

PREPRINT

El análisis funcional sistémico y la función biológica en la neuroetología: estudio de un caso

Andrea Soledad Olmos

Universidad de Buenos Aires

Aolmos@filo.uba.ar

Andreaolmos90@gmail.com

Ciudad de La Paz 3302, piso 2, departamento 3, Ciudad de Buenos Aires, Argentina (C.P. C1429ACJ).

Resumen: En este trabajo intentaré mostrar, basándome en el estudio de un caso específico de la neuroetología, a saber, la investigación sobre la comunicación acústica del grillo de campo, que el análisis funcional sistémico es, en cierta medida, adecuado para dar cuenta de algunas prácticas explicativas en ciertas áreas de la biología. A partir de este caso mostraré, sin embargo, que este enfoque no permite dar cuenta de *todo* el lenguaje funcional aplicado, y que dicha falencia está relacionada con la dificultad de este enfoque de elucidar la distinción entre funciones y efectos secundarios. Aquí mostraré cómo este problema, denominado a menudo el “problema de la promiscuidad”, es evadido en este caso suponiendo nociones de función que no pueden ser elucidadas con la propuesta sistémica.

Palabras clave: análisis funcional; función biológica; explicación funcional

Abstract: In this paper I will try to show, based on the study of a specific case of neuroethology, namely, the research on acoustic communication of the field cricket, that systemic functional analysis is, to some extent, adequate to account for some practices explanatory in certain areas of biology. From this case, I will show, however, that this approach does not allow us to account for *all* the functional language applied, and that this lack is related to the difficulty of this approach in accounting for the distinction between functions and secondary effects. Here I will show how this problem, often called the "problem of promiscuity", is evaded in this case by assuming notions of function that cannot be elucidated with the systemic proposal.

Keywords: functional analysis; biological function; functional explanation

1. Introducción

En el lenguaje de la biología es común hallar expresiones que aparentemente refieren a propósitos u objetivos en la naturaleza. El uso de conceptos funcionales parece implicar que la naturaleza es teleológica y, en consecuencia, que existen ciertos fines que explican por qué las entidades biológicas se comportan de la forma en que lo hacen. Estas explicaciones, a menudo denominadas “explicaciones funcionales” o “teleológicas”, dieron lugar a una serie de elucidaciones filosóficas que pretendieron dar cuenta del significado de las atribuciones funcionales biológicas y su rol en las explicaciones

científicas (para una revisión de los distintos enfoques filosóficos, véase Saborido, 2014; Wouters, 2005a).

Una de las elucidaciones más influyentes de la literatura comenzó con la propuesta sistémica de Robert Cummins (1975, 1983), para quien la explicación funcional se identifica con lo que denomina *análisis funcional*, y su propuesta ha sido retomada y reformulada, constituyendo actualmente la corriente mecanicista (Craver, 2001, 2007; Machamer, Darden, & Craver, 2000 entre otros).

Como mostraré en este artículo utilizando un caso de estudio, este enfoque refleja exitosamente el modo en el que en algunas áreas de la biología se atribuyen funciones, al menos en la fisiología, la neurofisiología y la neurobiología. Sin embargo, una crítica destacada a este enfoque reside en la promiscuidad con la que permitiría atribuir funciones. Así, por un lado, este enfoque permitiría atribuir funciones a partes de sistemas que no poseen funciones y, por otro lado, no permitiría distinguir entre funciones y efectos secundarios (véase Wouters, 2005a para una revisión de las distintas críticas relacionadas con esta objeción).

En este trabajo pretendo abordar este último aspecto de la promiscuidad sistémica en el marco de una disciplina biológica particular, la neuroetología o neurobiología del comportamiento. Mi propuesta consiste en mostrar, a partir de un caso de estudio, que el análisis funcional sistémico se adecúa exitosamente a la práctica explicativa de la neuroetología, y por otro, que resulta insuficiente para dar cuenta de *todo* el lenguaje funcional aplicado en ella. Esta falencia, como mostraré, está relacionada con la dificultad de este enfoque en dar cuenta de la distinción entre funciones y efectos secundarios. Como veremos, la identificación de lo que aquí denomino “funciones biológicas” con independencia del análisis sistémico es lo que permite, en este caso, evadir tal problema, y es lo que permite que el análisis se aplique de modo relevante.

El caso de la neuroetología que me dedicaré a estudiar aquí es el de la comunicación acústica del grillo de campo. Este caso resulta interesante en tanto constituye lo que Kuhn consideraría un ejemplar paradigmático (Kuhn, 2006) de acuerdo con los principales libros de texto del área (Camhi, 1984; Ewert, 1980; Zupanc, 2010). En este sentido, como mostraré, el modo en que la investigación se condujo en este caso es el modo típico en que se procede en la neuroetología, por lo que el caso es fácilmente extrapolable a otros.

Por otra parte, es importante aclarar que, dada la complejidad de la discusión desarrollada en torno a la explicación funcional y el lenguaje funcional, en este trabajo

sólo consideraré la capacidad elucidatoria y reconstructiva del enfoque sistémico, dejando de lado tanto la consideración de otras propuestas filosóficas como muchos otros aspectos del debate, tales como aspectos metafísicos o de naturaleza normativa. Aquí sólo abordaré la cuestión por la elucidación conceptual, que intenta dar cuenta de las prácticas científicas reales e intenta adecuarse a éstas. Entendiendo esta cuestión en los términos de Carnap (1950), para que una elucidación sea adecuada, el concepto *explicatum* (el que elucidada), deberá ser, al menos, *similar* al concepto científico a elucidar, el *explicandum*. Esto significa que los casos no dudosos de aplicación del concepto a elucidar deben ser conservados en la propuesta elucidatoria. Siguiendo a Carnap, una estrategia fructífera para la elucidación conceptual supone basarse en ejemplos de uso del *explicandum*. Aquí, la elucidación sistémica será contrastada sobre la base de un caso de estudio, mostrándose tanto su adecuación a la práctica científica en el caso paradigmático elegido, así como su falencia, si es lo que se pretende, en dar cuenta de todas las nociones funcionales de la biología.

En la segunda sección del trabajo presentaré la estrategia explicativa sistémica. En la tercera sección, presentaré el problema de la promiscuidad. En la cuarta sección, presentaré brevemente a la neuroetología o neurobiología del comportamiento, para luego, en la quinta sección, abordar el caso de estudio propiamente dicho. En la sexta sección, mostraré cómo el análisis sistémico se adecúa a la práctica explicativa implementada en este caso, y luego, en la séptima sección, mostraré cómo se evitó la promiscuidad sistémica al restringir la capacidad *explanandum* utilizando criterios etológicos, los cuales serán presentados, para este caso en particular, en la octava sección. A partir de lo expuesto, concluiré que el análisis funcional sistémico, si ha de evitar la promiscuidad en las atribuciones funcionales que permite, (i) requiere de un concepto de función biológica previo a su aplicación y, por lo tanto, (ii) aunque se adecúe a ciertas prácticas explicativas, no es suficiente para dar cuenta de todas las nociones funcionales de la biología. Como corolario, se mostrará la importancia metateórica de los supuestos etológicos dentro de la neuroetología.

2. El análisis funcional sistémico

Suele considerarse que la propuesta original de la estrategia explicativa sistémica, y de la elucidación del concepto de función asociado a ella, comienza con el trabajo de Robert Cummins (1975, 1983, 2000). Cummins denomina a tal estrategia explicativa *análisis*

funcional. El fenómeno *explanandum* al que se aplica el análisis es una capacidad compleja de un sistema, que es entendida en términos disposicionales:

Atribuir una disposición d a un objeto x es afirmar que el comportamiento de x está sujeto a (exhibe o exhibiría) una cierta regularidad legaliforme: decir que x tiene d es decir que x manifestaría d (disolverse, romperse) en donde ocurra cualquiera de cierto rango de eventos (x es puesto en agua, x es golpeado fuertemente) (Cummins, 1983, p. 18).

