemente la genética de poblaciones aunque minimiza el estudio de otros sistemas adaptativos alternativos (Buss 1987).

Las tres condiciones planteadas originalmente por Darwin (1859) necesarias para la acción de la selección natural, son herencia, variación y aptitud reproductiva diferencial. Las mismas no hacen referencia a algún nivel de individualidad preferencial como substrato de la selección natural. Tanto genes (Eigen 1992), células (Buss 1987), grupos de individuos emparentados (Hamilton 1964), poblaciones (Wilson 1975), memes (Dawkins 1982) o programas informáticos (Holland 1975) son sistemas adaptativos susceptibles al cambio evolutivo siempre que presenten variación heredable en su aptitud reproductiva.

Frank (1996) ha señalado que los principales desafíos a los que deben enfrentarse distintos sistemas adaptativos en el proceso evolutivo son principalmente tres: evitar la pérdida o degradación de la información, lograr adaptarse a situaciones impredecibles del ambiente y ser capaces de generar complejidad fenotípica a partir de la limitada información transmitida por la herencia

Para hacer frente a estos desafíos, según este autor, los organismos han puesto en práctica, a lo largo del proceso evolutivo diversas respuestas. Si bien en el presente trabajo nos ocuparemos sólo de las primeras dos que se mencionan abajo, por razones de completitud las enumeramos todas:

- 1- la génesis de “*subsistemas flexibles*” capaces de adaptarse a entornos impredecibles,
- 2- la génesis de “*subsistemas instruccionales*” que provoquen respuestas automáticas ante estímulos regulares del medio,
- 3- la génesis de “*reglas generativas*” que permitan generar constructivamente, complejidad fenotípica,
- 4- el equilibrio entre “*explotación y exploración*”: aprovechar soluciones económicas que son fijas y estables o enfrentar la costosa exploración de resultado incierto,
- 5- la búsqueda de esquemas cooperativos entre entidades separadas por mecanismos de simbiosis y,
- 6- el desarrollo de mecanismos para asegurar la fidelidad en la transmisión de información heredable.

Tanto el sistema inmune de los vertebrados como el sistema nervioso con capacidad de aprendizaje son ejemplos de subsistemas adaptativos. Éstos se desarrollan en individuos multicelulares con capacidades propias de evolución por selección natural. Las instrucciones genéticas básicas les permiten, respectivamente, el reconocimiento y la expansión de variantes celulares específicas, y el desarrollo de conexiones neuronales seleccionadas en el curso de su ontogenia.

Una característica común de ambos subsistemas es la ausencia de un plan genético preciso que dirija la construcción de un fenotipo fijo capaz de anticipar variantes de un ataque parasítico o de responder con reglas inmutables a las variantes bióticas y abióticas que el organismo puede enfrentar a lo largo de su ciclo de vida. Dicha información excedería la capacidad de cualquier genoma biológico conocido. La solución ha sido la génesis de flexibilidad fenotípica (*i.e.* diversidad de anticuer-

pos), desarrollada por medio de un proceso de selección de variantes aleatorias (*i.e.* selección clonal) superpuesto a un sistema primario de instrucción con reglas fijas codificadas genéticamente (*i.e.* reglas fijas –estructura básica de anticuerpos– que sirvan para la coordinación inequívoca de mecanismos eficientes de muerte celular).

La emergencia de subsistemas flexibles plantea la existencia de procesos evolutivos “anidados”. Así por ejemplo en la evolución de las poblaciones en el decurso de las generaciones, se superpone el proceso de aprendizaje y adaptación que cada generación debe realizar. La interpretación del ambiente externo que efectúa el sistema nervioso central debe estar estrictamente codificada en el genoma mediante un repertorio primario de conexiones neuronales fijas. Pero, a medida que el organismo interactúa con el ambiente, este conjunto de conexiones primarias puede modificarse, alterando el número y tipo de conexiones. Se genera a continuación un repertorio secundario de conexiones mediante la selección de respuestas efectivas (Edelman 1987; Frank 1996; Changeux 1983). Como en cualquier sistema selectivo, la variación aleatoria, la continuidad informacional y el éxito diferencial de grupos de neuronas es una condición necesaria para un modelo del proceso de aprendizaje basado en la selección (Edelman 1987). Extrapolaciones de estos modelos simples magnifican la teoría evolutiva al punto que el darwinismo podría ofrecer una hipótesis para el origen de los aspectos más profundos de la percepción, los sentidos y la conciencia (Dennett 1994).

