

# VIDA ARTIFICIAL: UN PARADIGMA PARA EL ESTUDIO DE LA FILOGENIA DEL APRENDIZAJE

José E. Burgos

## RESUMEN

La relación entre aprendizaje y evolución es un tema central, tanto para la Biología como para la Psicología. Sólo recientemente se están dando las condiciones adecuadas para desarrollar formulaciones que permitan el estudio sistemático de esa relación. Por un lado, adelantos en neurociencia y en el estudio experimental del condicionamiento (tanto Pavloviano como operante) han estimulado mucha investigación acerca de las bases neurológicas del cambio conductual y el desarrollo de modelos matemáticos del sistema nervioso. Tales modelos se ubican en el área conocida como "neurociencia computacional" y se han utilizado para realizar simulaciones computarizadas de distintos fenómenos de condicionamiento. Por otro lado, tenemos el desarrollo de "algoritmos genéticos", modelos matemáticos de la teoría sintética de la evolución, que se ubicarían en el área de "evolucionismo computacional". Recientemente, ambas áreas han hallado intereses comunes por lo cual se consideran, hoy, partes de una sola disciplina, la "neuroetología computacional". Esta nueva disciplina, a su vez, comparte metas, conceptos y métodos con los enfoques computacionales acerca de una amplia gama de fenómenos, desde la evolución molecular hasta la dinámica de los ecosistemas. Todos esos enfoques, en su conjunto, constituyen lo que hoy denominamos "Vida Artificial", un nuevo paradigma para el estudio de posibles formas biológicas. Nuestro objetivo, en el presente trabajo, ha sido el presentar ese nuevo paradigma y mostrar sus posibilidades como herramienta para la investigación de la filogenia del aprendizaje.

Desde el surgimiento de la teoría de la evolución por selección natural (Darwin, 1859), la relación entre aprendizaje y evolución ha representado un tema central para la biología y la psicología (e.g., Baldwin, 1896; Dawkins, 1982; Mayr, 1988; Pavlov, 1927; Romanes, 1884; Simpson, 1944; Skinner, 1966, 1981, 1984; Thorndike, 1911; Wilson,

1975). El aprendizaje (al igual que el desarrollo embrionario) representa un proceso *ontogenético*, es decir, constituido por relaciones entre un *individuo* y su medio ambiente. La evolución, por su parte, representa un proceso *filogenético*, es decir, caracterizado por relaciones espacio-temporales entre *poblaciones* de individuos en su medio ambiente. La relación entre aprendizaje y evolución, pues, representa un caso de la relación entre ontogenia y filogenia, de importancia fundamental para la biología (Gould, 1977). Esta relación general también es importante para los psicólogos en la medida en que nos planteemos preguntas acerca de las relaciones entre lo biológico y lo psicológico.

Actualmente se está de acuerdo en que entender la filogenia del aprendizaje exige una especie de unificación o integración entre diversas disciplinas, en particular la biología evolutiva, la psicología del aprendizaje y las neurociencias. Como primera aproximación hacia un esbozo de unificación, debemos concentrarnos en áreas específicas de estudio dentro de cada disciplina general. Dentro de la biología evolutiva nos interesa la *ecología conductual* o *psicoecología* (términos que han venido a reemplazar la palabra *etología*), la cual se encarga de estudiar el valor adaptativo de la conducta de los organismos en su ambiente natural. Dentro de la psicología del aprendizaje nos interesa el estudio experimental de diferentes formas de cambio conductual funcionalmente relacionadas con ciertos tipos de cambio ambiental (i.e., habituación, sensibilización, condicionamiento pavloviano y condicionamiento operante). Dentro de las neurociencias, nos interesa la neurociencia conductual (el estudio de las bases neurales del aprendizaje a los niveles celular y anatómico), así como también la neuroembriología (el estudio del desarrollo de sistemas nerviosos). Aparte del solapamiento que pueda existir entre los objetos y métodos propios de cada área, la teoría de la evolución por selección natural representa el gran puente que las unifica *conceptualmente*.

Sin embargo, sólo recientemente tales áreas han avanzado lo suficiente como para facilitar intentos explícitos por realizar dicha unificación (e.g., Bolles & Beecher, 1988; Eccles, 1989; Johnston & Pietrewicz, 1985; Kamil, 1994; Marler & Terrace, 1984; Prochiantz, 1989; Real, 1994; Tierney, 1986), lo cual ha traído como consecuencia un acercamiento importante entre biólogos y psicólogos. El presente trabajo trata sobre uno de esos intentos. Como veremos, un aspecto característico de este intento es un énfasis sobre la construcción de modelos matemáticos que sirvan de base para *simulaciones numéricas* mediante el uso de computadoras. El intento en cuestión se ubica dentro de un paradigma denominado *Vida Artificial*. El término *vida-artificial* (VA)

fue acuñado por Langton (1988), quien es considerado como el fundador del paradigma. Según la definición propuesta por el mismo Langton, VA incluye todo fenómeno biológico sintetizado a través de medios diferentes de aquellos que constituyen la vida natural, ya sea en forma de "hardware" o "software".

Es posible ofrecer por lo menos tres razones que justifican la aplicación de este paradigma al estudio de la filogenia del aprendizaje. Primero, la filogenia del aprendizaje en formas biológicas reales representa un fenómeno que, en gran medida, es *experimentalmente inaccesible*, no sólo debido a la extrema complejidad de las entidades y procesos, sino también a la escala de tiempo involucrada. En este sentido, VA representa una herramienta de investigación para ejecutar experimentos virtuales sobre la filogenia del aprendizaje, cuya contrapartida en el mundo real sería extremadamente difícil (sino imposible) de realizar (Taylor & Jefferson, 1994). Segundo, cualquier intento por descubrir leyes generales acerca de la filogenia del aprendizaje debe trascender el conjunto de formas biológicas reales y explorar el conjunto de formas biológicas *posibles*, dado que las primeras son, en gran medida, el resultado de contingencias y accidentes históricos, por lo cual representan sólo uno entre muchos resultados posibles de la evolución por selección natural (Dawkins, 1982; Dennett, 1995; Gould, 1989). De esta manera, VA viene a ser una aproximación metodológica y teórica al estudio de formas biológicas posibles (Emmeche, 1991; Langton, 1992, 1994). Por último, VA representa la única estrategia actualmente disponible para caracterizar la dinámica de modelos analíticamente intratables que surgen como intentos por capturar procesos evolutivos complejos (Sober, 1992).

Para efectos del presente trabajo, adoptaré una perspectiva conservadora desde la cual VA es vista principalmente como una *herramienta de investigación* que puede ser útil para motivar nuevos experimentos con formas biológicas reales, así como para clarificar nuestras suposiciones, conceptos y teorías acerca de tales formas. Perspectivas más liberales sostienen que las formas biológicas creadas y estudiadas en VA están tan vivas como las formas reales estudiadas en biología y psicología (e.g., Langton, 1992; Ray, 1992). Sin embargo, por más fascinante que parezca, tal perspectiva es filosóficamente mucho más controversial (Sober, 1992), por lo cual la dejaremos para otro trabajo.

El Primer Congreso Internacional de VA (organizado por el mismo Langton) tuvo lugar en el Instituto de Santa Fe, Nuevo México, en 1987. El primer número de la revista *Artificial Life* aparece en 1993. De tal manera que no es una exageración afirmar que VA es un paradigma

recién nacido. No obstante, VA es una disciplina en plena ebullición, constituida por una gran diversidad de áreas de investigación que van desde la evolución de moléculas virtuales (e.g., Schuster, 1993) hasta la dinámica de complejos ecosistemas virtuales (e.g., Lindgren & Nordhal, 1993). Voy a concentrarme sobre un área denominada *neuroetología computacional*. La neuroetología se ocupa de determinar las bases neurales de la conducta adaptativa de los organismos reales en su ambiente natural (Bullock, 1990). La neuroetología computacional representa una extensión de esta disciplina al campo de VA (Cliff, 1991). Por supuesto, tanto los ambientes como los organismos estudiados en la neuroetología computacional son artificiales. Es un énfasis sobre el estudio de la conducta adaptativa lo que ha permanecido del significado de la palabra *etología* en el contexto de la neuroetología computacional. En todo caso, esta rama de VA involucra una combinación de principios, conceptos, teorías y métodos provenientes de dos áreas que son menos recientes que VA, a saber, la *neurociencia computacional* y el *evolucionismo computacional*.

## NEUROCIENCIA COMPUTACIONAL Y REDES NEURALES ARTIFICIALES

La neurociencia computacional se dedica a la construcción, evaluación y aplicación de modelos matemáticos de sistemas nerviosos, a los niveles de organización celular, anatómico y conductual (Churchland, Koch, & Sejnowski, 1990; Churchland & Sejnowski, 1992; Perkel, 1990). Tales modelos, denominados *neurocomputacionales*, sirven de base para la realización de simulaciones digitales cuyos resultados pueden motivar nueva investigación o ayudar a clarificar nuestras suposiciones, conceptos y teorías acerca de sistemas nerviosos reales. La neurociencia computacional constituye un área de investigación básica dentro de la *neurocomputación*, el área más general que incluye no sólo investigación básica sino también investigación aplicada en la cual modelos neurocomputacionales son utilizados para simular ciertas formas de conducta adaptativa con el fin de resolver problemas prácticos específicos. Según Hecht-Nielsen (1990), la neurocomputación es “la disciplina tecnológica que estudia sistemas de procesamiento de información (por ejemplo, *redes neurales*) que desarrollan de manera autónoma capacidades operacionales como respuesta adaptativa a un ambiente de información” (p. 1). En esta definición, Hecht-Nielsen hace énfasis sobre el aspecto más aplicado, práctico de la neurocomputación. Sin embargo, desde sus inicios, la neurocomputación parece haber estado

igualmente motivada por un intento de entender la conducta adaptativa en sí misma.