Esta propiedad disposicional puede describirse a partir de “una ley especial que vincule las condiciones de precipitación con las manifestaciones, esto es, que especifique las condiciones de *input-output*” (Cummins, 1983, p. 53).

Según Cummins, el análisis funcional explica cómo se instancia una propiedad disposicional en un tipo de sistema s . Este tipo de explicación mostraría cómo o por qué las manifestaciones de la disposición son provocadas por sus condiciones precipitantes, a partir del análisis de la disposición en un conjunto de sub-disposiciones organizadas de una determinada manera:

La estrategia analítica procede analizando una disposición d de a en un número de otras disposiciones $d_1 \dots d_n$ pertenecientes a a o a componentes de a de tal manera que las manifestaciones programadas de d_i resulten en o equivalgan a d (Cummins, 1975, p. 759).

Según Cummins, las manifestaciones de las sub-disposiciones estarían “programadas” cuando están organizadas de una manera que podría ser representada por un programa o un diagrama de flujo, en donde cada “instrucción” o “caja” especificaría la manifestación de una disposición, “de tal manera que, si el programa es ejecutado (el diagrama seguido), a manifiesta d ” (Cummins, 1975, n. 16). El análisis posee, además, la propiedad de ser recursivo: puede apelar a propiedades o componentes que requieran de un análisis en sí mismos (Cummins, 1983, p. 15). En última instancia, las sub-capacidades presentes en el análisis deben estar instanciadas en el sistema, es decir, debe mostrarse cómo los componentes del sistema poseen las sub-capacidades o propiedades disposicionales descritas por el análisis. En palabras de Cummins,

En última instancia, por supuesto, una teoría completa para una propiedad disposicional debe exhibir los detalles de la instanciación de la propiedad-objeto en el sistema (o tipo de sistema) que la posee. El análisis de la disposición (o cualquier otra propiedad) es sólo el primer paso, la instanciación es el segundo (Cummins, 1983, p. 31).

El análisis funcional de una capacidad debe eventualmente terminar en disposiciones cuyas realizaciones sean explicables mediante el análisis del sistema pretendido. Si esto falla, no tenemos razones para suponer que hemos

analizado la capacidad tal como es realizada en ese sistema (Cummins, 2000, p. 126).

En este contexto, las funciones se identificarían con aquellas sub-capacidades que figuran en un análisis funcional adecuado de una capacidad. De este modo, la estrategia sistémica permitiría dar cuenta de las atribuciones funcionales en tanto las identifica con aquellas sub-capacidades del sistema que contribuyen a explicar la manifestación de la capacidad *explanandum* del sistema.

En el contexto de una aplicación de la estrategia analítica, el ejercicio de una capacidad analizante emerge como una función: sería apropiado decir que x funciona como un φ en s , o que la función de x en s es hacer- φ , cuando estamos hablando en el contexto de una explicación analítica de alguna capacidad de s que apela al hecho de que x tiene la capacidad de hacer φ en s (Cummins, 1975, p. 762).

Adoptando explícitamente la propuesta de Cummins, el mecanicismo, tal como es entendido por Carl Craver, entre otros (Craver, 2001, 2007; Machamer et al., 2000), entiende que la estrategia sistémica se aplica adecuadamente a un tipo de sistema que denomina *mecanismo*, en donde los mecanismos son entendidos “colecciones de *entidades y actividades organizadas* en la producción de cambios regulares desde condiciones iniciales hasta condiciones de terminación” (Craver, 2001, p. 58). Desde esta perspectiva, las propiedades disposicionales analizadas son capacidades de *mecanismos*, y las explicaciones de tales capacidades se identifican con descripciones de los mecanismos subyacentes a ellas. Tales explicaciones involucran ofrecer una descripción de las *partes componentes*, las *actividades* y el *modo de organización* del sistema que son relevantes para la manifestación de la capacidad *explanandum* perteneciente al mecanismo como un todo.

Desde el punto de vista mecanicista, la atribución funcional se da en el contexto de una descripción adecuada de un mecanismo: “las funciones deben ser entendidas en términos de las actividades en virtud de las cuales las entidades contribuyen a las operaciones de un mecanismo” (Machamer et al., 2000, p. 6). Aquí, las funciones son entendidas como aquellas actividades de las partes componentes de los mecanismos que contribuyen a alguna capacidad del mecanismo. En palabras de Craver:

La atribución de roles funcionales mecanicistas describe un ítem en términos de las propiedades o actividades en virtud de las cuales contribuye a la operación de un mecanismo contenedor, y en términos de la organización mecanicista por la cual realiza tal contribución (Craver, 2001, p. 61).

En suma, el análisis sistémico identifica a las funciones como aquellas sub-capacidades de un sistema (o mecanismo) que contribuyen a explicar la manifestación de una capacidad del sistema como un todo. Este análisis procede en dirección *top-down*: de las capacidades analizadas hacia las sub-capacidades analizantes, de manera recursiva, hasta que sea posible hallar la implementación de tales sub-capacidades en los componentes del sistema. En la corriente mecanicista, tales componentes se identifican con las partes de un *mecanismo*.

3. El problema de la promiscuidad sistémica

Una de las críticas más predominantes a este enfoque consiste en señalar la promiscuidad o la amplitud excesiva con la que permitiría atribuir funciones (Davies, 2001). Esta crítica ha sido formulada destacando distintos aspectos en los cuales el análisis funcional permitiría atribuir funciones de manera demasiado amplia. Así, por un lado, suele afirmarse que este enfoque permitiría atribuir funciones a partes de sistemas que no poseen funciones. Este es el viejo problema de Nagel (1961): una vez ofrecido un esquema de traducción para los enunciados teleológicos en términos no teleológicos, ¿por qué los enunciados no teleológicos de la física no pueden ser reemplazados por enunciados teleológicos? Si tal diferencia no existiera, sería posible traducir, por ejemplo, el enunciado no teleológico “el volumen de un gas a temperatura constante varía inversamente con su presión” mediante el enunciado teleológico “la función de la variación de la presión en un gas a temperatura constante es producir una variación inversa del volumen del gas” (Nagel, 1979, p. 406). Sin embargo, si este fuera el caso, se estarían atribuyendo funciones a partes de sistemas que no las poseen. Para evitar este problema, Nagel introduce la noción de “sistemas dirigidos a objetivos”, los cuales serían, genuinamente, aquellos que pueden ser descritos en términos funcionales o teleológicos (Nagel, 1979, p. 411). En tanto dentro del enfoque sistémico no hay criterios para realizar este tipo de distinción, en la literatura filosófica se han multiplicado este tipo de ejemplos en su contra. Así, desde la perspectiva sistémica, por ejemplo, no podría explicarse la diferencia entre “la función de la niebla es crear los arcoíris” y “la función de los dientes es reducir la comida a pulpa” (Bigelow & Pargetter, 1987, p. 184), y podrían atribuirse funciones, por ejemplo, a los movimientos de las placas tectónicas, en tanto explican los terremotos (Neander, 1991, p. 181) y a las nubes de generar la lluvia, en tanto esto explica la humedad del suelo y el crecimiento de la vegetación (Millikan, 1989, p. 294).