La existencia de procesos evolutivos anidados está en directa correspondencia con la estructura jerárquica que presentan todos los sistemas complejos, particularmente, los sistemas biológicos. La pregunta inicial acerca de la mutua influencia que puedan tener el proceso de adaptación de los individuos y el de la evolución de la especie se corresponde con dilucidar la interacción que pueda existir entre las dinámicas propias de distintos niveles jerárquicos dentro de un mismo sistema complejo.

La generación de un sistema artificial en el que se desarrolle la capacidad de aprender necesita de un componente genético específico que la codifique (Baldwin 1896; Hinton & Nowlan 1987) y una arquitectura que permita la emergencia por selección de un subsistema con esa funcionalidad. Con estos dos elementos es posible construir un modelo susceptible de ser analizado mediante simulaciones computacionales para dar respuesta a preguntas acerca de qué desafíos ambientales pueden llevar a un sistema adaptativo (genético) a desarrollar otro subsistema adaptativo (aprendizaje).

4. Modelos de evolución con aprendizaje

La simulación computacional y la formulación abstracta de características generales de los sistemas adaptativos conforman una disciplina de fusión entre las ciencias biológicas y la informática con un profundo interés teórico y amplias posibilidades de desarrollo tecnológico (Kauffman 1993). El desarrollo de los algoritmos genéticos (Holland 1975; Goldberg 1989) que formalizan las capacidades de mutación,

recombinación y selección de variantes en cada generación, se ha convertido en una herramienta muy apropiada para el análisis y la validación de hipótesis que, por su complejidad intrínseca, sus restricciones históricas o su demanda en tiempo real son imposibles de realizar en el laboratorio o en la naturaleza.

4.1. El modelo de Hinton & Nowlan

Un modelo computacional de gran repercusión para el estudio del efecto Baldwin fue desarrollado por los teóricos en redes neuronales G. Hinton y S. Nowlan. Su objetivo fue mostrar cómo el aprendizaje puede guiar el cambio evolutivo. Para ello imaginaron un animal controlado por una red neuronal hipotética de 20 conexiones. Cada una de las mismas es la expresión de cada uno de los 20 alelos de su genoma. Los alelos que se expresan como conexiones excitatorias se simbolizan con **1** y las inhibitorias con un **0**. Se supone además que sólo un organismo que cuente con las 20 sinapsis excitatorias (o equivalentemente con un genoma en el que sus veinte alelos son **1**'s) puede sobrevivir.

En las condiciones elegidas sólo un individuo entre 2^{20} (~1.000.000) tiene la chance de nacer con probabilidades de sobrevivir y reproducirse. Esto es equivalente a pensar en un espacio de genotipos donde sólo uno tiene máxima capacidad reproductiva, a la vez que los restantes son igualmente ineficaces. Un “paisaje” de este tipo se corresponde con la imagen de un poste telegráfico sobresaliendo en una inmensa llanura. Bajo estas condiciones, una población de individuos dotados de este tipo de red neuronal no puede evolucionar por selección, ya que no existe una mejora gradual por donde subir arrastrando a la población hasta una cima de máxima adaptación. Peor aún, si por azar surgiera el mutante correcto, su ventaja sería efímera en una población sexual. Dado que sexualidad es sinónimo de intercambio de información, su genotipo desaparecería al momento de reproducirse.

La situación cambia drásticamente si la población posee una variante alélica susceptible de modificar la red neuronal de acuerdo a la experiencia de cada individuo. En su modelo Hinton y Nowlan lo simbolizan como alelos **?**.

Supongamos que al comienzo de la vida de un organismo el número de sinapsis fijas son 10 en promedio y el valor del alelo correspondiente se determina al azar. Cada individuo tendrá además, en media, otras 10 sinapsis flexibles para adaptar en el curso de su vida. Se supone además que el aprendizaje se realiza por prueba y error y que cada individuo modifica sus sinapsis flexibles por señales excitatorias (**1**) e inhibitorias (**0**) en busca de la combinación correcta. Sería similar a ensayar a capturar una presa o sortear un obstáculo, evaluar el resultado y finalizar la serie de pruebas cuando se encuentran la combinación correcta de sinapsis. Ese juego es luego conservado para luego reproducirse. El individuo que adquiere las sinapsis correctas en el menor número de intentos tiene mayores posibilidades de dejar descendencia. Sin embargo estos no heredan las sinapsis cambiadas sino sólo el número específico de sinapsis flexibles de sus padres.