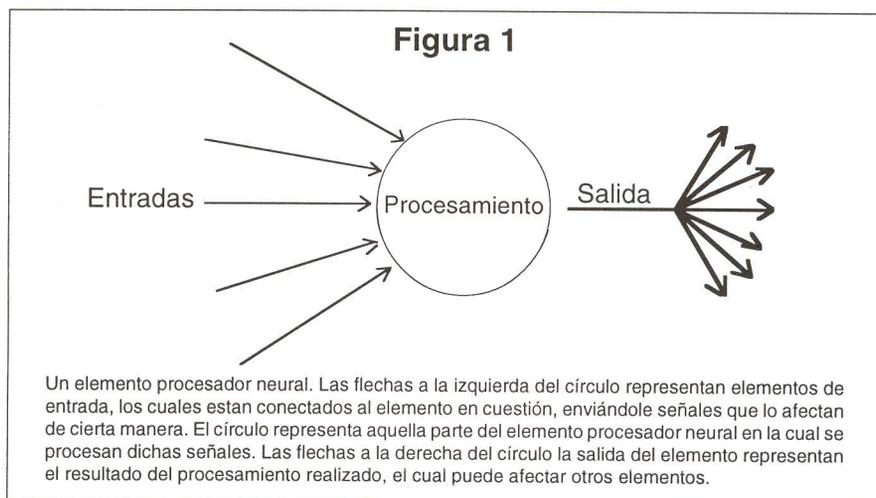
Históricamente, la neurocomputación como tal surge con el trabajo de McCulloch y Pitts (1943), aunque los de Rashevsky (1948) y Hebb (1949) también representan contribuciones importantes. La idea de entender la conducta adaptativa mediante modelos matemáticos de la estructura y funcionamiento de sistemas nerviosos resultó enormemente atractiva, por lo cual inspiró una cantidad relativamente substancial de investigación durante los años 50 y 60 (e.g., Rosenblatt, 1958; Taylor, 1956; von Neumann, 1958; Widrow & Hoff, 1960). Para estos investigadores, entender la conducta adaptativa en general era necesario para entender fenómenos humanos como la inteligencia, la mente y la consciencia. Tales fenómenos fueron vistos por esos investigadores como manifestaciones complejas que emergían de la estructura y funcionamiento del sistema nervioso humano.

Sin embargo, el trabajo de Minsky y Papert (1969) demostró que el modelo predominante de entonces, el llamado *perceptrón* (Rosenblatt, 1958), era incapaz de ejecutar cierto tipo de tareas, lo cual redujo drásticamente el interés en estos modelos. Tales tareas eran fácilmente ejecutadas por modelos de inteligencia artificial simbólica, en los cuales se teorizaba acerca de la conducta adaptativa sin apelar en absoluto a la estructura y funcionamiento de sistema nervioso alguno. Ello permitió el florecimiento de la inteligencia artificial tradicional, tal y como la conocemos actualmente. A pesar de esta situación, unos pocos investigadores continuaron desarrollando modelos neurocomputacionales y explorando sus posibilidades teóricas y prácticas (e.g., Barto, 1976; Fukushima, 1975; Grossberg, 1982; Hopfield, 1982; Klopff, 1982; Sutton & Barto, 1981).

Desarrollos posteriores (e.g., Barto, 1985; Carpenter & Grossberg, 1986; Fukushima, 1988; Hinton & Sejnowski, 1986; Hopfield & Tank, 1985; Kohonen, 1984; Rumelhart, Hinton, & Williams, 1986) llevaron a la construcción de modelos que superaron algunas de las dificultades importantes del perceptrón. Además, tales modelos eran capaces de dar cuenta de formas de conducta adaptativa que habían permanecido fuera del alcance de la inteligencia artificial simbólica. Todo ello revitalizó el interés por los modelos neurcomputacionales. Actualmente, la neurocomputación es un campo de investigación bien establecido y activo, guiado en gran medida por avances en teoría de la computación, robótica, neurobiología celular, neuroanatomía, aprendizaje animal y ecología conductual. Así mismo, la neurocomputación ha sido utilizada para hacer filosofía de la mente y de la ciencia (e.g., Churchland, 1986; Churchland,

1989). La neurocomputación, entonces, representa un área fuertemente interdisciplinaria.

La mayoría de los modelos neurocomputacionales han sido realizados mediante sistemas conocidos como *redes neurales artificiales*. Una red neural artificial está formada por un conjunto de *elementos procesadores neurales* conectados entre sí. Un elemento neural es una especie de neurona virtual, en el sentido de que recibe señales de ciertos elementos (análogos a neuronas presinápticas), las procesa y envía el resultado del procesamiento a otros elementos (ver Figura 1). Un modelo neurocomputacional representa una descripción matemática de este funcionamiento<sup>1</sup>.

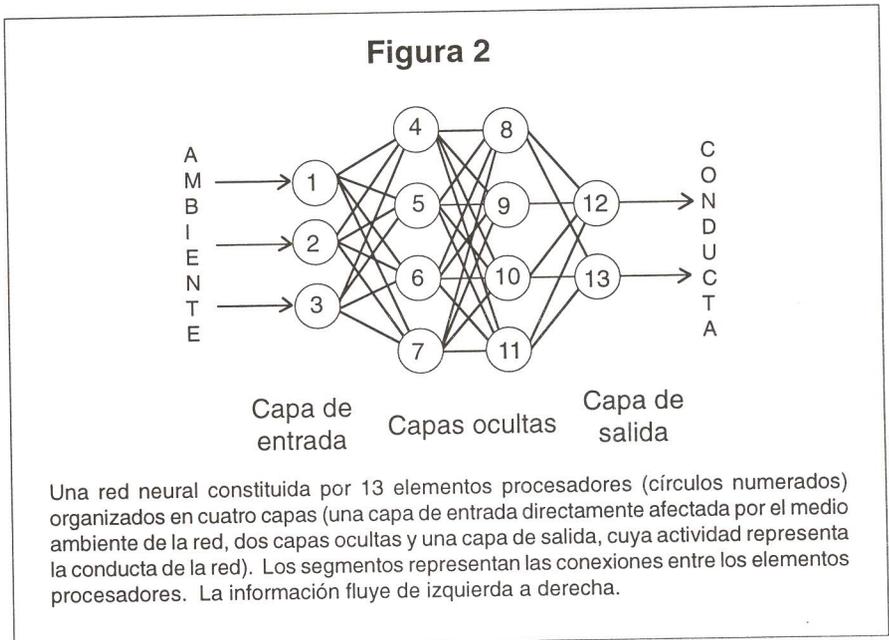


La mayoría de los modelos neurocomputacionales especifican una *función de activación* y una *función de aprendizaje* (aquí el término *función* debe ser entendido matemáticamente, es decir como refiriéndose a una regla para obtener valores de una variable a partir de valores de otra variable). Una función de activación nos permite obtener un número

1 Estrictamente hablando, un elemento procesador neural es una entidad demasiado simple como para ser identificada directamente con una neurona real. Por tanto, es más apropiado ver un elemento procesador neural como una *abstracción* de unos pocos aspectos generales del funcionamiento de una neurona individual o grupo relativamente homogéneo de neuronas. Es por ello que prefiero hablar de elemento procesador *neural*, más que de elemento procesador *neuronal*, puesto que el segundo término sugiere una semejanza estrecha con neuronas reales, semejanza que no ha sido (ni pretende ser) alcanzada por modelo neurocomputacional alguno.

que representa el estado del elemento neural en un momento determinado, a partir de ciertas variables que se considera afectan dicho estado. Distintas funciones de activación pueden representar distintos aspectos del funcionamiento de neuronas (e.g., estado eléctrico de la membrana, ocurrencia de un potencial de acción, tasa o probabilidad de ocurrencia de potenciales de acción durante un intervalo de tiempo, etc.). Por su parte, la función de aprendizaje nos permite obtener un número que representa el cambio en la fuerza de la conexión entre dos elementos neurales de un momento a otro. Una conexión es análoga a una sinapsis entre neuronas. Cambios en la fuerza de una conexión pueden representar cambios en la cantidad de substancia neurotransmisora liberada por un terminal presináptico o la proporción de moléculas receptoras en la membrana postsináptica que son controladas por dicho terminal.

**Figura 2**



Cuando conectamos un número de elementos neurales entre sí, obtenemos una red neural artificial. Existen diversas formas de representar una red neural artificial. Una forma común es utilizar un *grafo*, una estructura constituida por un conjunto de nodos y un conjunto de segmentos que conectan los nodos. Los grafos son útiles para describir *sistemas* en general, es decir, conjuntos de elementos relacionados entre sí de cierta manera. Cuando describimos una red neural mediante un grafo, los nodos representan los elementos neurales, mientras que los segmentos representan las conexiones entre esos elementos. Hay muchos tipos de redes, pero voy a concentrarme sobre el tipo representado en la Figura 2.

En este tipo de red, los elementos neurales (representados por círculos numerados) están organizados verticalmente en *capas* y la información fluye de izquierda a derecha. Toda red neural de este tipo posee *al menos* una capa de entrada y una capa de salida, y cero o más capas ocultas. La Figura 2 muestra una red formada por cuatro capas de elementos neurales. La primera capa (de izquierda a derecha) se denomina *capa de entrada*. Los elementos que constituyen esta primera capa se denominan *elementos de entrada* y sus activaciones son directamente causadas por cambios en el medio ambiente de una red (e.g., la red de la Figura 2 posee tres elementos de entrada). Tales activaciones representan la ocurrencia de un *estímulo*, por lo que el número de elementos de entrada determina la *capacidad sensorial* de la red (i.e., el número y tipo de eventos ambientales que pueden fungir como estímulos). La segunda y tercera capas se denominan *capas ocultas*, ya que sus elementos constituyentes no están expuestos directamente al medio ambiente de la red (i.e., éste causa indirectamente las activaciones de aquellos, mediante la activación de los elementos de entrada). En el ejemplo, cada capa oculta está constituida por cuatro elementos procesadores, aunque una red neural puede poseer más o menos elementos procesadores por capa oculta. Por último, la cuarta capa se denomina *capa de salida*, la cual, en el ejemplo, consiste en dos elementos procesadores cuya activación puede afectar el medio ambiente de cierta manera. Tomadas conjuntamente, las activaciones de los elementos de salida representan la *conducta global* de la red.

Numerar los elementos neurales nos permite especificar de manera inequívoca sus activaciones, propiedades y conexiones, lo cual facilita la tarea de formular el modelo neurocomputacional y escribir programas que permitan realizar simulaciones. Por ejemplo, podemos decir que la activación del Elemento 7 es igual a 0.45, que el Elemento 9 es excitatorio o que la tasa de decaimiento temporal de la activación del Elemento 11

es de 0.2. También, podemos especificar las conexiones de manera precisa. Por ejemplo, podemos decir que el Elemento 1 está conectado a los Elementos 4, 5, 6 y 7. Sin embargo, el Elemento 1 no está conectado a los otros dos elementos de entrada (2 y 3). Así mismo, el Elemento 10 está conectado a los Elementos 12 y 13 (los dos elementos de salida), y así sucesivamente. Nótese que todas las conexiones son *unidireccionales*, es decir, el Elemento 4 está conectado al Elemento 10 mas no al revés, por lo cual la activación del primero afecta la del segundo, pero la activación del segundo no afecta la del primero. Otros tipos de redes consisten en conexiones bidireccionales, por lo cual se conocen como *recurrentes*. Los modelos neurcomputacionales que describen tales redes son mas complejos y los dejaremos de lado.