Otras formulaciones de esta objeción destacan la dificultad de este enfoque de distinguir entre funciones y meros efectos secundarios, dentro de sistemas que efectivamente poseen funciones. Así, por ejemplo, dentro de este enfoque, sería posible atribuir al corazón la función de pesar lo que pesa, en tanto contribuye a la capacidad del organismo de inclinar el fiel de la balanza un cierto número de kilos (Sober, 2000) y al hígado, la función de hospedar trematodos, lo cual explica la capacidad del organismo de morir de infección hepática (Griffiths, 1993, p. 411).

Aquí sólo me enfocaré en este último aspecto del problema: la dificultad de este enfoque en dar cuenta de la distinción (fundamental para cualquier teoría filosófica acerca de las funciones) entre aquellas sub-capacidades que son funcionales y aquellas que son meros efectos secundarios. Según este aspecto de la objeción, así como, por ejemplo, uno puede explicar la capacidad del corazón de impulsar la sangre atribuyendo ciertas funciones de contracción y de relajación a sus compartimentos, y de apertura y de cierre a sus válvulas, también puede explicar la capacidad del corazón de realizar sus sonidos rítmicos típicos “*lub-dub*” atribuyendo al cierre de las válvula tricúspide y mitral la función de producir el sonido “*lub*”, y al cierre de la válvula aórtica y pulmonar la función de producir el sonido “*dub*”. De este modo, el análisis sistémico permitiría atribuir a las válvulas cardíacas la función de producir los sonidos “*lub*” y “*dub*”, lo cual parece ser una atribución funcional promiscua, en tanto la producción de tales sonidos es un mero efecto secundario de la apertura y cierre de tales válvulas (véase por ejemplo Cameron, Monroe, & Deckerlegand, 2007).

Nótese que, en este punto, el problema de la distinción entre funciones y efectos secundarios parece trasladarse al problema de distinguir aquellas capacidades a las que se aplica adecuadamente el análisis funcional de aquellas a las que no. De este modo, la carga de promiscuidad sobre las atribuciones funcionales sistémicas parece descansar, en buena medida, sobre la elección de la capacidad *explanandum* a la que se aplica el análisis funcional (Saborido, 2014, p. 238 señala un punto similar). Dentro de este enfoque, la elección de la capacidad *explanandum* es, como máximo, un asunto pragmático, relacionado con el interés de la comunidad científica por ofrecer una explicación de un determinado fenómeno (Craver, 2001 defiende especialmente este punto). En este artículo mostraré, a partir de un caso de estudio de la neuroetología, que existen criterios no sólo pragmáticos que restringen la capacidad *explanandum* a la que se aplica el análisis, y que permiten eludir este aspecto del problema de la promiscuidad sistémica.

4. La neuroetología en el marco de la etología

La neuroetología es una disciplina científica que puede ser vista como una síntesis entre la etología y la neurobiología (Zupanc, 2010) con el fin de comprender las bases neurales del comportamiento animal. En el marco de las cuatro principales preguntas de la etología (mecanismo, función, ontogenia y filogenia) (Tinbergen, 1951, 1963), la neuroetología abordaría la pregunta por el mecanismo de control del comportamiento, realizándose preguntas “cómo” típicas de la biología funcional (Mayr, 1961). En este caso, por ejemplo: *¿Cómo* los órganos sensoriales y las estructuras nerviosas centrales procesan los estímulos disparadores y orientadores del comportamiento? *¿Cómo* el sistema nervioso central produce el patrón de comportamiento observado? (Ewert, 1980).

A pesar de su enfoque neurobiológico, tanto para formular como para responder dichas preguntas, la neuroetología se vale de conceptos etológicos. Así, desde la etología clásica, se asume que el comportamiento animal (entendido como un Patrón de Acción Fijo) es causado externamente por un conjunto estrecho de estímulos ambientales (denominados clásicamente estímulos señal, disparadores o claves) (Tinbergen, 1989, pp. 32–34, 88–101), que son sólo una parte del estímulo total recibido por el animal en su entorno natural. El método más usual utilizado por los etólogos clásicos para determinar el estímulo disparador de un patrón comportamental era la utilización de modelos o *dummies*, los cuales aislaban, e incluso exageraban, las características que se suponían relevantes del estímulo, y eran utilizados para la provocación del comportamiento en contextos experimentales (para ejemplos clásicos de estos diseños experimentales, véase Tinbergen, 1989, pp. 32–56, 88–113).

Asimismo, desde la etología clásica se asume que tales estímulos son filtrados por ciertos mecanismos sensoriales y neurales (denominados clásicamente Mecanismos Desencadenadores Innatos) (Tinbergen, 1989, p. 50) que mediarían la relación entre el estímulo y el comportamiento observado. Tales mecanismos estarían conformados por estructuras internas que conectarían los órganos sensoriales del animal con los órganos efectores de la conducta. El control interno del comportamiento también estaría modulado por mecanismos motivacionales internos que explicarían la efectividad variable de los estímulos desencadenadores de una conducta así como la ejecución de los patrones comportamentales sin estimulación externa (Alcock, 2001; Ewert, 1980; Gómez & Colmenares, 1994; Simmons & Young, 2010; Zupanc, 2010).

A pesar de que estos y otros conceptos etológicos fueron complejizados y redefinidos en la etología actual (Gómez & Colmenares, 1994) la neuroetología se encuentra, fundamentalmente, en la búsqueda de los mecanismos neurales subyacentes al comportamiento, que se asume que es provocado externamente por un conjunto determinado de estímulos. En resumen,

Ellos quieren conocer cómo las células receptoras y las neuronas centrales detectan y codifican los estímulos biológicamente relevantes, y median esta información con las neuronas que orquestan las respuestas motoras coordinadas exhibidas en el comportamiento correspondiente (Huber, 1990a, p. 299).

Esta idea de que los trabajos etológicos son punto de partida del trabajo neuroetológico, presente en los libros de texto de la neuroetología (Ewert, 1980; Simmons & Young, 2010; Zupanc, 2010), se verá confirmada en los análisis metateóricos de este trabajo, y aquí mostraré qué importancia metateórica tiene tal punto de partida. A continuación, mostraré un ejemplo de aplicación de estos conceptos, así como de la explicación neuroetológica de la conducta.

5. Presentación del caso de estudio: la comunicación acústica del grillo de campo

Con el fin de ilustrar el *modus operandi* de la neuroetología y, en particular, el modo en el cual se utilizan los análisis funcionales sistémicos en ella, aquí abordaré como caso de estudio la investigación neuroetológica sobre la comunicación acústica del grillo de campo (en particular, de las especies *Gryllus campestris* y *bimaculatus*), dado que, como señalé antes, constituye uno de los casos paradigmáticos de éste área de la biología, que permite observar su práctica explicativa típica.

Los insectos poseen una diversa variedad de mecanismos para producir sonido, y los grillos producen sus típicos sonidos utilizando un mecanismo estridulador ubicado en sus alas delanteras. Mediante este mecanismo, los grillos producen distintos sonidos, los cuales poseen una estructura sonora particular y son utilizados en diferentes situaciones. El sonido más común producido por los grillos es el así denominado “canto de llamada”, debido a que produce la aproximación de las hembras hacia la localización del macho emisor, esto es, produce en ellas un comportamiento denominado “fonotaxis”. Más aún, tales cantos son específicos de la especie: cada especie de grillo posee su propio canto de llamada, con una estructura sonora específica, y las hembras sólo son atraídas por los cantos de su propia especie. Debido a esto, la función que se atribuye al canto de llamada

es la de “hacer que las hembras se muevan hacia los machos” (Alexander, 1957, p. 102). Correlativamente, la función que se atribuye al comportamiento fonotáctico de las hembras es el hallazgo de un macho conespecífico a partir de su canto de llamada. Así, se dice que “...Las hembras utilizan claves acústicas de los cantos de llamada de los machos *para* hallar parejas” (Schöneich & Hedwig, 2010, p. 1 mi énfasis).