A diferencia de cuando no hay aprendizaje, existe para estos individuos una ventaja en tener si bien no todas, al menos algunas de las conexiones correctas.

Existe en realidad un beneficio que es creciente con el número de alelos ? desde un poco más del 0% a algo menos del 100%. Si tomamos todos los individuos que poseen 10 sinapsis fijas, existe aproximadamente 1 entre 2^{10} (~1000) poseedores de las sinapsis fijas correctas. Este individuo tiene muy buenas posibilidades de aprender la combinación correcta si hace mil intentos de aprendizaje. En este caso su éxito está garantizado. Más aún, cualquier mutante descendiente que elimine sinapsis incorrectas o flexibles por correctas será beneficiado ya que tiene menos posibilidades de equivocarse en el proceso de aprendizaje aprovechándolo para garantizar su descendencia.

De este modo, la selección natural produciría individuos con mayores habilidades innatas. En teoría, no todas las conexiones correctas llegarán a fijarse totalmente ya que la presión de selección se hace menor a medida que todos los aprendices se hacen similares. El aprendizaje lleva de este modo a la evolución de características innatas y, a juzgar por estos números, es 1000 veces más probable que éstas se fijen con aprendizaje que sin él. Encontrar una configuración neuronal óptima en ausencia de aprendizaje es como intentar encontrar el poste telegráfico caminando a ciegas por un desierto llano. Con aprendizaje, es en cambio como tener una guía que informa cuán cerca se está del objetivo. En este sentido, el aprendizaje guía la evolución facilitando la incorporación de variantes genéticas que, sin la intermediación de un proceso de aprendizaje, muy difícilmente podrían incorporarse al genoma (Maynard Smith 1987)

4.2. El modelo de perceptrones

En un trabajo reciente hemos incorporado dos componentes que adicionan un poco más de realidad al modelo anterior (Dopazo *et al.* 2001). El modelo está dedicado a estudiar las consecuencias sobre el efecto Baldwin si, *a*) existiese una mayor “distancia” entre la información genética y el comportamiento individual, y *b*) si los individuos tuviesen capacidades distintas de aprender, pudiendo ser más o menos eficaces en el cumplimiento de una tarea de aprendizaje.

Para esto se modificó el modelo de Hinton y Nowlan de modo que los alelos determinaran la sinapsis de un *perceptrón* y se diseñó un proceso de aprendizaje más realista. Cada individuo debe clasificar una cantidad *M* de ejemplos. La respuesta comportamental ante cada ejemplo se evalúa como correcta o incorrecta con relación a una clasificación óptima realizada por un perceptrón de referencia que se mantiene siempre inalterado. Para fijar ideas este proceso sería como presentarle a un individuo una fruta (ejemplo) para que éste la evalúe en función de una serie de características como el color, sabor, olor, textura (entradas para el perceptrón), y decida si es o no comestible (señal de salida del perceptrón). En caso de que la respuesta del individuo coincida con la de referencia, éste aumenta en un punto sus posibilidades de dejar descendencia. En caso contrario, un algoritmo de aprendizaje modifica las conexiones flexibles.

Tener muchos alelos flexibles tiene para el individuo un costo mayor, pues puede incurrir en más errores, mientras que un individuo poseedor de pocas sinapsis

flexibles y muchos alelos correctos comete pocos errores. Existe pues, una selección a favor de la eliminación de la flexibilidad genética asimilando en su lugar la información correcta por efecto Baldwin. La mayor “distancia” entre genotipo y fenotipo, hace que el efecto Baldwin tenga lugar en un espacio de frecuencias alélicas similar al de Hinton y Nowlan pero donde las combinaciones genéticas no están unívocamente determinadas en el fenotipo.