En la red de la Figura 2, cualquier elemento dentro de una capa está conectado *sólo* con elementos de la *siguiente capa* hacia la derecha (i.e., elementos en la primera capa estan conectados a elementos en la segunda capa, mientras que estos, a su vez, estan conectados a elementos de la tercera capa, y así sucesivamente). A este tipo de redes se les denomina *anterógradas adyacentes*, puesto que elementos en una capa  $n$  estan conectados solamente a elementos en la capa  $n+1$ . Nótese también que en esa red, *todos* los elementos de la capa  $n$  estan conectados a todos los elementos de la capa  $n+1$ , lo cual representa un ejemplo de red anterógrada adyacente *totalmente conectada*. Es posible construir una red anterógrada *parcialmente conectada*. Por ejemplo, podríamos construir una red constituida exactamente por el mismo número de elementos de la red neural mostrada en la Figura 2, pero con el Elemento 1 conectado sólo a los Elementos 4 y 7, y el Elemento 2 conectado sólo a los Elementos 5 y 6.

Hablando en términos de niveles de análisis, el paso de un elemento neural a una red neural es análogo al paso de una neurona a un circuito o sistema neuronal y, por tanto, del nivel celular al nivel histológico, anatómico o sistémico. Cuando observamos el comportamiento global de una red neural a lo largo de intervalos temporales mas o menos extendidos, introducimos un tercer nivel de análisis, a saber, el nivel *conductual*, estudiado por la ecología conductual y la psicología del aprendizaje. Dentro de la neurociencia computacional, existen líneas de investigación dedicadas a la construcción y evaluación de modelos neurcomputacionales del condicionamiento, la mayoría de las cuales se han concentrado sobre el condicionamiento pavloviano (e.g., Buenomano & Byrne, 1990; Donegan, Gluck, & Thompson, 1989; Grossberg, 1991; Hawkins, 1989; Klopff, 1988; Klopff & Morgan, 1990; Moore, 1991; Moore, Berthier, & Blazis, 1990; Schmajuk & DiCarlo, 1991;

Sutton, 1991; Wagner & Donegan, 1989). En este contexto, el término *condicionamiento* se refiere a cambios en el comportamiento global de una red neural como función de cambios en su medio ambiente.

En nuestra investigación nos hemos interesado no sólo en el condicionamiento pavloviano sino también en el operante. De hecho, nuestro modelo neurocomputacional (Donahoe, Burgos, & Palmer, 1993; Donahoe & Palmer, 1994) representa una interpretación neural de un *Principio Unificado del Reforzamiento* (Donahoe, Crowley, Millard, & Stickney, 1982), un principio conductual derivado de un análisis experimental tanto del condicionamiento pavloviano como operante. En esencia, el principio postula que *todo* condicionamiento consiste en una selección de relaciones ambiente-conducta debida a la ocurrencia de *discrepancias temporales* en la conducta de un individuo. Las relaciones seleccionadas están constituidas por todos aquellos estímulos y todas aquellas respuestas que ocurrieron *inmediatamente antes* de la discrepancia. Este principio se opone a la distinción tradicional entre condicionamiento pavloviano y condicionamiento operante como fenómenos de aprendizaje que involucran mecanismos de reforzamiento distintos. El principio, pues, apoya aquellos autores (e.g., Schwartz & Gamzu, 1977; Hearst, 1975; Schoenfeld, 1972, 1976; Staddon & Simmelhag, 1971) para quienes la dicotomía pavloviano-operante representa una distinción meramente de procedimiento, referida a tipos de operaciones experimentales de manipulación de ciertas variables independientes y registro de ciertas variables dependientes. Nuestras simulaciones, pues, han sido diseñadas siguiendo los mismos cánones de procedimiento asociados con tales operaciones, pero sin asumir una separación teórica entre condicionamiento pavloviano y operante.

Como interpretación neural de un principio conductual, nuestro modelo se basa sobre principios derivados de análisis experimentales de la estructura y funcionamiento de sistemas nerviosos reales, a los niveles de análisis celular y anatómico. Al nivel celular, la formulación de nuestras reglas de activación y aprendizaje ha sido guiada por principios generales acerca del funcionamiento general de las neuronas. Al nivel neuroanatómico, la construcción de nuestras redes neurales ha sido guiada por principios acerca de la organización de circuitos y sistemas nerviosos *en general*. En particular, nuestra regla de aprendizaje incluye una *señal de reforzamiento* resultante de la *discrepancia temporal* en las activaciones de un tipo de elementos neurales que simulan la

actividad de *sistemas dopaminérgicos*<sup>2</sup>. De acuerdo con la evidencia experimental (e.g., Beninger, 1983; Hernandez & Hoebel, 1990; Kelley & Delfs, 1991a, 1991b; Mora & Myers, 1977; Olds & Milner, 1954; Pierce, Crawford, Nonneman, Mattingly, & Bardo, 1990; Salamone, 1991; Schultz, 1992; White, Packard, & Hiroi, 1991; Wise, 1989; Wise & Rompré, 1989), dicha actividad parece estar críticamente involucrada en los efectos reforzantes del tipo de estímulos utilizados como reforzadores primarios en condicionamiento (e.g., comida, agua y choques eléctricos).

En nuestras simulaciones hemos mostrado que redes neurales como la de la Figura 2, constituidas por elementos neurales que funcionan de acuerdo con nuestro modelo neurocomputacional, son capaces de simular un número considerable de fenómenos de condicionamiento. Entre éstos se encuentran la adquisición, extinción, readquisición rápida, discriminación, ensombrecimiento, bloqueo y condicionamiento contextual. Otros modelos neurocomputacionales también han sido capaces de simular tales fenómenos (con excepción, quizá, de la readquisición rápida), de tal manera que nuestro modelo es al menos conductualmente tan plausible como otros. Sin embargo, nuestro modelo parece ser neuralmente más plausible que otros modelos de condicionamiento, no sólo en lo referente a nuestras reglas de activación y aprendizaje sino también a la simulación de ciertos fenómenos *emergentes*. En efecto, muy temprano en nuestra investigación descubrimos que la estructura o *arquitectura* de una red neural ejercía una influencia considerable sobre su comportamiento global. Tal influencia representa un fenómeno emergente en el sentido de que se observa sólo a nivel de la red neural, el cual involucra *múltiples realizaciones* de un mismo modelo neurocomputacional.

- 2 Los sistemas dopaminérgicos conocidos hasta ahora son tres. El sistema negroestriado se origina en la substancia negra y proyecta hacia el putamen y el núcleo caudado. El sistema mesolímbico se origina en el área ventrotectal y proyecta hacia la amígdala, el núcleo accumbens y el hipocampo, a través del haz prosencefálico medial. El sistema mesocortical también se origina en el área ventrotectal y proyecta hacia el hipocampo, pero además proyecta hacia la corteza prefrontal (o motora-asociativa). En todos estos sistemas, las regiones de origen están constituidas por neuronas que sintetizan y liberan *dopamina*, substancia neuroactiva catecolaminérgica. Una característica neuroanatómica importante de estos sistemas, la cual hemos intentado capturar en nuestro modelo, es que involucran proyecciones *difusas*, es decir, que afectan de manera *masiva e indiscriminada* las neuronas que constituyen sus respectivas regiones de destino. El problema de la especificidad del aprendizaje planteado por esta estrategia lo hemos resuelto adoptando la idea, originalmente propuesta por Hebb (1949), de que la fuerza de una conexión también depende de la *co-activación* de los elementos neurales pre- y postsináptico.

Como ejemplo de tal influencia, hemos logrado simular dos fenómenos centrales de condicionamiento pavloviano, a saber, la función de intervalo entre estímulos y la variación de intervalos óptimos entre preparaciones experimentales. El intervalo entre estímulos (IEE) es el tiempo transcurrido entre el inicio de un estímulo condicional (EC) y el inicio de un estímulo incondicional (EI). El IEE, entonces, representa una medida inversa de contigüidad temporal entre el EC y el EI (a menor IEE, mayor contigüidad). Por una parte, se sabe que la magnitud de la respuesta ante el EC (la respuesta condicional, o RC) cambia como una función no monótona (en forma de U invertida) del IEE. Este fenómeno se conoce como función de IEE y demuestra la existencia de una relación óptima de contigüidad temporal entre el EC y el EI, relación bajo la cual la magnitud de la RC es máxima. Cuando tal relación es expresada en términos de un valor (o rango de valores), se dice que éste representa el IEE *óptimo*, es decir, el IEE que produce la magnitud máxima de RC. Por otra parte, también se sabe que el IEE óptimo varía substancialmente de una preparación experimental a otra, al menos en las preparaciones prototípicas utilizadas actualmente. En efecto, el IEE óptimo en la preparación de la respuesta de la membrana nictitante en conejos se encuentra entre 250 y 400 ms (e.g., Frey & Ross, 1968; Schneiderman, 1966; Smith, Coleman, & Gormezano, 1969). En el caso del automoldeamiento de la respuesta de picar en palomas, el IEE óptimo se encuentra entre 4 y 8 s (e.g., Gibbon, Baldock, Locurto, Gold, & Terrace, 1977). Por último, el IEE óptimo en la supresión condicionada de presionar una palanca en ratas es aproximadamente de 20 s (Libby, 1951; Ross, 1961; Yeo, 1974). Modelos neurcomputacionales previos se han concentrado exclusivamente sobre la función de IEE. En nuestra aproximación, hemos logrado simular *ambos* fenómenos mediante un mismo modelo.

En una simulación preliminar, dos redes neurales de diferente tamaño (pequeña versus grande), construidas manualmente, fueron sometidas a dos arreglos demorados anterógrados, diferentes sólo en el IEE (largo versus corto). Los resultados mostraron que la RC de la red pequeña bajo el IEE corto fue substancialmente mayor que la RC de la misma red bajo el IEE largo. Por otra parte, la RC de la red grande bajo el IEE largo fue substancialmente mayor que la RC de la misma red bajo el IEE corto. Este hallazgo es consistente con la existencia de funciones de IEE que poseen diferentes valores máximos (i.e., diferentes IEE óptimos), a la vez que sugiere que tales fenómenos se encuentran íntimamente ligados a la neuroanatomía del sistema de respuesta

observado. Hasta donde sabemos, ningún modelo neurocomputacional del condicionamiento pavloviano ha capturado tal interdependencia entre la estructura y el funcionamiento de una red neural artificial.