Sobre esta base, se cree que, a los fines de hallar una pareja, el sistema nervioso de las hembras debe resolver dos tareas:

Para el hallazgo de un compañero intraespecífico y la reproducción (...) el sistema nervioso del receptor debe cumplir dos tareas igualmente importantes: debe ser capaz de discriminar los cantos conespecíficos de otros ruidos bióticos y abióticos (reconocimiento del canto), y debe localizar la posición del emisor (localización del sonido) (Huber, 1990a, p. 318).

Para comprender cómo las hembras resuelven la tarea de reconocimiento, en el marco de la neuroetología, se realizaron dos tipos de estudios experimentales. En la sección 5.1 describiré los estudios *comportamentales*, y en la sección 5.2 describiré los estudios *neurales*.

5.1 Estudios comportamentales

Los estudios comportamentales dedicados a comprender el modo en el cual las hembras resuelven la tarea de reconocimiento intentaron determinar qué propiedades del estímulo auditivo, es decir, del canto de llamada, utilizan las hembras para reconocer a los machos de su especie. Aquí, la pregunta que se intenta responder es ¿cuál es el estímulo disparador de la fonotaxis?

En estos estudios, se utilizaron distintos modelos de cantos artificiales, que, al estilo de los modelos utilizados por la etología clásica, aislaron alguna característica específica de los cantos de llamada naturales. De este modo, fue posible establecer qué importancia tiene cada variable del sonido en la producción de la fonotaxis de las hembras.

En los esquemas experimentales más utilizados, las hembras fueron colocadas en un laberinto-Y (por ejemplo, en Popov & Shuvalov, 1977; Popov, Shuvalov, Svetlogorskaya, & Markovich, 1974) o en un compensador de locomoción de Kramer (por ejemplo, en Doherty, 1985a, 1985c; Schmitz, Scharstein, & Wendler, 1983; Weber, Thorson, & Huber, 1981), y fueron estimuladas con los distintos sonidos reproducidos, alternativa o simultáneamente, por medio de altavoces, los cuales fueron colocados en

diferentes direcciones. Así, la preferencia de las hembras por los distintos parámetros pudo ser establecida midiendo el número de hembras atraídas por cada altavoz, la velocidad y la dirección de sus trayectorias. De este modo, pudo determinarse que el parámetro con mayor relevancia es la tasa de sílabas por segundo de los cantos conoespecíficos (30Hz), lo cual es una característica que es propia de los cantos de su especie. En apoyo de la relevancia de este parámetro de los cantos para la fonotaxis, también se ha mostrado que tanto la tasa de sílabas del canto como la preferencia de las hembras por tales cantos varía con la temperatura ambiental. Así, por ejemplo, Walker (Walker, 1957) mostró que la tasa de repetición de sílabas aumenta con la temperatura, y que las hembras a determinada temperatura podían ser atraídas por cantos heteroespecíficos grabados a una temperatura ambiental distinta. De manera similar, utilizando el compensador de Kramer, Pires y Hoy (1992) mostraron que las hembras eran atraídas por los cantos conoespecíficos grabados a la misma temperatura a la que ellas eran expuestas en las condiciones experimentales, pero no por cantos grabados a temperaturas diferentes, los cuales variaban en la tasa de repetición de sílabas que portaban.

5.2 Estudios neurales

En los estudios neurales, la pregunta principal que se intenta responder es ¿qué mecanismos neurales subyacen a la selectividad de las hembras por la tasa de sílabas específica de su especie? Esto es, ¿cómo el sistema nervioso de las hembras procesa el estímulo disparador de la fonotaxis?

En la literatura neuroetológica se ofrecieron diversos modelos orientados a delinear la estructura neural subyacente al reconocimiento de los cantos (véase Kostarakos & Hedwig, 2014 para una revisión). En algunos casos se apeló a un “modelo interno” de la canción que poseerían las hembras, con el cual sus sistemas nerviosos compararían el canto recibido. En otros casos se apeló a un “filtro de paso alto” y un “filtro de paso bajo” que convergerían en un “filtro de paso de banda”, los cuales operarían de un modo similar a las puertas AND. En este trabajo tomaré el modelo de autocorrelación (Kostarakos & Hedwig, 2012; Schöneich, Kostarakos, & Hedwig, 2015) en tanto es el modelo actual sustentado con mayor evidencia neural.

El modelo de autocorrelación sugiere que la tarea de reconocimiento se resolvería mediante un procesamiento de la señal por una doble vía en paralelo (fig. 1, *infra*). Según

este modelo, el reconocimiento de la tasa de sílabas específica de la especie se daría cuando el periodo de sílabas (la duración de una sílaba más su silencio) de la señal recibida coincide con el retardo interno de una vía secundaria de procesamiento. En este modelo habría, entonces, una “vía directa” que llevaría el sonido directamente, es decir, sin retardo temporal, hacia un “detector de coincidencias”. Paralelamente, habría una “vía de retardo”, que llevaría el sonido de manera retardada, con un retardo temporal de lo que dura una sílaba más su silencio (alrededor de 40mseg). De la misma manera, este sonido retardado sería llevado hacia el “detector de coincidencias”. La idea es que cuando ambas vías convergen simultáneamente en el “detector de coincidencias”, se está en presencia de la tasa de sílabas correcta, y el “detector de coincidencias” es activado, excitando lo que se denomina un “detector de características”.

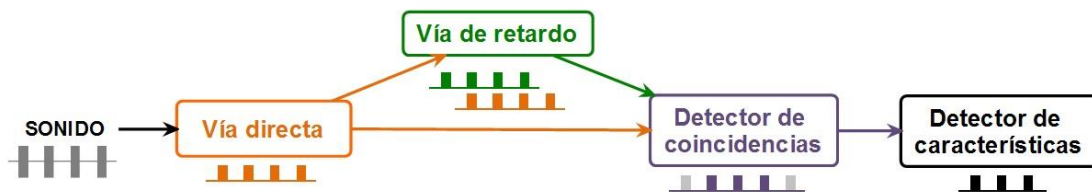


Figura 1 Representación esquemática del procesamiento del sonido para el reconocimiento de la tasa de sílabas por segundo, según el modelo de autocorrelación de Schöneich, Kostarakos, & Hedwig (2015).

Con el fin de hallar la implementación neural de este modelo, los investigadores analizaron la selectividad de las hembras a distintas características temporales de los cantos de llamada, y compararon dicha selectividad con la actividad de un conjunto de neuronas localizadas en el protocerebro anterior de estos insectos. Los resultados sugirieron que el modelo de autocorrelación se encontraría implementado por la estructura y la actividad de un pequeño conjunto de neuronas (AN1, LN2, LN3, LN4 y LN5), del siguiente modo (véase fig. 2).

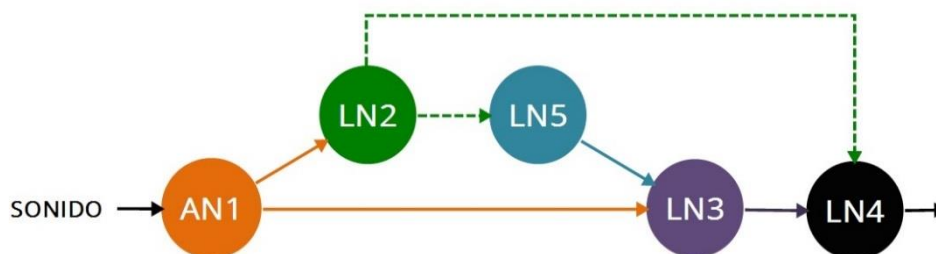


Figura 2 Representación esquemática la implementación neural del modelo de autocorrelación, según Schöneich, Kostarakos, & Hedwig (2015).