Esto es posible porque aun cuando un perceptrón tenga algunos alelos incorrectos en sus posiciones fijas, puede de todos modos dar una respuesta comportamental correcta, y acumular puntos para su desempeño reproductivo. En términos genéticos el genotipo produce combinaciones pleiotrópicas donde no es sólo el número de **1**, **0** y **?** sino que es un comportamiento de interacción combinatoria entre ellos lo que determina la respuesta fenotípica. La selección en este caso es en cierto modo ciega a la variación genotípica capaz de dar la misma respuesta comportamental. Inclusive, si la frecuencia de alelos flexibles (?) es cero, y los individuos son incapaces de aprender, es posible escalar al óptimo ya que estos individuos “rígidos” pueden de todos modos clasificar correctamente algunos ejemplos. En este caso, la escalada al óptimo no se produce por efecto Baldwin sino por el modo clásico de evolución por sustitución de alelos (Fig. 1).

El modelo permite manipular el número M de ejemplos, dotando a los individuos de distintas posibilidades de aprendizaje. Inversamente a lo que podría ser intuitivo, el aprendizaje de un mayor número de ejemplos no conduce a la asimilación más rápida de información genética (Fig. 2). Más aún, un aprendizaje que resulte 100% eficiente produciría el estancamiento selectivo de la población ya que no existiría ninguna presión de selección para eliminar alelos flexibles.

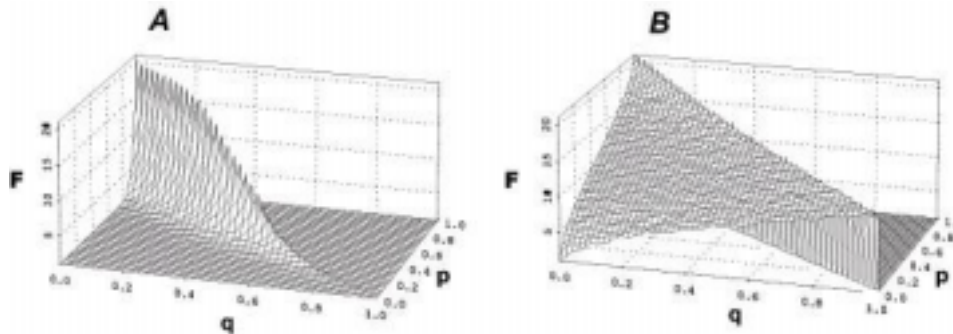


Figura 1 – Paisaje adaptativo representado por la capacidad reproductiva media (F) de una población con frecuencias génicas p (alelos **1**) y q (alelos **?**). **A.** Modelo de Hinton y Nowlan. En este caso, a pesar de tener frecuencias no triviales de alelos q (?), la selección natural no encuentra una superficie con pendientes graduales para escalar al máximo (F~20) fuera de la región restringida que corresponde a la diagonal del rectángulo de la base. **B.** Modelo de perceptrones. La selección puede arrastrar a la población desde cualquier combinación de frecuencias génicas p y q hasta asimilar la combinación correcta de máxima adaptación (alelos **1** en todo el genoma). Inclusive, el proceso puede tener lugar sin alelos flexibles (q=0), gracias a los efectos epistáticos entre genes a través de un proceso clásico de sustitución alélica.