En vista de tal interdependencia, un fracaso en simular cierto fenómeno de condicionamiento *podiera* deberse a lo inadecuado de la arquitectura de la red utilizada, mas que al modelo neurocomputacional en sí mismo. Ello planteó el problema de buscar la arquitectura adecuada para simular el fenómeno de interés. Sin embargo, dado lo vasto del *espacio arquitectónico* (i.e., el conjunto de todas las redes posibles), dicha búsqueda se convierte en una tarea imposible de realizar manualmente en un tiempo prudencial. Para dar una idea general del problema, tomaría mas de trescientos años probar cada miembro del conjunto de todas las redes posibles que sean anterógradas adyacentes completamente conectadas que posean un máximo de 10 capas y 10 elementos por capa (una región ínfima del espacio arquitectónico), asumiendo que cada prueba dure sólo un segundo. La alternativa, pues, era utilizar un *procedimiento automático* de búsqueda de redes que fuera lo menos costoso posible. Pero, a la vez, deseábamos que tal mecanismo fuera *biológicamente plausible*. La teoría de la evolución por selección natural representó la alternativa ideal, lo cual nos llevó al evolucionismo computacional.

## **EVOLUCIONISMO COMPUTACIONAL: TEORÍA SINTÉTICA Y ALGORITMOS GENÉTICOS**

El evolucionismo computacional se ocupa de la construcción y aplicación de modelos matemáticos de la evolución, sobre la base de los cuales es posible diseñar *algoritmos evolutivos* que permiten la ejecución de simulaciones digitales de procesos de evolución (Fogel, 1995)<sup>3</sup>. Existen diversos tipos de algoritmos evolutivos. Aquí voy a concentrarme sobre los llamados *algoritmos genéticos* (Goldberg, 1989; Holland, 1975), procedimientos de búsqueda de estructuras basados sobre una abstracción de la *teoría sintética* (o *síntesis moderna*) de la evolución. Dicha teoría representa una unificación de la teoría de la evolución por

---

3 El término *algoritmo* proviene de la palabra *algorismus*, latinización del nombre *al-Khowârizmî*, matemático persa del siglo IX D.C. a quien se le atribuyen las primeras descripciones explícitas de instrucciones paso a paso para realizar operaciones aritméticas (Harel, 1987). Un algoritmo, entonces, es un conjunto de reglas o instrucciones que, al ser seguidas secuencialmente, permiten resolver un problema particular bien definido.

selección natural y la teoría genética de la herencia (Dobzhansky, 1937; Fisher, 1930; Haldane, 1932; Huxley, 1942; Mayr, 1942; Simpson, 1944; Wright, 1931). Permítaseme abrir un breve paréntesis para discutir cómo la teoría sintética se aplica a la filogenia del aprendizaje, luego de lo cual describiré cómo intenta ser capturada por los algoritmos genéticos.

Primero veamos el componente relativo a la teoría de la evolución por selección natural. Siguiendo a Lewontin (1970), podemos formular los principios de esta teoría como sigue:

1. Variación fenotípica: Existen diferencias *fenotípicas* (i.e., morfológicas y conductuales) entre los individuos de una población en un ambiente determinado.
2. Variación aptitudinal: Existen diferencias en la capacidad reproductiva de los individuos de una población, las cuales están determinadas por una interacción entre los rasgos fenotípicos individuales y el medio ambiente.
3. La aptitud es hereditaria: La capacidad reproductiva de la progenie se asemeja a la de los progenitores.

El mecanismo de la selección natural entra en funcionamiento cuando el medio ambiente es tal que ciertos individuos, en virtud de poseer ciertos rasgos fenotípicos, tienen mayor oportunidad de reproducirse que individuos que carecen de tales rasgos. Se dice, entonces, que aquellos individuos son *seleccionados* para reproducirse y, por tanto, dejar progenie que posea rasgos similares, los cuales, a su vez, tenderán a favorecer la reproducción de la progenie misma, y así sucesivamente. La teoría de la evolución por selección natural, pues, explica la evolución en términos de la acumulación de variaciones fenotípicas que incrementan la capacidad reproductiva de los individuos.

Como ejemplo relativamente simple de aplicación de estos principios al aprendizaje, mencionemos los trabajos de Hollis y colaboradores (e.g., Hollis, 1984, 1990; Hollis, Cadieux, & Colbert, 1989; Hollis, Dumas, Singh, & Fackelman, 1995), quienes han estudiado el valor adaptativo del condicionamiento pavloviano de la respuesta territorial del pez siamés peleador (*Betta splendens*) y del gourami azul (*Trichogaster trichopterus*). Esta respuesta involucra un despliegue exagerado de branquias y aletas, provocado incondicionalmente en los machos por la presencia de un coespecífico. Se ha determinado que esta respuesta es un componente de la conducta reproductiva de estas especies, puesto que siempre acompaña episodios de lucha por algún territorio elegido por un macho como lugar de apareamiento. Hollis y

colaboradores han mostrado que individuos de estas especies pueden ser entrenados, mediante arreglos pavlovianos, a emitir la respuesta en cuestión ante estímulos no específicos (e.g., una luz) y, por tanto, a *anticipar* situaciones territoriales potenciales. Los resultados han mostrado que individuos entrenados son capaces de defender su territorio mucho mas exitosamente que individuos no entrenados. También, Hollis y Overmier (1982) demostraron que la eliminación del telencéfalo en *Betta splendens* reducía substancialmente los efectos estimulantes incondicionales de la presencia de un coespecífico.

La implicación mas importante de estos resultados para nuestra discusión es que los individuos entrenados tendrán mayor oportunidad de reproducirse que los individuos no entrenados, en tanto en cuanto la defensa territorial (crucial para la reproducción) se haga mas exitosa con la adquisición de una respuesta territorial anticipatoria, adquisición que parece estar mediada por una estructura neural particular (i.e., el telencéfalo). Aquí tenemos, entonces, un ejemplo de cómo rasgos fenotípicos estructurales (ciertas características del sistema nervioso) interactúan con el medio ambiente (contingencias pavlovianas) para permitir la ocurrencia de rasgos fenotípicos funcionales adquiridos (respuesta territorial anticipatoria) que pueden incrementar el éxito reproductivo de un individuo.

Ahora bien, para llegar a la noción de filogenia del aprendizaje, debemos entender que los sujetos utilizados en cualquier experimento de condicionamiento son miembros de una misma especie. Sobre esta base, y en el caso de los trabajos de Hollis y colaboradores, es de esperarse que la mayoría de los sujetos posea una arquitectura telencefálica relativamente uniforme y, por consiguiente, una capacidad igualmente uniforme de adquirir la respuesta territorial anticipatoria. Aunque es indudable que existen diferencias individuales en tal arquitectura y capacidad, resulta razonable suponer que serán relativamente poco pronunciadas<sup>4</sup>. Sin embargo, y este es el punto crucial, cabe preguntarse acerca del *origen filogenético* de tal uniformidad, ante lo cual sólo podemos formular conjeturas.

---

4 Así mismo, debe obviamente haber otros rasgos fenotípicos estructurales, aparte de la arquitectura telencefálica, que afectan dicha capacidad (e.g., una estructura particular de branquias y aletas). Pero resulta igualmente razonable suponer que también existen pocas diferencias individuales respecto a tales rasgos entre los miembros de las especies en cuestión.

Una posible conjetura es que hace millones de años, los miembros de una población de organismos acuáticos pudieron haber diferido *substancialmente* en su arquitectura telencefálica. A su vez, tales diferencias pudieron haber contribuido a la presencia de diferencias igualmente substanciales en la capacidad de adquisición de respuestas territoriales anticipatorias bajo contingencias pavlovianas. En este contexto, entonces, el Principio 1 (ver arriba) se refiere a diferencias neurales y de aprendizaje entre individuos. Aquellos individuos que poseían tal capacidad, en virtud de haber poseído una arquitectura telencefálica específica, lograron defender sus territorios y, por tanto, reproducirse más exitosamente (Principio 2). En la medida en que dicha arquitectura haya sido heredable y las contingencias pavlovianas hayan permanecido relativamente constantes, es de esperarse que la capacidad de aprendizaje y, por tanto, reproductiva de la progenie hayan sido por lo menos tan altas como las de sus progenitorios (Principio 3). Luego de miles de generaciones, este proceso de acumulación de variaciones fenotípicas útiles resultó en poblaciones de individuos relativamente homogéneos en la arquitectura de sus telencéfalos y en su capacidad de adquirir respuestas territoriales anticipatorias. Tales poblaciones constituirían las especies a las cuales pertenecen los sujetos utilizados por Hollis y colaboradores.

Si extendemos esta conjetura al contexto de la neurociencia computacional, tenemos que las características fenotípicas estructurales de un individuo están representadas por la arquitectura de una red neural. Entre tales características se encuentran el número de elementos de entrada, el número de capas y elementos ocultos, el número de elementos de salida, el número de conexiones por elemento, la forma como están conectados los elementos entre sí y las características particulares de cada elemento (e.g., si un elemento es excitatorio o inhibitorio). Entonces, respecto a las diferencias fenotípicas morfológicas, el Principio 1 se cumple en el presente contexto si se genera una población de redes neurales que difieran en sus características arquitectónicas. Respecto a las diferencias fenotípicas conductuales, el Principio 1 se cumple si tales redes difieren en su capacidad de modificar su conducta de cierta manera bajo ciertas contingencias ambientales (e.g., un aumento en la magnitud de activación de los elementos neurales de salida luego de una exposición a ciertas contingencias pavlovianas).

El Principio 2 se cumple si la aptitud de un individuo depende de dicha modificación. Aunque no existe evidencia empírica directa que demuestre inequívocamente que la aptitud de un individuo en su ambiente natural depende directamente de rasgos funcionales

adquiridos, suponer tal dependencia resulta razonable, en vista de los trabajos de Hollis y colaboradores. Subyacente a esta suposición se encuentra la idea de que el ambiente natural consiste en el mismo tipo de relaciones temporales y probabilísticas estudiadas en el laboratorio mediante procedimientos de condicionamiento pavloviano y operante. Esta idea no es universalmente aceptada por los ecólogos conductuales. Sin embargo, a pesar de ello y de que no existe evidencia empírica directa de que tal idea sea verdadera, hemos considerado razonable definir el ambiente en nuestras simulaciones en términos de dichas relaciones.