AN1 implementaría la vía directa, en tanto es la única interneurona ascendente que comunica la información auditiva hacia el protocerebro, y en tanto existe evidencia de

que posee conexiones excitatorias con otras dos neuronas (LN2 y LN3). Por su parte, LN2 y LN5 implementarían la vía de retardo, en donde LN2 inhibiría a LN5, lo cual desataría en LN5 lo que se denomina un rebote post inhibitorio (PIR), cuyo retardo es de 40mseg (y allí se encontraría implementado el retardo de esta vía). LN5, al igual que AN1, enviaría *inputs* excitatorios a LN3. A su vez, LN3 implementaría el “detector de coincidencias”, en tanto es la primera neurona que, por su actividad, muestra ser selectiva a los pares de sílabas con intervalos de silencio dentro del rango de los cantos naturales, disparando en forma aumentada ante la segunda sílaba, y en tanto existe evidencia de tal selectividad está basada en la recepción de *inputs* excitatorios simultáneos de AN1 (la vía directa) y de LN5 (la vía de retardo). Por último, LN4 implementaría el “detector de características”, en tanto su patrón de actividad se corresponde con una inhibición inicial (presumiblemente de LN2) seguida de una excitación (presumiblemente de LN3), que supera el umbral de disparo sólo ante el rango natural de la tasa de repetición de sílabas de los cantos de llamada.

En resumen, a lo largo de este apartado observamos cómo se procedió en la investigación neuroetológica sobre las bases neurales de la comunicación acústica del grillo de campo. En primer lugar, se identificó el comportamiento a explicar a partir de su mecanismo de control. Aquí la pregunta fue *¿cómo* las hembras hallan machos conespecíficos a partir de su canto de llamada? Es decir, *¿Cuál* es el mecanismo neural subyacente a la fonotaxis? Para responder al menos parte de esta pregunta, y asumiendo que, para poder cumplir esta tarea, las hembras deben poder reconocer los cantos conespecíficos, los neuroetólogos realizaron estudios comportamentales y estudios neurales. En los estudios comportamentales se intentó determinar, en términos de la etología clásica, cuál es el estímulo disparador de la fonotaxis, es decir, qué características de los cantos de llamada de los machos son las que las hembras reconocen y provocan el rastreo. Una vez determinado el estímulo disparador, los estudios neurales intentaron determinar cuáles son las bases neurobiológicas subyacentes al reconocimiento de los cantos conespecíficos. Para ello, se ofrecieron distintos modelos que intentaron delinear tal mecanismo neurobiológico, y mostré cómo el modelo de autocorrelación identificaba distintas tareas que luego se hallaron implementadas en la estructura y actividad de un pequeño conjunto de neuronas del protocerebro de los grillos. En las próximas secciones mostraré cómo el análisis sistémico permite dar cuenta de las atribuciones funcionales de este caso, así como de cuáles no.

6. Aplicación del análisis funcional sistémico al caso de estudio

En esta sección mostraré que la investigación neuroetológica presentada en la sección anterior puede ser entendida adecuadamente a partir de la elucidación sistémica. En particular, en el proceso de esta investigación pueden hallarse dos análisis sistémicos, en donde el segundo se aplica recursivamente sobre el primero. Además de este procedimiento analítico recursivo, puede hallarse un segundo paso, correspondiente a la fase de instanciación de Cummins (1983, 2000), en donde el análisis encuentra su instanciación neural en un mecanismo que puede ser adecuadamente entendido en términos de la perspectiva sistémica mecanicista (Craver, 2001, 2007; Machamer et al., 2000).

Comenzando por el fenómeno *explanandum* del análisis, en este caso, se identifica con la capacidad de las hembras de los grillos de hallar a un macho conespecífico a partir de su canto de llamada. El análisis funcional aplicado a dicha capacidad permitió identificar, en una primera aplicación, dos funciones. Para los neurobiólogos del comportamiento, dicha capacidad se explicaría a partir de la sub-capacidad de las hembras de distinguir las canciones conespecíficas de otros sonidos (función de reconocimiento), y de la sub-capacidad de las hembras de localizar al macho emisor a partir de su canción (función de localización). Este primer análisis funcional puede expresarse como sigue:

1. Primer análisis funcional sistémico:

Disposición o capacidad Ψ de s : capacidad de las hembras de grillo (s) de hallar un macho conespecífico a partir del canto de llamada (Ψ).

Análisis funcional de Ψ de S : $\{\varphi_1; \varphi_2\}$

En donde:

φ_1 : capacidad de s de reconocer el canto conespecífico, o disposición de s a responder fonotácticamente únicamente ante la tasa de repetición de sílabas específica de la especie.

φ_2 : capacidad de s de localizar al macho emisor, o disposición de s a dirigir su movimiento hacia la localización del macho a partir de su canto de llamada.

Una aplicación recursiva del análisis funcional, esta vez, sobre la función de reconocimiento (φ_1), permitió identificar una serie de funciones que explicarían cómo las hembras logran realizar dicha tarea. Esta segunda aplicación del análisis funcional

involucró el diseño de diversos modelos funcionales que pretendían delinear el modo en el cual el sistema nervioso de las hembras podría resolver la tarea de reconocimiento. Según el modelo de autocorrelación, este segundo análisis funcional puede expresarse como sigue:

2. Segundo análisis funcional sistémico (modelo de autocorrelación):

Disposición o capacidad φ_1 de s : capacidad de reconocer la tasa de repetición de sílabas específica de la especie.

Análisis funcional de φ_1 de S : $\{\alpha_1; \alpha_2; \alpha_3; \alpha_4\}$

En donde:

α_1 : “vía directa”: capacidad de transmitir directamente (sin retardo temporal) el patrón de pulsos recibido hacia el “detector de coincidencias”.

α_2 : “vía de retardo”: capacidad de transmitir el patrón de pulsos recibido hacia el “detector de coincidencias” con un retardo temporal correspondiente al periodo de pulsos específico de la especie.

α_3 : “detector de coincidencias”: capacidad de estimular el “detector de características” cuando los estímulos de la “vía directa” y la “vía de retardo” recibidos coinciden temporalmente.

α_4 : “detector de características”: capacidad de responder selectivamente al patrón de pulsos específico de la especie.

Más aún, este segundo análisis permitió atribuir distintas funciones a ciertas neuronas halladas en el cerebro de las hembras, las cuales, en virtud de su estructura y de sus patrones de actividad, implementarían las funciones especificadas por el modelo de autocorrelación. De este modo, el análisis funcional halla su *instanciación* (en términos de Cummins 1983, 2000) en un *mecanismo* neural (entendido en los términos mecanicistas de Craver, 2001, 2007; Machamer et al., 2000), exhibiendo el modo en el cual las funciones especificadas en él se encuentran realizadas en *los componentes, las actividades y el modo de organización* del sistema nervioso de las hembras. Aquí, la instanciación neural del modelo de autocorrelación puede ser expresada como sigue:

3. Instanciación neural del modelo de autocorrelación:

α_1 : “vía directa”: se instancia en la estructura y actividad de AN1.

α_2 : “vía de retardo”: se instancia en la estructura y actividad de LN2 y de LN5.

α_3 : “detector de coincidencias”: se instancia en la estructura y actividad de LN3.

α_4 : “detector de características”: se instancia en la estructura y actividad de LN4.