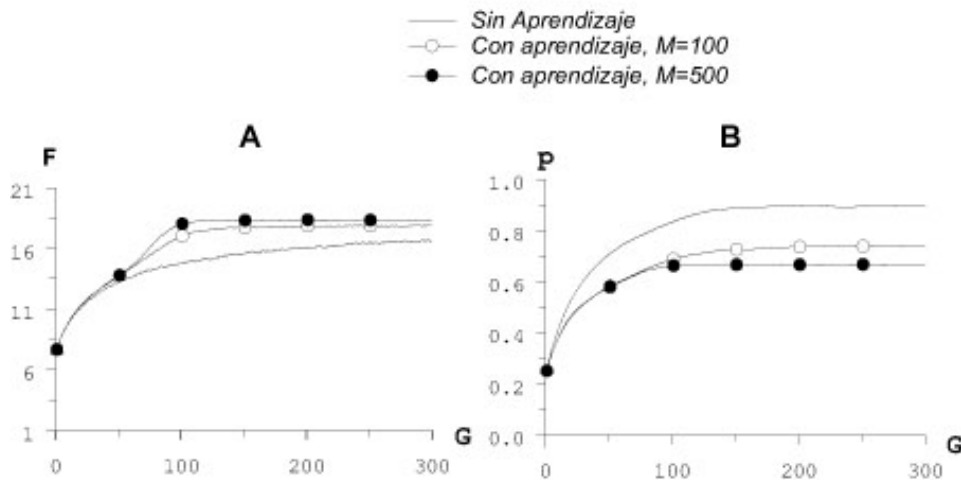


Figura 2 – A. Éxito reproductivo (F) y **B.** frecuencia de alelos correctos p (alelos **1**) en la población como función del número de generaciones. Los círculos negros marcan la dinámica evolutiva de la población con el protocolo de aprendizaje más eficaz. Ésta al poseer mayor éxito reproductivo prescinde de incorporar información genética correcta por efecto Baldwin. Las condiciones iniciales son $p=0,25$ y $q=0,01$. En estas condiciones el modelo de Hinton y Nowlan realiza una búsqueda aleatoria por más de 300 generaciones.

El efecto Baldwin es operativo siempre y cuando el aprendizaje no sea demasiado eficaz, ya que en este caso, no habría presión de selección para cambiar información flexible por información correcta en el genoma. La evolución por efecto Baldwin o por asimilación genética tendrá lugar sólo en el caso en que el aprendizaje tenga un costo no trivial en números de descendientes.

5. Un medio ambiente cambiante

Los modelos presentados anteriormente pueden extenderse a la situación de un medio ambiente cambiante. Ésta es la adecuada para investigar bajo qué condiciones pueden emerger subsistemas flexibles o adaptativos (Dopazo *et al.* 2002).

Para analizar un medio ambiente cambiante consideramos que el conexionado óptimo (en el caso del modelo de Hinton y Nowlan) o el conexionado del perceptrón de referencia (en el caso del modelo de la sección 4.) cambian durante la vida del individuo. Consideraremos, lo mismo que en ambos modelos, que los individuos están caracterizados por un genoma de L sitios y que existen tres alelos posibles, **1**, **0** y **?**. Establecemos que ambos óptimos difieren sólo en los primeros L_v sitios variables: uno de los ambientes corresponde a L_v alelos **1**, mientras que el otro

ambiente se caracteriza por L_v alelos **0**. El pasaje de un ambiente a otro corresponde pues a cambiar los primeros L_v alelos de **1** a **0**. Suponemos además que ese cambio tiene lugar F veces durante la vida del individuo y el proceso de aprendizaje se debe repetir con cada cambio.

La aptitud reproductiva de cada individuo se toma como el promedio de su desempeño en la búsqueda de alimento en ambos ambientes. Podemos imaginar que se trata de un animal que debe establecer si un insecto es comestible o no. Para ello considera diversos datos percibidos por sus sentidos (las entradas a la red neuronal) tales como el color o el tamaño. El cambio en el medio ambiente se corresponde con una variación de esos parámetros en cada estación del año y por ello el animal debe encarar un período de aprendizaje (adaptación de las sinapsis flexibles) en cada oportunidad.

En este modelo se puede cambiar tanto la “frecuencia” con que el ambiente pasa de una a otra configuración óptima (aumentando o disminuyendo el valor de F) como la “amplitud” del cambio medida por la distancia de Hamming entre los dos óptimos. El proceso de aprendizaje corresponde, como en los casos anteriores, a realizar ensayos para encontrar la combinación óptima de sinapsis. En el caso de un modelo como el de Hinton y Nowlan esa búsqueda es al azar, mientras que si se trata de una población de perceptrones la misma está guiada por un algoritmo de aprendizaje. Para fijar ideas en lo que sigue discutiremos sólo una extensión del modelo de Hinton y Nowlan.

Como cada “jornada de ensayo” se resta de la capacidad de alimentación (o de reproducción) del individuo, la dificultad del proceso de aprendizaje mide directamente su costo en aptitud reproductiva. Si se supone que la longitud de la vida del individuo permanece constante, tanto F como L_v dan una medida del costo del aprendizaje. Una frecuencia o amplitud grandes corresponde a un aprendizaje arduo, porque se debe realizar una búsqueda entre muchas posibilidades y para ello sólo se dispone de pocas sesiones de adaptación. Si tanto la frecuencia como la amplitud son bajas el individuo dispone de mucho tiempo para realizar una breve búsqueda y el correspondiente costo del aprendizaje es reducido.