Por último, el Principio 3 se cumple si la arquitectura de las redes neurales que constituyen la progenie se asemeja a la de los progenitores. Y en la medida en que ocurra tal semejanza y en que la conducta aprendida dependa de dicha arquitectura, la aptitud de las redes de la progenie también tenderá a parecerse a la de las redes progenitoras. Sin embargo, tal y como el mismo Lewontin lo admite, este principio debe ser complementado, puesto que no especifica el origen de las diferencias fenotípicas, ni propone mecanismo alguno de la herencia (i.e., no explica las semejanzas fenotípicas entre progenitores y progenie). Tal complementación viene dada por la teoría genética de la herencia, la cual nos permite añadir tres nuevos principios:

4. Teoría Genética de la Herencia: El mecanismo fundamental de la herencia es la transmisión del material hereditario (i.e., el genotipo) de un individuo a sus descendientes, material que está constituido por unidades llamadas *genes*, las cuales codifican información que determina rasgos fenotípicos específicos de un individuo.
5. Variación genotípica: Existen diferencias entre los genotipos de los individuos de una población, las cuales son debidas principalmente al entrecruzamiento de los genotipos de los progenitores.
6. La Tesis Central de la Genética: La conversión de información genética en información fenotípica es unidireccional (i.e., va del genotipo al fenotipo, pero no al revés), por lo cual cambios en los rasgos fenotípicos de un individuo no pueden afectar *su* genotipo.

El Principio 4 puede ser desglosado en dos, a saber, la Teoría Clásica (o mendeliana) y la Teoría Molecular. La diferencia mas importante es que en la primera los genes representan unidades *funcionales* cuya naturaleza química es ignorada para fines de trabajo teórico y experimental. Esta teoría representa la base de lo que hoy

conocemos como *genética de poblaciones* (Crow, 1986). Por su parte, la Teoría Molecular, más reciente que la Clásica, se ha dedicado a estudiar la naturaleza química particular de los genes, constituyendo lo que actualmente se conoce como *biología molecular del gen* (Freifelder & Malacinski, 1993). En esta teoría, un gen representa un segmento de ácido desoxirribonucleico (ADN) necesario para la formación de un polipéptido. También, la teoría explica el Principio 6 aludiendo que los caracteres adquiridos no son heredados puesto que la información no puede pasar de proteínas a ADN, sino sólo de ADN a proteínas (Crick, 1970)<sup>5</sup>.

Tomados en conjunto, los Principios 1 a 6 constituyen la esencia de la teoría sintética de la evolución, esencia que intenta ser capturada por un algoritmo genético. Una simulación típica basada sobre un algoritmo genético consiste en una secuencia de generaciones de individuos o *linaje*, en la cual una generación está constituida por una población de individuos que se desarrollan, se reproducen y mueren. En este contexto, un individuo se define como un organismo virtual constituido por un genotipo (el material hereditario) y un fenotipo (el conjunto de rasgos morfológicos, estructurales, fisiológicos y conductuales). En algoritmos genéticos típicos, un genotipo se define como una secuencia de dígitos binarios (unos y zeros), dividida en segmentos cuyos dígitos constituyentes codifican en forma binaria valores de ciertas variables que se consideran como relevantes para la determinación de ciertos rasgos fenotípicos de interés. Un dígito binario representa un gen, mientras que el valor particular de ese dígito (i.e., 0 o 1) representa un *alelo*. En este sentido, y respecto al principio 4, los algoritmos genéticos involucran una abstracción de la Teoría Genética Clásica de la herencia, por lo cual no intentan capturar la naturaleza química de los genes.

El desarrollo de un individuo es definido como la conversión de los segmentos genotípicos en números decimales que representan rasgos fenotípicos. Una vez que un individuo se ha desarrollado, el fenotipo

---

5 Más precisamente, la síntesis de proteínas a partir de ADN incluye un paso intermedio de información de ADN a ácido ribonucleico mensajero (ARNm), paso que se conoce como *transcripción*. Desde 1975 se sabe que este paso es reversible, es decir, ADN puede ser producido a partir de ARN (Freifelder & Malacinski, 1993). Este fenómeno se conoce como transcripción inversa y ha demostrado ser de gran importancia práctica (e.g., ha sido esencial para la replicación del retrovirus HIV, el cual, como todo retrovirus, funciona introduciendo en la célula moléculas de ARN que pueden ser convertidas en ADN mediante una enzima denominada transcriptasa inversa, la cual es codificada por el virus mismo).

resultante es evaluado para determinar sus capacidad de reproducción (i.e., su aptitud), mediante un criterio cuantitativo denominado *función de aptitud* (o de ajuste o de adaptación). Una función de aptitud retorna un valor que determina la probabilidad de que un individuo se reproduzca y, por tanto, transmita parte de su genotipo a la siguiente generación. En un algoritmo genético típico, la aptitud de un individuo es idéntica a su probabilidad de reproducción.

Luego de que el valor de la función de aptitud ha sido obtenido para todos los fenotipos de una población, se aplica un *esquema de selección* para obtener nuevos genotipos que constituirán el material genético de los individuos de la siguiente generación. Algorítmicamente, el primer paso de un esquema de selección involucra la formación de una muestra de *progenitores potenciales*, utilizando la aptitud como criterio cuantitativo de selección. En un segundo paso, pares de miembros de esta muestra son aleatoriamente seleccionados para fines de reproducción, la cual involucra intercambiar con cierta probabilidad fragmentos relativamente extensos de los genotipos de uno y otro individuo. Dicha probabilidad se denomina *probabilidad de entrecruzamiento genético*, la cual, por lo general, es alta (.8 o mas). El resultado del entrecruzamiento genético, en caso de ser exitoso, es un nuevo par de genotipos que constituirán el material genético de la progeñie de los dos individuos seleccionados. De esta manera, la progeñie tiende a ser genéticamente similar a los progenitores. La aptitud de la progeñie también tenderá a ser similar a la de los progenitores, en la medida en que dependa de rasgos fenotípicos genéticamente determinados (Principios 3). Como paso final del esquema de selección tenemos un proceso de *mutación*, el cual consiste en cambiar aleatoriamente los alelos de los nuevos genotipos, de acuerdo con cierta probabilidad. Esta probabilidad se conoce como *probabilidad de mutación*, la cual, por lo general, es baja (.1 o menos). De esta manera, de acuerdo con el Principio 4, la variación genética dentro de una población está determinada por el entrecruzamiento genético mas que por la mutación aleatoria.

Luego de que una nueva población de genotipos ha sido formada, el ciclo de desarrollo, evaluación y selección se repite tantas veces como generaciones se deseen. El resultado general de simulaciones con algoritmos genéticos es un incremento en la aptitud, similaridad genotípica y similaridad fenotípica promedio de una población como funciones negativamente aceleradas del tiempo generacional. Es este tipo de cambios lo que en el contexto de los algoritmos genéticos define la evolución.

## NEUROETOLOGÍA COMPUTACIONAL: COMBINANDO REDES NEURALES ARTIFICIALES CON ALGORITMOS GENÉTICOS

La esencia de nuestra aproximación se basa sobre la idea de combinar redes neurales artificiales con algoritmos genéticos, con el fin de simular la filogenia del aprendizaje. Esta idea ya ha sido propuesta y explorada con anterioridad (e.g., Ackley & Littman, 1992; Belew, McInerney, & Schraudolph, 1992; Cliff, 1991; French & Messinger, 1994; Gruau & Whitley, 1993; Harp & Samad, 1991; Harvey, 1991; Hinton & Nowlan, 1987; Keesing & Stork, 1991; Meyer & Guillot, 1991; Miller, Todd, & Hegde, 1989; Mühlhenbein & Kindermann, 1989; Nolfi, Elman, & Parisi, 1990; Paredis, 1991, 1994; Schaffer, Whitley, & Eshelman, 1990; Todd & Miller, 1991; Whitley, Starkweather, & Bogart, 1990; Wilson, 1992). Sin embargo, nuestra combinación se diferencia de otras en por lo menos tres aspectos.

Primero, mientras que la plausibilidad conductual y neural de los modelos neurocomputacionales utilizados en otras aproximaciones es cuestionable, nuestro modelo parece mas plausible en el sentido de que se basa sobre evidencia experimental acerca de los correlatos neurales del condicionamiento pavloviano y operante. Segundo, hemos incluido un algoritmo de traducción de genotipos a fenotipos basado sobre ciertos aspectos generales funcionales de las etapas de *desarrollo neural* identificadas como críticas por la neuro-embriología (e.g., Brown, Hopkins, & Keynes, 1991; Purves & Lichtman, 1985), a saber, proliferación, migración, diferenciación, sinaptogénesis y eliminación<sup>6</sup>. Tercero, hemos conceptualizado el ambiente en términos del tipo de relaciones temporales y probabilísticas estudiadas en condicionamiento pavloviano y operante.

---

6 En este especial algoritmo, el resultado de una etapa está determinado por el resultado de la etapa anterior y por información codificada en el genotipo. Dicha información consiste en números que, en su mayoría representan probabilidades (e.g., la probabilidad de producción de un nuevo elemento neural, la probabilidad de que cierto elemento sea inhibitorio, la probabilidad de formación de una conexión, etc. De esta manera, simulamos factores epigenéticos del desarrollo (i.e., aquellos factores no genéticos que afectan el desarrollo biológico), lo cual nos permitió generar diversidad fenotípica a partir de un mismo genotipo. La arquitectura de una red, pues, está determinada parcialmente por el genotipo.

Como ejemplo de una aplicación de nuestra aproximación, considérese el siguiente experimento (Burgos, 1996). Una población inicial de 100 genotipos fue generada pseudo-aleatoriamente. Cada genotipo consistió en un total de 282 genes, divididos en 59 segmentos constituidos por 3, 4 o 5 genes. Cada segmento codificaba en binario un parámetro que determinaba el resultado de alguna etapa del algoritmo de desarrollo neural. Todos los parámetros de desarrollo fueron codificados por más de un gen (poligenia) y todo gen determinaba uno y sólo un parámetro de desarrollo (no hubo pleiotropía). Ocho redes neurales fueron desarrolladas, según dicho algoritmo, a partir de cada genotipo de la población inicial. Las 800 redes resultantes fueron aleatoriamente asignadas a ocho grupos de 100 redes cada uno. Cada grupo representó la primera generación de fenotipos de un linaje o historia filogenética.