En resumen, en esta sección mostré cómo el análisis funcional sistémico puede aplicarse exitosamente a este caso de estudio, y puede dar cuenta de cierto lenguaje funcional asociado a él. Así, el análisis funcional aplicado a la capacidad de las hembras de hallar machos conespecíficos a partir de su canto de llamada permitió determinar, en una primera aplicación, la función de reconocimiento y la función de localización. En una segunda aplicación recursiva, a la función de reconocimiento, permitió determinar las funciones especificadas en el modelo de autocorrelación. Por último, las funciones determinadas por este modelo fueron halladas implementadas por el mecanismo neural compuesto por un conjunto de neuronas, sus patrones de actividad y de conexión. Sin embargo, como mencioné al comienzo de la sección 5, la *función* que se atribuye a la fonotaxis es la del hallazgo de un macho conespecífico, y tal es la función a la que se aplica el primer análisis funcional. ¿Permite el análisis funcional dar cuenta de esa función? Como mostraré en la próxima sección, su falencia en dar cuenta de esta atribución funcional se encuentra relacionada con la carga de promiscuidad asociada frecuentemente a este enfoque.

7. Evadiendo la promiscuidad sistémica

Como mostré en la sección 3, una de las críticas más recurrentes a la elucidación sistémica es la promiscuidad de su enfoque, es decir, su incapacidad para distinguir funciones de meros efectos secundarios. Como dije antes, este problema está relacionado con el problema de distinguir aquellas capacidades a las cuales se aplica adecuadamente el análisis de aquellas a cuáles no. Este no es un problema filosófico abstracto, sino un problema metodológico que enfrentan, en este caso los neuroetólogos, cuando deben decidir qué comportamientos y qué capacidades de los animales van a intentar explicar a partir de sus bases neurobiológicas, y cómo abordarán la búsqueda de tales bases. Para ello, los neuroetólogos suelen valerse de los criterios de la etología. En palabras del prestigioso neuroetólogo Walter Heiligenberg:

Pero ¿qué fenómenos conductuales debemos escoger para explicar a nivel neuronal? Podríamos tomar la actitud del etólogo y argumentar que los animales están naturalmente adaptados para detectar y procesar patrones de estímulo específicos en su entorno y que los estudios de su ecología y etología nos ayudan a identificar tales patrones de estímulo, así como las respuestas de comportamiento natural que evocan y controlan (...) estas respuestas proporcionan ensayos cruciales para la disección experimental de patrones de estímulo y para la identificación de sus componentes relevantes. Además, la manipulación experimental de estos componentes y su configuración nos permiten determinar las reglas computacionales que subyacen a la evaluación de los patrones por el cerebro del animal. (...) Después de que los experimentos conductuales hayan sugerido reglas computacionales de percepción, la implementación neuronal específica puede ser determinada por enfoques fisiológicos y anatómicos (Heiligenberg, 1991, pp. 248–249).

Nótese que, en las palabras de Heiligenberg, los estudios *etológicos* son los que contribuyen a identificar los patrones de estímulo *relevantes*, y los fenómenos conductuales *relevantes* que estos patrones controlan, los cuales luego serán analizados en búsqueda de su implementación neuronal. El mismo camino es sugerido por otro influyente neuroetólogo, Franz Huber:

La neuroetología como el estudio de las bases neurales del comportamiento favorece lo que yo llamo el enfoque de arriba hacia abajo [*top down approach*]: una estrategia de comportamiento distintiva tiene que ser observada y analizada primero en el campo bajo los constreñimientos del ambiente, luego estudiada cuantitativamente en el laboratorio, y finalmente explorada a su nivel neural y, si es posible, molecular. Este enfoque de arriba hacia abajo es elegido porque creemos fuertemente que es el comportamiento, formado y adaptado por fuerzas bióticas y abióticas, lo que nos permite plantear las preguntas correctas al sistema nervioso. Entonces, los neuroetólogos deben familiarizarse con los conceptos, métodos, y los datos que el estudio del comportamiento tiene para ofrecer, así como con el escenario completo de las neurociencias modernas, incluyendo los enfoques en los niveles del sistema, celular y molecular (Huber, 1990b, p. 609).

Como afirma Huber, el enfoque *top-down* o, lo que en este contexto yo llamaría la aplicación del análisis funcional sistémico, involucra que la conducta debe ser analizada primero en el campo, bajo los constreñimientos del ambiente, y luego analizada en el laboratorio. Esto, en el contexto de mi caso de estudio, involucró determinar la función biológica del comportamiento en cuestión. Comprender que las hembras realizan la fonotaxis *para* hallar machos conespecíficos fue crucial para realizar los experimentos orientados a aislar el estímulo señal relevante para dicha respuesta (alguna característica del canto de llamada) y, a su vez, el aislamiento del estímulo señal fue crucial para la indagación de las bases neurales de la respuesta. Creo que el conocimiento de dicha función biológica es lo que, en términos de Huber, “permite plantear las preguntas

correctas al sistema nervioso”. En términos del análisis sistémico, es lo que permite evitar la promiscuidad de las atribuciones funcionales sistémicas. De este modo, la identificación previa de la función biológica del comportamiento no sólo es lo que hace relevante al análisis funcional aplicado a ella, sino que hace posible su aplicación, al identificar también el estímulo relevante que debe ser procesado por el modelo funcional y por su implementación neuronal.

La importancia de hallar un modo de realizar tales preguntas correctas o relevantes, o de evadir la promiscuidad en las atribuciones funcionales, puede quedar bien ilustrada si se tiene en cuenta la complejidad estructural y funcional de los sistemas nerviosos, y la posibilidad de atribuir funciones a potencialmente cualquier actividad que realice el sistema:

Los estudios que exploran la base neural del comportamiento han seguido varios enfoques y estrategias. Algunos investigadores pueden haber sido impulsados por la creencia de que una exploración exhaustiva de la neuroanatomía de un animal debería, casi como un subproducto, dar una descripción de sus mecanismos de comportamiento en el nivel neural. Aunque la abrumadora complejidad estructural de los sistemas nerviosos había planteado dudas sobre la viabilidad de este enfoque, su insuficiencia se hizo evidente con el descubrimiento de que una estructura neuronal, como el ganglio estomatogástrico de la langosta, puede cambiar sus propiedades funcionales bajo la influencia de neuromoduladores y que una sola neurona puede participar alternativamente en diferentes circuitos funcionales (...) Sin embargo, esta estrategia de investigación no solo lleva mucho tiempo, sino que también puede centrarse demasiado en características estructurales y funcionales que no son relevantes para el comportamiento natural del sistema (Heiligenberg, 1991, pp. 247–248).

Dado que, como mostré en esta sección, la neuroetología evade la promiscuidad sistémica seleccionando como fenómeno *explanandum* los comportamientos identificados mediante criterios etológicos, en la próxima sección intentaré identificar los criterios utilizados por los neuroetólogos para evadir la promiscuidad sistémica en el caso de la comunicación acústica del grillo de campo.

8. La determinación de la función biológica del comportamiento

Si nos preguntamos cómo se evadió la carga de promiscuidad en el caso de la fonotaxis de los grillos, la pregunta por la resolución de la carga de promiscuidad se traslada a la pregunta por el modo en el cual la elección de la capacidad *explanandum* del análisis funcional (la capacidad de las hembras de hallar un macho conespecífico a partir de su

canto) se realizó en primer lugar. Entonces, la pregunta es, ¿qué criterios utilizaron los etólogos para determinar la capacidad *explanandum* relevante del primer análisis funcional?