Esta situación corresponde a un “paisaje” de aptitud reproductiva que puede tener diversos máximos dependiendo del costo del aprendizaje. Si el costo es reducido, los individuos pueden adaptarse a cada nuevo ambiente cada vez que éste cambia, reteniendo para ello alelos flexibles en los mismos sitios en que el medio ambiente cambia. Esta superficie muestra un máximo absoluto en un genoma que posee L_v alelos **?** y el resto son **1**. Los individuos que por el contrario carecen de estos alelos flexibles, sólo pueden mostrar una aptitud aceptable si se asemejan a uno de los dos ambientes posibles. Estos máximos secundarios que poseen L_v alelos **1** o **0** y el resto son **1**, se transforman sin embargo en sendos máximos absolutos cuando el costo del aprendizaje se torna elevado. En esta situación, el aprendizaje prueba ser inútil pues los individuos tienen muy poco tiempo para acertar en una combinación exitosa de sinapsis y la mejor situación se consigue teniendo un muy buen desempeño pero sólo durante la mitad del tiempo (Fig. 3A).

Es sencillo ver que los resultados del proceso evolutivo se ven afectados tanto por el efecto Baldwin como por un proceso de sustitución de alelos. Existe una pri-

mera etapa evolutiva en la que se elimina la presencia indeseable de alelos **0** en los últimos $L-L_v$ sitios del genotipo y la mezcla de alelos **0** y **1** en los primeros L_v sitios. Estas combinaciones de sinapsis dan lugar a desempeños muy pobres y los individuos correspondientes son rápidamente eliminados de la población. Al final de esta etapa, la población es una combinación de dos subpoblaciones que se parecen respectivamente a cualquiera de ambos óptimos. La única diferencia radica en alelos **?** que se encuentran en sitios dispersos del genoma.

Los cambios posteriores que tienen lugar en los últimos $L-L_v$ sitios y en los primeros L_v sitios del genotipo son de naturaleza muy diversa. La parte del genoma que está en correspondencia con la parte del ambiente que permanece inalterada se ve acelerada por el efecto Baldwin, del mismo modo que en las situaciones de ambiente fijo que ya se explicaron antes.

El proceso que tiene lugar en los primeros L_v sitios es en cambio muy diferente y depende de la dificultad del proceso de aprendizaje. Si el costo del aprendizaje es elevado la presencia de alelos **?** es una carga y los mismos son eliminados a favor de alelos fijos que se asemejan a algún ambiente de referencia. Se puede argüir que los individuos de mayor aptitud “ven” una suerte de “ambiente promedio” que se parece a la estructura de su genoma y se acercan al mismo eliminando **?** por virtud de una suerte de efecto Baldwin atenuado.