Cada grupo fue sometido a un procedimiento de condicionamiento pavloviano de tipo anterógrado demorado en el cual se presentaron 125 apareamientos EC-EI. Los grupos se diferenciaron en el IEE, el cual podía ser de 2, 4, 8 o 16 iteraciones (el tiempo se conceptualizó como una variable discreta, en la cual una iteración representaba un momento o instante indeterminado), y en el tipo de EC utilizado, el cual podía ser EC1 o EC2. Tales estímulos involucraron la activación de distintos tipos de elementos de entrada. Todo ello resultó en un diseño bifactorial de 2x4, para un total de ocho condiciones experimentales correspondientes a ocho ambientes distintos. El resto de las generaciones (hasta un máximo de 100) de cada linaje fueron generadas mediante un algoritmo genético en el cual la aptitud individual se definió como el porcentaje de los últimos 25 ECs que evocaron una RC. La ocurrencia de una RC se definió como una activación promedio de las unidades de salida de 0.5 o más (el rango de activaciones iba de 0.0 a 1.0). La probabilidad de entrecruzamiento fue de .8 y la probabilidad de mutación fue de .01.

Para determinar el papel del aprendizaje y de la selección conducta-dependiente, las ocho condiciones anteriores fueron repetidas bajo dos condiciones de control. En una (la condición sin aprendizaje), la función de aprendizaje del modelo neurocomputacional fue cancelada para que los individuos fueran incapaces de aprender. En la otra (condición de aptitud aleatoria), las redes eran capaces de aprender, pero su aptitud era un número aleatorio cuyo valor era completamente independiente de cualquier rasgo fenotípico (estructural o funcional) del individuo. Las variables dependientes se dividieron en genotípicas, fenotípico-estructurales y fenotípico-funcionales (o conductuales). En la primera condición, todos los miembros de todas las poblaciones fenotípicas

iniciales mostraron una RC muy cercana a cero y, por tanto, una aptitud igual a cero. Puesto que no hubo variación aptitudinal en esa población, no hubo selección ni reproducción, por lo cual el algoritmo genético no produjo generación nueva alguna. En la segunda condición, la RC promedio permaneció muy cercana a cero a lo largo 100 generaciones, para todos los linajes.

Algunos de los resultados generales de las condiciones experimentales fueron los siguientes:

1. Tanto la similaridad genotípica como la aptitud promedio se incrementaron como una función negativamente acelerada de la generación.

2. Las redes neurales de la última generación mostraron un aprendizaje substancialmente mejor que aquel mostrado por las redes neurales de la primera generación.

3. Las redes neurales cuyos ancestros habían sido seleccionados por responder bajo los IEE más largos (8 y 16 iteraciones) fueron substancialmente más grandes que aquellas cuyos ancestros fueron seleccionados por responder bajo los IEE más largos (2 y 4 iteraciones).

4. Redes neurales grandes mostraron un aprendizaje substancialmente mejor bajo IEE largos que bajo IEE cortos, mientras que lo contrario se observó en redes neurales pequeñas. Este resultado es consistente con nuestra observación preliminar de que existe una relación funcional directamente proporcional entre el tamaño de una red neural y el IEE óptimo.

5. En cuatro de las ocho condiciones experimentales, individuos cuyos ancestros habían sido seleccionados por responder ante EC1 mostraron un aprendizaje substancialmente mejor bajo ese estímulo que bajo EC2, mientras que lo contrario se observó en individuos cuyos ancestros habían sido seleccionados por responder ante EC2. Este hallazgo simula el fenómeno de la no equipotencialidad de los estímulos condicionales (e.g., Bolles, 1970; Garcia & Koelling, 1966), el cual muestra que diferentes tipos de organismos poseen diferentes capacidades para asociar distintos tipos de estímulos.

Estos resultados son consistentes con las siguientes consideraciones generales:

a. Existe una relación *interactiva* entre aprendizaje y evolución. Cuando la selección natural actúa sobre la conducta aprendida, produce organismos cada vez más eficaces en aprender acerca de su medio ambiente. Sin embargo, la ocurrencia de tal evolución, a su vez, depende

de cuan bien aprendan los organismos de una generación particular, lo cual, a su vez, depende de que éstos posean las estructuras neurales adecuadas. Dicho de otro modo, la evolución depende de rasgos conductuales en la medida en que la aptitud del individuo dependa del funcionamiento de alguna estructura hereditaria (Simpson, 1944; Wilson, 1975), funcionamiento que, a su vez, dependerá críticamente de las características del medio ambiente.

b. Es posible afirmar que la conducta aprendida de un individuo es heredada, no sólo en el sentido de que la estructura y, por tanto, el funcionamiento de su sistema nervioso están parcialmente determinados por un código genético (y, en esa medida, son similares a la estructura y funcionamiento del sistema nervioso de los progenitores), sino también en el sentido de que ocurre en un medio ambiente relativamente similar al de los progenitores. El término *herencia*, pues, se refiere no sólo a la similaridad fenotípica entre progenitores y progenie determinada genéticamente, sino también a la similaridad *ambiental*. Los resultados descritos anteriormente son consistentes con la idea de que el ambiente representa una influencia decisiva en la evolución. Recuérdese que se utilizó la misma población inicial de genotipos como población fundante para todas las condiciones experimentales, por lo cual, diferencias entre los miembros de la última generación de cada linaje se debieron a diferencias entre los distintos ambientes ancestrales.

c. Los resultados también son consistentes con la idea de que existe una relación asimétrica entre estructura y función (Rosenberg, 1978), ya que, si bien, redes neurales arquitectónicamente similares tienden a ser conductualmente similares, lo contrario no es necesariamente cierto<sup>7</sup>.

d. La búsqueda de leyes generales acerca del aprendizaje (i.e., aplicables a cualquier tipo de organismo) es consistente con la diversidad conductual observada entre distintos tipos de organismos. Dicho de otra manera, un interés por lo nomotético es perfectamente consistente con un interés por lo idiográfico. La existencia de restricciones biológicas sobre lo que un organismo puede aprender no impide la formulación de principios generales acerca del aprendizaje (cf. Bitterman, 1965; Bolles, 1970; García & Koelling, 1966; Hinde, 1973; Lockard, 1971; Rozin &

---

<sup>7</sup> La validez de esta conclusión, por supuesto, depende de cómo definamos el término *conducta*. Si por *conducta* entendemos solamente la *ejecución* de un individuo en el tiempo, entonces la idea de asimetría se aplica, puesto que la equivalencia conductual viene dada sólo por una equivalencia ejecutiva. Pero si definimos *conducta* como ejecución de un individuo en el tiempo y en un *ambiente particular*, entonces la equivalencia conductual depende tanto de la equivalencia ejecutiva como de la equivalencia ambiental.

Kalat, 1971; Seligman & Hager, 1972; Shettleworth, 1972). En efecto, nuestras simulaciones muestran una diversidad fenotípica (tanto estructural como funcional) que resulta de procesos descritos exactamente por un mismo modelo neurocomputacional, algoritmo de desarrollo y algoritmo genético. Tal diversidad se explica simplemente por el hecho de que dichos procesos poseen un *rango de variación*, lo cual da la *apariencia* de que es imposible formular principios generales. Pero sólo se trata de una apariencia. En nuestras simulaciones, las restricciones biológicas *emergieron* a partir de *diferentes realizaciones* de un *mismo tipo* de procesos ontogenéticos y filogenéticos. Nuestros resultados, pues, son consistentes con las ideas anticipadas por Hull (1945) acerca del lugar de lo idiográfico en una psicología que busca lo nomotético.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ackley, D., & Littman, M. (1992). Interactions between learning and evolution. En C. G. Langton, C. Taylor, J. D. Farmer, & S. Rasmussen (Eds.), *Artificial Life II, Proceedings of the Workshop on Artificial Life* (pp. 487-509). Redwood City: Addison-Wesley.
- Baldwin, J. M. (1896). A new factor in evolution. *American Naturalist*, 30, 441-451.
- Barto, A. (1976). A neural network simulation method using the fast Fourier transform. *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics, SMC-8*, 863-866.
- Barto, A. (1985). Learning by statistical cooperation of self-interested neuron-like computing units. *Human Neurobiology*, 4, 229-256.
- Belew, R. K., McInerney, J., & Schraudolph, N. N. (1992). Evolving networks: Using the genetic algorithm with connectionist learning. En C.G. Langton, C. Taylor, J.D. Farmer, & S. Rasmussen (Eds.), *Artificial Life II, Proceedings of the Workshop on Artificial Life* (pp. 511-547). Redwood City: Addison-Wesley.
- Beninger, R. J. (1983). The role of dopamine activity in locomotor activity and learning. *Brain Research Reviews*, 6, 173-196.
- Bitterman, M. E. (1965). Phyletic differences in learning. *American Psychologist*, 20, 396-410.
- Bolles, R. C. (1970). Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, 77, 32-48.
- Bolles, R.C., & Beecher, M. D. (1988) (Eds.). *Evolution and learning*.

Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.

- Brown, M. C., Hopkins, W. G., & Keynes, R.J. (1991). *Essentials of neural development*. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Buenomano, D. V., & Byrne, J. H. (1990). Long-term synaptic changes produced by a cellular analog of classical conditioning in *Aplysia*. *Science*, 249, 420-423.
- Bullock, T. H. (1990). Goals of neuroethology. *BioScience*, 40, 244-248.
- Burgos, J. E. (1996). *Computational explorations of the evolution of artificial neural networks in Pavlovian environments*. Tesis doctoral no publicada, Neurociencia y Conducta. Universidad de Massachusetts, Amherst.
- Carpenter, G., & Grossberg, S. (1986). Adaptive resonance theory: Stable self-organization of neural recognition codes in response to arbitrary lists of input patterns. *Eighth Annual Conference of the Cognitive Science Society* (pp. 45-62). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Churchland, P. M. (1989). *A neurocomputational perspective: The nature of mind and the structure of science*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Churchland, P. S. (1986). *Neurophilosophy: Toward a unified science of the Mind/brain*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Churchland, P. S., Koch, C., & Sejnowski, T. J. (1990). What is computational neuroscience? En E. L. Schwartz (Ed.), *Computational neuroscience* (pp. 46-55). Cambridge, MA: MIT Press.
- Churchland, P. S., & Sejnowski, T. J. (1992). *The computational brain*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Cliff, D. (1991). Computational neuroethology: A provisional manifesto. En J. A. Meyer & S. W. Wilson (Eds.), *From animals to animats: Proceedings of the First International Conference on Simulation of Adaptive Behavior* (pp. 263-272). Cambridge, MA: MIT Press.
- Crick, F. (1970). Central dogma of molecular biology. *Nature*, 227, 561-563.
- Crow, J. F. (1986). *Basic concepts in population, quantitative, and evolutionary genetics*. New York: Freeman.
- Darwin, C. R. (1859). *The origin of species by means of natural selection*. Murray: Londres.
- Dawkins, R. (1982). *The extended phenotype*. Oxford University Press.
- Dennett, D. C. (1995). *Darwin's dangerous idea: Evolution and the meanings of life*. New York: Simon & Schuster.

- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.
- Donahoe, J. W., Burgos, J. E., & Palmer, D. C. (1993). A selectionist approach to reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 60, 17-40.
- Donahoe, J. W., Crowley, M. A., Millard, W. J., & Stickney, K. A. (1982). A unified principle of reinforcement: Some implications for matching. En M. L. Commons, R. J. Herrnstein, & H. Rachlin (Eds.), *Quantitative analyses of behavior: Vol. 2. Matching and maximizing accounts* (pp. 493-521). Cambridge, MA: Ballinger.
- Donahoe, J. W., & Palmer, D. C. (1994). *Learning and complex behavior*. Boston: Allyn and Bacon.
- Donegan, N. H., Gluck, M. A., & Thompson, R. F. (1989). Integrating behavioral and biological models of classical conditioning. En R. D. Hawkins & G. H. Bower (Eds.), *Computational models of learning in simple neural systems* (pp. 109-156). New York: Academic Press.
- Eccles, J. C. (1989). *Evolution of the brain: Creation of the self*. London: Routledge.
- Emmeche, C. (1991). *The garden in the machine: The emerging science of Artificial Life*. Traducido del francés por S. Sampson (1994). Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon.
- Fogel, D. B. (1995). *Evolutionary computation: Toward a new philosophy of machine intelligence*. New York: IEEE Press.
- Freifelder, D., & Malacinski, G. M. (1993). *Essentials of molecular biology*. Boston: Jones & Bartlett.
- French, R. M., & Messinger, A. (1994). Genes, phenes and the Baldwin Effect: Learning and evolution in a simulated population. En R. A. Brooks & P. Maes (Eds.), *Artificial life IV: Proceedings of the Fourth International Workshop on the Synthesis and Simulation of Living Systems* (pp. 277-282). Cambridge, MA: MIT Press.
- Frey, P. W., & Ross, L. E. (1968). Classical conditioning of the rabbit eyelid response as a function of interstimulus interval. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 65, 246-250.
- Fukushima, K. (1975). Cognitron: A self-organizing multilayered neural network. *Biological Cybernetics*, 20, 121-136.

- García, J., & Koelling, R. (1966). Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, 4, 123-124.
- Gibbon, J., Baldock, M. D., Locurto, C., Gold, L., & Terrace, H. S. (1977). Trial and intertrial durations in autoshaping. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 3, 264-284.
- Goldberg, D. E. (1989). *Genetic algorithms in search, optimization & machine learning*. Reading, MA: Addison-Wesley.
- Gould, S. J. (1977). *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Gould, S. J. (1989). *Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history*. New York: Norton.
- Grossberg, S. (1982). *Studies of mind and brain: Neural principles of learning, perception, development, cognition, and motor control*. Boston: Reidel Press.
- Grossberg, S. (1991). A neural network architecture for Pavlovian conditioning: Reinforcement, attention, forgetting, timing. En M. L. Commons, S. Grossberg, & J. E. R. Staddon (Eds.), *Neural network models of conditioning and action* (pp. 69-122). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Gruau, F., & Whitley, D. (1993). Adding learning to the cellular development of neural networks: Evolution and the Baldwin Effect. *Evolutionary Computation*, 1, 213-233.
- Haldane, J. B. S. (1932). *The causes of evolution*. London: Reimpreso en Ithaca, NY, Cornell University Press, 1966.
- Harel, D. (1987). *Algorithmics: The spirit of computation*. Reading, MA: Addison-Wesley.
- Harp, S. A., & Samad, T. (1991). Genetic synthesis of neural network architecture. En L. Davies (Ed.), *Handbook of genetic algorithms* (pp. 202-221). New York: Van Nostrand Reinhold.
- Harvey, I. (1991). The artificial evolution of behaviour. En J. A. Meyer & S. W. Wilson (Eds.), *From animals to animats: Proceedings of the First International Conference on Simulation of Adaptive Behavior* (pp. 263-272). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hawkins, R. D. (1989). A biologically based computational model for several simple forms of learning. En R. D. Hawkins and G. H. Bower (Eds.), *Computational models of learning in simple neural systems* (pp. 65-108). San Diego: Academic Press.
- Hearst, E. (1975). The classical-instrumental distinction: Reflexes, volun-

- tary behavior, and categories of associative learning. En W. K. Estes (Ed.), *Handbook of learning and cognitive processes, Vol. 2* (pp. 181-223). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Hebb, D. O. (1949). *The organization of behavior*. New York: Wiley.
- Hecht-Nielsen, R. (1990). *Neurocomputing*. New York: Addison-Wesley.
- Hernandez, L., & Hoebel, B. G. (1990). Feeding can enhance dopamine turnover in the prefrontal cortex. *Brain Research Bulletin*, 25, 975-979.
- Hinde, R. A. (1973). Constraints on learning: An introduction to the problem. En R. A. Hinde & J. Stevenson-Hinde (Eds.), *Constraints on learning* (pp. 1-19). London: Academic Press.
- Hinton, G. E., & Nowlan, S. J. (1987). How learning can guide evolution. *Complex Systems*, 1, 495-502.
- Hinton, G. E., & Sejnowski, T. J. (1986). Learning and relearning in Boltzmann machines. En D. E. Rumelhart, J. L. McClelland, & The PDP Research Group (Eds.), *Parallel distributed processing: Explorations in the microstructure of cognition, vol. 1* (pp. 282-317). Cambridge, MA: MIT Press.
- Holland, J. H. (1975). *Adaptation in natural and artificial systems*. Ann Arbor: The University of Michigan Press.
- Hollis, K. L. (1984). The biological function of of Pavlovian conditioning: The best defense is a good offense. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 10, 413-425.
- Hollis, K. L. (1990). The role of Pavlovian conditioning in territorial aggression and reproduction. En D. A. Dewsbury (Ed.), *Contemporary issues in comparative psychology* (pp. 197-219). Sunderland, MA: Sinauer.
- Hollis, K. L., Cadieux, E. L., & Colbert, M. M. (1989). The biological function of Pavlovian conditioning: A mechanism for mating success in the blue gourami (*Trichogaster trichopterus*). *Journal of Comparative Psychology*, 103, 115-121.
- Hollis, K. L., Dumas, M. J., Singh, P., Fackelman, P. (1995). Pavlovian conditioning of aggressive behavior in Blue Gourami fish (*Trichogaster trichopterus*): Winners become winners and losers stay losers. *Journal of Comparative Psychology*, 109, 123-133.
- Hollis, K. L., & Overmier, J. B. (1982). Effect of telencephalon ablation on the reinforcing and eliciting properties of species specific events in *Betta splendens*. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 96, 574-590.

- Hopfield, J. (1982). Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **79**, 2554-2558.
- Hopfield, J., & Tank, D. (1985). "Neural" computation of decisions in optimization problems. *Biological Cybernetics*, **52**, 141-152.
- Hull, C. L. (1945). The place of innate individual and species differences in a natural-science theory of behavior. *Psychological Review*, **52**, 55-60.
- Huxley, J. (1942). *Evolution: The modern synthesis*. London: George Allen & Unwin.
- Johnston, T. D., & Pietrewicz, A. T. (Eds.) (1985). *Issues in the ecological study of learning*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Kamil, A. C. (1994). A synthetic approach to the study of animal intelligence. En L. A. Real (Ed.), *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology* (pp. 11-45).
- Keesing, R., & Stork, D. G. (1991). Evolution and learning in neural networks: The number and distribution of learning trials affect the rate of evolution. En R. P. Lippman, J. E. Moody, and D. S. Touretzky (Eds.), *Advances in neural information processing systems, vol. 3* (pp. 804-810). San Mateo, CA: Morgan Kaufmann.
- Kelley, A. E., & Delfs, J. M. (1991a). Dopamine and conditioned reinforcement I: Differential effects of amphetamine microinjections into striatal subregions. *Psychopharmacology*, **103**, 187-196.
- Kelley, A. E., & Delfs, J. M. (1991b). Dopamine and conditioned reinforcement II: Contrasting effects of amphetamine microinjection into the nucleus accumbens with peptide microinjection into the ventral tegmental area. *Psychopharmacology*, **103**, 197-203.
- Klopf, A. H. (1982). *The hedonistic neuron: A theory of memory, learning, and intelligence*. New York: Hemisphere.
- Klopf, A. H. (1988). A neuronal model of classical conditioning. *Psychobiology*, **16**, 85-125.
- Klopf, A. H., & Morgan, J. S. (1990). The role of time in natural intelligence: Implications of classical and instrumental conditioning for neuronal and neural-network modeling. En M. Gabriel and J. Moore (Eds.), *Learning and computational neuroscience: Foundations of adaptive networks* (pp. 463-495). Cambridge, MA: MIT Press.
- Kohonen, T. (1984). *Self-organization and associative memory*. Berlin: Springer-Verlag.
- Langton, C. G. (1988). Artificial life. En C. G. Langton (Ed.), *Artificial life*.

- Langton, C. G. (1992). Prefacio. En C. G. Langton, C. Taylor, J. D. Farmer, & S. Rasmussen (Eds.), *Artificial life II* (pp. xiii-xviii). Redwood City, CA: Addison-Wesley.
- Langton, C. G. (1994). Editor's introduction. *Artificial Life*, 1, v-viii.
- Lewontin, R. C. (1970). The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 1-18.
- Libby, A. (1951). Two variables in the acquisition of depressant properties by a stimulus. *Journal of Experimental Psychology*, 42, 100-107.
- Lindgren, K., & Nordhal, M. G. (1993). Cooperation and community structure in artificial ecosystems. *Artificial Life*, 1, 15-37.
- Lockard, R. B. (1971). Reflections on the fall of comparative psychology: Is there a message for us all? *American Psychologist*, 26, 168-179.
- Marler, P., & Terrace, H. S. (Eds.) (1986). *The biology of learning*. Berlin: Springer-Verlag.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.
- Mayr, E. (1988). *Toward a new philosophy of biology: Observations of an evolutionist*. Cambridge: Harvard University Press.
- McCulloch, W. S., & Pitts, W. H. (1943). A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 5, 115-143.
- Meyer, J.-A., & Guillot, A. (1991). Simulation of adaptive behavior in animats: Review and prospects. En J. A. Meyer and S. W. Wilson (Eds.), *From animals to animats: Proceedings of the First International Conference on Simulation of Adaptive Behavior* (pp. 2-14). Cambridge, MA: MIT Press.
- Miller, G. F., Todd, P. M., & Hegde, S. U. (1989). Designing neural networks using genetic algorithms. *Proceedings of the Third International Conference on Genetic Algorithms* (pp. 379-383). San Mateo, CA: Morgan Kaufmann.
- Minsky, M., & Papert, S. (1969). *Perceptrons*. Cambridge: MIT Press.
- Moore, J. W. (1991). Implementing connectionist algorithms for classical conditioning in the brain. En M. L. Commons, S. Grossberg, & J. E. R. Staddon (Eds.), *Neural network models of conditioning and action* (pp. 181-199). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Moore, J. W., Berthier, N. E., & Blazis, D. E. (1990). Classical eye-blink conditioning: Brain systems and implementation of a computational