Responder a esta pregunta involucra retrotraernos a la investigación etológica que llevó a la atribución funcional del canto de llamada y de la fonotaxis, en tanto atribuir a las hembras la capacidad de hallar machos conespecíficos a partir de su canto involucró, previamente, atribuir al canto la función de atraer hembras, y al comportamiento fonotáctico de las hembras la función de hallar machos conespecíficos. Una vez atribuidas estas funciones, la pregunta que respondió el análisis sistémico fue ¿cómo las hembras logran cumplir dicha función? Es decir, ¿cómo las hembras logran hallar machos a partir de sus cantos? La pregunta por los criterios con los que se determinaron tales funciones es, de este modo, correlativa a la pregunta por los criterios para determinar la capacidad *explanandum* relevante para el análisis funcional. No existe una respuesta simple a ella. Como mostraré a continuación, pueden identificarse distintos criterios que llevaron a la determinación de tales funciones, de los cuales no todos se corresponden con los identificados por el análisis funcional sistémico.

La investigación etológica suele comenzar por la observación y la descripción del comportamiento en su entorno natural. En este caso, la observación de los cantos de los grillos y de los efectos que produce en otros organismos, entre ellos las hembras conespecíficas, en su entorno natural, y en el contexto de otros comportamientos exhibidos, permitieron describir al canto de llamada y a la fonotaxis como componentes de la secuencia reproductiva del género *Gryllus* (por ejemplo, en Alexander, 1957, 1960, 1967). Dentro de esta secuencia, la producción de sonidos de llamada y la aproximación de las hembras hacia los machos cantores provocan la formación de una pareja reproductiva, lo cual, mediante una serie de comportamientos posteriores (la producción del canto de cortejo, la copulación, la ovoposición, etc.) decanta en la producción de una nueva generación de insectos. Esta secuencia es representada en diagramas de flujo similares a los involucrados en los análisis funcionales (véase por ejemplo el esquema de la fig. 3). Sin embargo, aquí el etólogo no está intentando explicar cómo se reproducen los insectos (aunque de hecho luego termine ofreciendo tal explicación), sino qué función cumple el canto de llamada. La respuesta a dicha pregunta podría pensarse como un análisis funcional, pero no en su dirección habitual (*top-down*), sino *bottom-up*, es decir, partiendo del conjunto de sub-capacidades (o manifestaciones comportamentales de ellas) y preguntándose a qué capacidad contribuyen, lo cual le permite inferir la función de la

secuencia de comportamientos completa (aquí, la reproducción de los organismos) y de cada comportamiento en particular dentro de ella (la atracción de hembras y el hallazgo de machos como primer evento de la secuencia reproductiva). Un defensor del análisis sistémico podría sostener que, de este modo, lo que vuelve relevante a la capacidad *explanandum* es la aplicación de un análisis sistémico previo en un nivel superior, y así su enfoque podría dar cuenta de todo el lenguaje funcional de la biología. Sin embargo, como mostraré a continuación, éste no es el único criterio utilizado por los etólogos para atribuir funciones, ni por los neuroetólogos para hallar las capacidades relevantes de sus

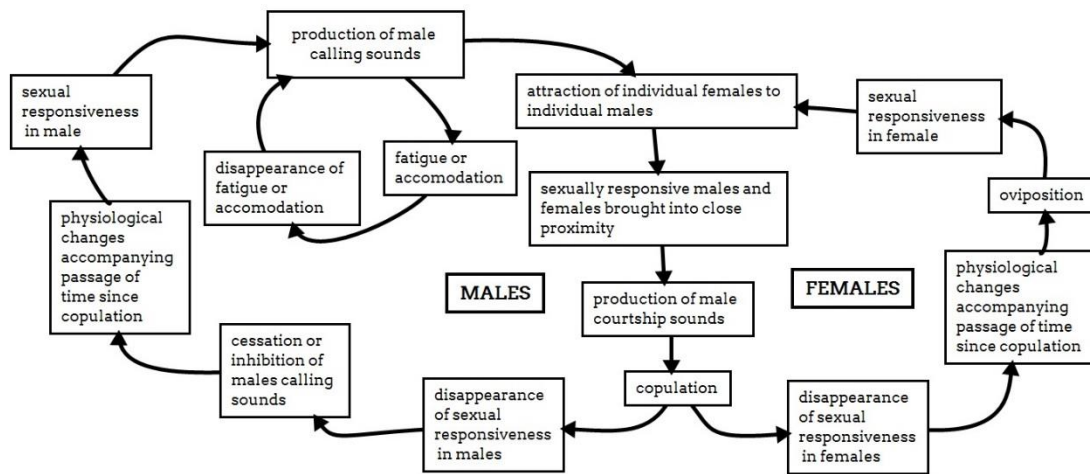


Figura 3 Esquema elaborado a partir de la representación de las secuencias comportamentales asociadas a la comunicación acústica de los ortópteros y cicádidos adultos de Alexander (1960).

análisis funcionales.

Para atribuir la función de atracción de hembras al canto de llamada, y para afirmar que la aproximación de las hembras hacia los machos es producida por tales cantos, fue menester la realización de experimentos que determinen si el canto de llamada es condición suficiente para la producción de la fonotaxis en condiciones de laboratorio.

Aparentemente, Regan (1913) realizó el primer experimento en esta dirección, mostrando que las hembras eran atraídas por los cantos de los machos transmitidos a través de un receptor telefónico. Posteriormente, como mostré en la sección 3.1 de este trabajo, se realizaron diversos experimentos que aislaron el canto de otras variables, y probaron su capacidad de atraer a las hembras, es decir, de provocar la fonotaxis. El hecho de que se pueda provocar artificialmente el comportamiento fonotáctico a partir de la reproducción artificial de los cantos, incluso de características aisladas de los mismos, es una importante fuente de evidencia para la atribución funcional, tanto para el canto como para el comportamiento fonotáctico que provoca. Pero, a pesar de su importancia, esta

evidencia experimental sólo muestra que el canto produce el efecto que es su función, pero no que dicho efecto sea *la* función. Esto puede apreciarse si tenemos en cuenta que, experimentalmente, también se ha mostrado que los cantos son condición suficiente para la atracción de predadores y de parásitos (Bell, 1979; Cade, 1975; Sakaluk & Belwood, 1984; Walker, 1964) pero, a pesar de ello, no se considera que tal efecto sea su función.

Por otra parte, cierta evidencia experimental adicional provino de mostrar que la temperatura ambiental produce cambios paralelos en los parámetros temporales del canto y en la preferencia de las hembras por ellos. Este fenómeno suele ser referido como un “acoplamiento de temperatura”, el cual se considera que resuelve el “problema del desajuste” entre la variación de la tasa de sílabas de los cantos con la temperatura y la preferencia de las hembras por tal parámetro (Doherty, 1985b; Mhatre, Bhattacharya, Robert, & Balakrishnan, 2011; Mhatre, Pollack, & Mason, 2016; Pires & Hoy, 1992; Walker, 1957; Zupanc, 2010). Aquí, el fenómeno del acoplamiento, probado experimentalmente, parece evidenciar la relación funcional entre los cantos de llamada y el comportamiento fonotáctico de las hembras.