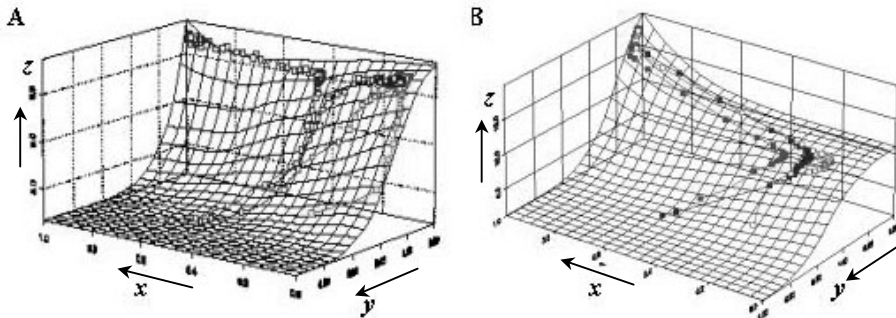


Figura 3 – Paisaje de éxito reproductivo y caminatas adaptativas en ambientes cambiantes con mayor (A) o menor costo (B) de aprendizaje. El sentido de las flechas sobre los ejes x e y marca el incremento en la población de la frecuencia de los alelos **?** en la porción variable y constante del genoma, respectivamente. La evolución en ambos casos se dirige hacia la pérdida de alelos **?** en la parte fija del genoma. Si bien z toma valores arbitrarios, el eje del panel A cubre valores entre 0 y 10, mientras que en B lo hace entre 0 y 20. Las caminatas en cada uno de los panel sólo difieren en las condiciones iniciales de frecuencia génica de la población. **A.** Se trata del caso de un frecuencia de cambio ambiental crítica ($F=10$) en la que ambos óptimos se encuentran a la misma altura. Las caminatas convergen en su mayoría a una situación donde la población pierde alelos **?** en la porción flexible del genoma optando por fijar las características de uno de los ambientes. Dado que se trata de una situación crítica también se puede dar la adquisición de plasticidad genética que permite adaptarse a condiciones cambiantes. **B.** Para un frecuencia de cambio ambiental baja ($F=1$) las caminatas se orientan exclusivamente hacia una región del paisaje donde la porción flexible del genoma ha fijado alelos **?** que corresponde al surgimiento de un subsistema adaptativo.

Si por el contrario el costo del aprendizaje es reducido, la etapa que sigue a aquella en que la población se asemeja a cualquiera de ambos ambientes, es muy diferente. A partir de esa situación los alelos fijos de los primeros L_v sitios sólo se eliminan por el advenimiento accidental de un individuo excepcionalmente adaptado al medio cambiante que tiene *todos* sus primeros L_v alelos flexibles. En este caso la aproximación a ese máximo absoluto no puede ser gradual. La existencia de *un solo* alelo fijo en esa parte del genoma limita la búsqueda del óptimo a sólo uno de los dos ambientes posibles y se logra ser eficaz sólo durante la mitad del tiempo. En cambio, sólo un genoma con *todos* los alelos flexibles *puede adaptarse a los dos* ambientes y lograr una posición muy ventajosa desde el punto de vista reproductivo. Esta segunda etapa evolutiva es pues como la búsqueda de un poste de telégrafo en la llanura con pocos indicios acerca de su ubicación. La búsqueda es con todo exitosa porque el costo del aprendizaje, o lo que es lo mismo, la dimensión del espacio de búsqueda, es reducida (Fig. 3B).

El modelo de Hinton y Nowlan plantea una situación especialmente desfavorable para la emergencia del subsistema flexible ya que la asocia con la búsqueda de un óptimo aislado. Un modelo que interpone de manera más explícita los efectos debidos a un fenotipo ofrece un panorama diferente y sugiere que la ocurrencia de un subsistema flexible no tiene porque ser el resultado de una búsqueda azarosa. En un modelo basado en perceptrones como el descrito en la sección 4.2 se ve que los efectos epistáticos crean un sendero con una subida gradual aun en ausencia de las facilidades que ofrece el efecto Baldwin. En este segundo caso de un ambiente cambiante, los efectos epistáticos sirven para producir una pendiente gradual que favorece la preservación selectiva de la flexibilidad fenotípica y la consecuente emergencia de un subsistema flexible.

6. Conclusiones

La interacción entre aprendizaje y evolución tiene diversos resultados. El primero de ellos es el así llamado efecto Baldwin debido al cual la capacidad de aprender —o sea disponer de un cierto grado de flexibilidad fenotípica— permite a los individuos acelerar la incorporación de datos del medio ambiente a la información genética. Este efecto tiene en la práctica algunas limitaciones.

La primera limitación es que la flexibilidad no es el único modo para incorporar dicha información ya que ese proceso es en general favorecido por efectos epistáticos. Esto se hace evidente si se incorpora a los modelos tradicionales las propiedades de un genoma rico en interacciones génicas virtualmente ausente en el modelo de Hinton y Nowlan.

Una segunda limitación para el efecto Baldwin está determinada por la eficacia del proceso de aprendizaje. Cuanto más eficaz es el proceso de aprendizaje más limitado es el proceso de transcripción de la información del medio al genotipo.

Los otros resultados de la interacción entre el aprendizaje y la evolución se dan en medios cambiantes, y el más significativo de todos es la emergencia de subsis-

temas flexibles o adaptativos. Se podría hablar de un efecto como el sugerido por Baldwin en el sentido que la información que se fija en el genotipo es la *variabilidad* del medio. En efecto, el proceso evolutivo conduce a que la flexibilidad fenotípica tienda a preservarse en directa correspondencia con los elementos variables del medio dando así lugar a un subsistema flexible.