- model. En M. Gabriel and J. Moore (Eds.), *Learning and computational neuroscience: Foundations of adaptive networks* (pp. 359-387). Cambridge, MA: MIT Press.
- Mora, F., & Myers, R. D. (1977). Brain self-stimulation: direct evidence of the involvement of dopamine in the prefrontal cortex. *Science*, 197, 1387-1389.
- Mühlenbein, H., & Kindermann, J. (1989). Dynamics of evolution and learning: Towards genetic neural networks. En J. Pfeiffer (Ed.), *Connectionism in perspective* (pp. 173-198). Amsterdam: North-Holland.
- Nolfi, S., Elman, J. L., & Parisi, D. (1990). Learning and evolution in neural networks. *CRL Technical Report 9019, Center for Research in Language*, University of California, San Diego.
- Olds, J., & Milner, P. (1954). Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of the rat brain. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 47, 419-427.
- Paredis, J. (1991). The evolution of behavior: Some experiments. En J. A. Meyer & S. W. Wilson (Eds.), *From animals to animats: Proceedings of the First International Conference on Simulation of Adaptive Behavior* (pp. 263-272). Cambridge, MA: MIT Press.
- Paredis, J. (1994). Steps towards co-evolutionary classification neural networks. In R. A. Brooks & P. Maes (Eds.), *Artificial life IV: Proceedings of the Fourth International Workshop on the Synthesis and Simulation of Living Systems* (pp. 102-108). Cambridge, MA: MIT Press.
- Pavlov, I. P. (1927). *Conditioned reflexes*. New York: Dover.
- Perkel, D. H. (1990). Computational neuroscience: Scope and structure. En E. L. Schwartz (Ed.), *Computational neuroscience* (pp. 46-55). Cambridge, MA: MIT Press.
- Pierce, R. C., Crawford, C. A., Nonneman, A. J., Mattingly, B. A., & Bardo, M. T. (1990). Effect of forebrain dopamine depletion on novelty-induced place preference behavior in rats. *Pharmacology, Biochemistry, & Behavior*, 36, 321-325.
- Prochiantz, A. (1989). *How the brain evolved*. Traducción del francés por W. J. Gladstone. New York: McGraw-Hill.
- Purves, D., & Lichtman, J. W. (1985). *Principles of neural development*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Rashevsky, N. (1948). *Mathematical biophysics*. Chicago: University of Chicago Press.

- Ray, T. S. (1992). An approach to the synthesis of life. En C. G. Langton, C. Taylor, J. D. Farmer, & S. Rasmussen (Eds.), *Artificial life II* (pp. 371-408). Redwood City, CA: Addison-Wesley.
- Real, L. A. (1994). How to think about behavior: An introduction. En L. A. Real (Ed.), *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology* (pp. 1-8). Chicago: The University of Chicago Press.
- Romanes, G. J. (1884). *Mental evolution in animals*. New York: D. Appleton and Company.
- Rosenberg, A. (1978). The supervenience of biological concepts. *Philosophy of Science*, 45, 368-386.
- Rosenblatt, F. (1958). The perceptron: A probabilistic model for information storage and organization in the brain. *Psychological Review*, 65, 386-408.
- Ross, L. E. (1961). Conditioned fear as a function of CS-UCS and probe stimulus intervals. *Journal of Experimental Psychology*, 61, 265-273.
- Rozin, P., & Kalat, J. W. (1971). Specific hungers and poison avoidance as adaptive specializations of learning. *Psychological Review*, 78, 459-486.
- Rumelhart, D. E., Hinton, G. E., & Williams, R. J. (1986). Learning internal representations by error propagation. En D. E. Rumelhart, J. L. McClelland, & The PDP Research Group (Eds.), *Parallel distributed processing: Explorations in the microstructure of cognition, vol. 1* (pp. 151-193). Cambridge, MA: MIT Press.
- Salamone, J. D. (1991). Behavioral pharmacology of dopamine systems: A new synthesis. En P. Willner and J. Scheel-Kruger (Eds.), *The mesolimbic dopamine system: From motivation to action* (pp. 599-613). Chichester, England: Wiley.
- Schaffer, J. D., Whitley, D., & Eshelman, L. J. (1992). Combinations of genetic algorithms and neural networks: A survey of the state of the art. En D. Whitley & J. D. Schaffer (Eds.), *Combinations of genetic algorithms and neural networks* (pp. 1-34). Los Alamitos, CA: IEEE Press.
- Schmajuk, N. A., & DiCarlo, J. J. (1991). Neural dynamics of hippocampal modulation of classical conditioning. In M. L. Commons, S. Grossberg, & J. E. R. Staddon (Eds.), *Neural network models of conditioning and action* (pp. 149-180). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Schneiderman, N. (1966). Interstimulus interval function of the nictitating membrane response of the rabbit under delay versus trace conditioning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 62, 397-402.

- Schoenfeld, W. N. (1972). Problems of modern behavior theory. *Conditional Reflex*, 7, 33-65.
- Schoenfeld, W. N. (1976). The "response" in behavior theory. *Pavlovian Journal of Biological Science*, 11, 129-149.
- Schultz, W. (1992). Activity of dopamine neurons in the behaving primate. *Seminars in the Neurosciences*, 4, 129-138.
- Schuster, P. (1993). Extended molecular evolutionary biology: Artificial Life bridging the gap between chemistry and biology. *Artificial Life*, 1, 39-60.
- Schwartz, B., & Gamzu, E. (1977). Pavlovian control of operant behavior: An analysis of autoshaping and its implications for operant conditioning. En W. K. Honig & J. E. R. Staddon (Eds.), *Handbook of operant behavior* (pp. 53-97). Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.
- Seligman, M. E. P., & Hager, J. L. (1972). *Biological boundaries on learning*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Shettleworth, S. J. (1972). Constraints on learning. En D. S. Lehrman, R. A. Hinde, & E. Shaw (Eds.), *Advances in the study of behavior* (pp. 1-68). New York: Academic Press.
- Simpson, G. G. (1944). *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University Press.
- Skinner, B. F. (1966). The ontogeny and phylogeny of behavior. *Science*, 153, 1203-1213.
- Skinner, B. F. (1981). Selection by consequences. *Science*, 213, 501-504.
- Skinner, B. F. (1984). The evolution of behavior. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 41, 217-221.
- Smith, M. C., Coleman, S.R., & Gormezano, I. (1969). Classical conditioning of the rabbit's nictitating membrane response at backward, simultaneous, and forward CS-US intervals. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 69, 226-231.
- Sober, E. (1992). Learning from functionalism - Prospects for a strong Artificial Life. En C. G. Langton, C. Taylor, J. D. Farmer, & S. Rasmussen (Eds.), *Artificial Life II, Proceedings of the Workshop on Artificial Life* (pp. 749-765). Redwood City: Addison-Wesley.
- Staddon, J. E. R., & Simmelhag, V. L. (1971). The "superstition" experiment: A reexamination of its implications for the principles of Adaptive behavior. *Psychological Review*, 78, 3-43.
- Sutton, R. S. (1991). Reinforcement learning architectures for animats. En J. A. Meyer & S. W. Wilson (Eds.), *From animals to animats: Pro-*

- ceedings of the First International Conference on Simulation of Adaptive Behavior* (pp. 288-296). Cambridge, MA: MIT Press.
- Sutton, R. S., & Barto, A. G. (1981). Toward a modern theory of adaptive networks: Expectation and prediction. *Psychological Review*, 88, 135-170.
- Taylor, W. K. (1956). Electrical simulation of some nervous system functional activities. En E. C. Cherry (Ed.), *Information theory*, Vol. 3, (pp. 314-328). London: Butterworth.
- Taylor, C., & Jefferson, D. (1994). Artificial life as a tool for biological inquiry. *Artificial Life*, 1, 1-13.
- Thorndike, E. L. (1911). *Animal intelligence: Experimental studies*. New York: Macmillan.
- Tierney, A. J. (1986). The evolution of learned and innate behavior: Contributions from genetics and neurobiology to a theory of behavioral evolution. *Animal Learning & Behavior*, 14, 339-348.
- Todd, P. M., & Miller, G. F. (1991). Exploring adaptive agency II: Simulating the evolution of associative learning. En J. A. Meyer & S. W. Wilson (Eds.), *From animals to animats: Proceedings of the First International Conference on Simulation of Adaptive Behavior* (pp. 263-272). Cambridge, MA: MIT Press.
- Von Neumann, J. (1958). *The computer and the brain*. New Haven: Yale University Press.
- Wagner, A. R., & Donegan, N. H. (1989). Some relationships between a computational model (SOP) and a neural circuit for Pavlovian (rabbit eyeblink) conditioning. En R. D. Hawkins & G. H. Bower (Eds.), *Computational models of learning in simple neural systems* (pp. 157-203). New York: Academic Press.
- White, N. M., Packard, M. G., & Hiroi, N. (1991). Place conditioning with dopamine D1 and D2 agonists injected peripherally or into nucleus accumbens. *Psychopharmacology*, 103, 271-276.
- Whitley, D., Starkweather, T., & Bogart, C. (1990). Genetic algorithms and neural networks: Optimizing connection weights and connectivity. *Parallel Computing*, 14, 347-361.
- Widrow, B., & Hoff, M. E. (1960). Adaptive switching circuits. *IRE WESCON Convention Record*, New York: IRE, pp. 96-104.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Wilson, S. W. (1991). The animat path to AI. En J. A. Meyer & S. W. Wilson

- (Eds.), *From animals to animats: Proceedings of the First International Conference on Simulation of Adaptive Behavior* (pp. 15-21). Cambridge, MA: MIT Press.
- Wise, R. A. (1989). The brain and reward. En J. M. Liebman & S. J. Cooper (Eds.), *The neuropharmacological basis of reward* (pp. 377-424). New York: Oxford University Press.
- Wise, R. A., & Rompré, P. P. (1989). Brain dopamine and reward. *Annual Review of Psychology*, 40, 191-225.
- Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16, 96-159.
- Yeo, A. G. (1974). The acquisition of conditioned suppression as a function of interstimulus interval duration. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 26, 405-416.