Este proceso tiene sin embargo lugar solamente si el costo del aprendizaje es suficientemente reducido. En este caso el subsistema puede ser construido eficazmente pero si eso no sucede, la mejor estrategia evolutiva es la de optar por una solución “cableada” pero subóptima, que corresponde a adaptarse a sólo una de las alternativas que ofrece el medio.

En el equilibrio entre “*explotación y exploración*” que se mencionó al comienzo existe pues un umbral crítico, fijado por el costo del aprendizaje. Cuando éste excede un cierto valor, el mejor resultado es explotar la solución subóptima pero económica de no preservar flexibilidad fenotípica. Si el costo se mantiene por debajo de ese umbral, predomina la exploración de soluciones, preservando para ello una cuota de flexibilidad en el fenotipo en la forma de un subsistema adaptativo. En esa segunda situación, la tendencia es la opuesta a la del efecto Baldwin en su interpretación más tradicional, que culmina con la eliminación de la flexibilidad fenotípica a favor de la transcripción de información ambiental al genoma. La modelización sugiere que este proceso no tiene por qué ser el resultado de una casualidad, ya que los efectos epistáticos tienden naturalmente a favorecerlos.

Referencias

- Baldwin, J.M. 1896. A new factor in evolution. *American Naturalist* 30: 441-451.
- Buss, L. W. 1987. *The evolution of individuality*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Changeux, J.-P. 1983. *L'homme neuronal*. Fayard, Paris.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. First edition, John Murray, London.
- Dawkins, R. 1976. *The selfish gene*, Oxford Univ. Press, Oxford.
- Dawkins, R. 1982. *The extended phenotype*, W.H. Freeman and Company, Oxford.
- Dennett, D. 1994. *Darwin's dangerous idea. Evolution and the meaning of life*. Touchstone book, N.Y.
- Dopazo H., Gordon M.B., Perazzo R. & Risau-Gusman S. 2001. A model for the interaction of learning and evolution. *Bulletin of Mathematical Biology* 63(1): 117-34.
- Dopazo H., Gordon M.B., Perazzo R. & Risau-Gusman S. 2002. A model for the emergence of adaptive subsystems. *Bulletin of Mathematical Biology* (in press).
- Edelman, G.M. 1987. *Neural Darwinism. The theory of neuronal group selection*. Oxford Univ. Press.
- Eigen, M. 1992. *Steps towards life*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Frank, S.A. 1996. The design of natural and artificial adaptive systems, en *Adaptation*, M. Rose and G. Lauder (eds.), Academic Press, N.Y, pp. 451-505.

- Goldberg, D. 1989. *Genetic algorithms in search, optimization and machine learning*. Addison Wesley.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behavior. I. *J. Theor. Biol.* 7: 1-16.
- Hinton, G.E., & S.J. Nowlan. 1987. How learning can guide evolution. *Complex Systems* 1: 495-502.
- Holland, J. 1975. *Adaptation in natural and artificial systems*. The University of Michigan Press, Ann Harbor.
- Kauffman, S.A. 1993. *The origin of order. Self organization and selection in evolution*. Oxford University Press.
- Lamarck J.B. 1809. *Philosophie zoologique*. GF-Flammarion, Paris, 1994.
- Maynard Smith, J. 1987. When learning guides evolution. *Nature* 329: 761-762.
- Morgan, C.L. 1896. On modification and variation. *Science* 4: 733-740.
- Osborn, H.F. 1896. Ontogenic and phylogenic variation. *Science* 4: 786-789.
- Schmalhausen, I.I. 1949. *Factors of evolution. The theory of stabilizing selection*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Simpson, G.C. 1953. The Baldwin effect. *Evolution* 7: 110-117.
- Weismann A. 1892. *Das Keimplasma: Eine Theorie der Vererbung*. Edición en inglés *The germ-plasm: a theory of heredity*. Charles Scribner's Sons, New York, 1893.
- Wilson, D.S. 1975. A theory of group selection, *Proc. Nat. Acad. Sci.* 72: 143-146.