Otro conjunto de evidencia para estas atribuciones funcionales provino de las comparaciones realizadas entre los comportamientos de diversas especies de insectos que poseen el mismo efecto de aproximación de las hembras conespecíficas, los cuales son tanto homólogos con los cantos de los grillos (en el caso de los tetigonideos y otras especies de gríllidos) como análogos (en los acrídidos, los cicádidos, e incluso en ciertos crustáceos) (Alexander, 1967, p. 508). Más aún, en otras comparaciones se tuvieron en cuenta otros grupos de insectos en los cuales los sonidos que causan la aproximación de los sexos son ligeramente diferentes, en tanto son ejecutados por las hembras (culícidos, ceratopogónidos, trógidos) o por hembras y machos en alternancia (acrídidos, tetigonideos, curculiónidos). Asimismo, se tuvo en cuenta evidencia proveniente de otros tipos de señales que tienen el mismo efecto de aproximación entre conespecíficos en otros grupos de insectos: estímulos odoríferos en los lepidópteros, estímulos visuales en ciertos dípteros, ritmos de intermitencia de luz en los coleópteros (Alexander, 1967, p. 508). Este tipo de comparaciones como evidencia para las atribuciones funcionales no son tenidas en absoluto en consideración por los defensores del análisis sistémico.

Por último, y ahora asumiendo que la función del comportamiento fonotáctico de las hembras es el hallazgo de un macho conespecífico, es posible identificar la utilización de un razonamiento contrafáctico que, en parte, llevó a suponer que las hembras deben poseer la capacidad de discriminar los cantos conespecíficos de los cantos

heteroespecíficos. Dicho razonamiento fue realizado por Alexander (1957) y por Walker (1957) cuando consideraron qué sucedería si la hembra se atrajera por todos los cantos que escucha (si no distinguiera los cantos conespecíficos de los heteroespecíficos).

(...) la incapacidad de las hembras para reconocer los cantos de los machos de su propia especie resultaría en una confusión total (...) Si esa hembra respondiera igualmente a todos los sonidos de los insectos de la zona, o incluso al sonido más intenso en su vecindad, su posibilidad de conocer a un macho de la misma especie se reduciría mucho y el tiempo requerido haría que esto fuera un sistema de comunicación ineficiente. (Alexander, 1957, p. 111)

Muchas especies diferentes cantan al mismo tiempo en el mismo hábitat. Si una hembra respondiera indiscriminadamente a tales sonidos, ella podría ir hacia diversos machos de cada una de muchas especies antes de toparse con uno de su propia especie. Esto tendría un valor de supervivencia dudoso (Walker, 1957).

Este razonamiento contrafáctico establecería que, si las hembras no discriminaran los cantos propios de su especie, entonces no hallarían, al menos fácilmente, a un macho conespecífico (reduciendo sus posibilidades de formar una pareja reproductiva). En consecuencia, se considera que la posesión de una capacidad discriminatoria en las hembras es condición necesaria para el hallazgo de machos conespecíficos (lo cual es la función de la fonotaxis) y, por ende, para la formación de parejas. Si dicha capacidad discriminatoria no estuviera presente (contrafáctico), entonces las hembras tendrían grandes dificultades en hallar un macho de su especie. Es preciso notar que el uso de razonamientos contrafácticos no supone necesariamente apelar a la teoría de la selección natural, es decir, a la historia selectiva del rasgo en cuestión (considérese, por ejemplo, la propuesta de Wouters, 2005b, 2007) y que, de manera general, identificar los criterios de determinación de funciones con los de adaptaciones por selección natural puede conllevar problemas que exceden la temática de este artículo (el lector interesado en esta problemática puede dirigirse a Caponi, 2010; Ginnobili, 2009, 2011).

Aquí no pretendo listar la totalidad de criterios que pueden ser utilizados para realizar atribuciones funcionales a los comportamientos (si es que tal cosa es posible). El listado anterior (la evidencia observacional, experimental y comparada, y el uso de razonamientos contrafácticos) sólo es una muestra del tipo de criterios que pueden utilizar los etólogos para atribuir funciones a los comportamientos, y los neuroetólogos para hallar los fenómenos que intentarán explicar mediante un análisis funcional, los cuales fueron utilizados en mi caso de estudio (que no deja de ser un caso de comportamiento particularmente sencillo). Lo que esto muestra es la insuficiencia del análisis sistémico

para elucidar *todas* las nociones funcionales utilizadas en la biología, en tanto los criterios utilizados en este caso exceden largamente a los propuestos por sus defensores. Esta noción de función que escapa al análisis funcional parece ser necesaria, al menos en este caso, y en la neuroetología en general, para identificar la capacidad *explanandum* relevante a la que se aplicará el análisis y se le buscará una instanciación neural.

9. Conclusiones

Como afirmé en la sección 4 de este trabajo, la neuroetología aborda la pregunta por el mecanismo de control del comportamiento. Esto es: ¿cómo el comportamiento es producido a partir de sus causas externas (estímulos señal) e internas (su mecanismo neural subyacente)? Desde mi punto de vista, los fenómenos comportamentales que la neuroetología escoge para explicar (la capacidad *explanandum* que se elige para el análisis funcional o el enfoque *top-down*) son aquellos que poseen una función biológica, identificada mediante un conjunto heterogéneo de criterios. Esta atribución funcional al comportamiento no sólo permite evadir la promiscuidad sistémica, sino hallar los estímulos relevantes que provocan la conducta, y de este modo, volver posible el análisis en sí mismo.

Entonces, ¿cómo evita el análisis sistémico la carga de promiscuidad en este caso? Pues, aplicándose a una capacidad que es considerada una función biológica. La asunción de que la función de la fonotaxis es el hallazgo de un macho conespecífico, permitió identificar la capacidad *explanandum* relevante para el análisis funcional, lo cual evitó la atribución promiscua de funciones a las sub-capacidades del sistema y de sus partes. Por otro lado, la atribución funcional biológica al canto de llamada permitió hallar el estímulo relevante (el estímulo clave o disparador) de la fonotaxis. Ambas atribuciones funcionales permitieron la identificación no-promiscua de las sub-capacidades funcionales del sistema nervioso de la hembra mediante el análisis funcional sistémico. Dado que tal función, en la neuroetología, es identificada de acuerdo con criterios etológicos, el corolario de este trabajo es que la neuroetología presupone, en cierta medida, los conceptos y las estrategias explicativas de la etología para escoger los comportamientos y capacidades *relevantes* que figuran en su *explanandum*.

Esto implica que el análisis funcional sistémico, a pesar de dar cuenta exitosamente de las atribuciones funcionales dentro de la investigación de los mecanismos subyacentes al comportamiento, no logra dar cuenta de la forma en que se

atribuyen funciones a los comportamientos en sí mismos. Para dicha atribución funcional, en este caso, se utilizó un conjunto heterogéneo de evidencia que excede al concepto de función elucidado por el análisis funcional. Dicho concepto de función parece ser la clave en el hallazgo de la capacidad *explanandum* relevante para un análisis funcional no promiscuo, al menos en el marco de la neuroetología.

Bibliografía

- Alcock, J. (2001). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach* (7^a ed.). Massachusetts, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- Alexander, R. D. (1957). Sound production and associated behavior in insects. *The Ohio Journal of Science*, 57(2), 101–113. <https://doi.org/hdl.handle.net/1811/4430>
- Alexander, R. D. (1960). Sound communication in Orthoptera and Cicadidae. En W. Lanyon & R. Tavalga (Eds.), *Animal Sounds and Communication* (pp. 38–92). New York: AIBS Publications.
- Alexander, R. D. (1967). Acoustical communication in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 12(1), 495–526. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.12.010167.002431>
- Bell, P. (1979). Acoustic attraction of herons by crickets. *New York Entomological Society, LXXXVII*(2), 126–127.
- Bigelow, J., & Pargetter, R. (1987). Functions. *The Journal of Philosophy*, 84(4), 181–196. <https://doi.org/10.2307/2027157>
- Cade, W. (1975). Acoustically orienting parasitoids: fly phonotaxis to cricket song. *Science*, 190(4221), 1312–1313. <https://doi.org/10.1126/science.190.4221.1312>
- Cameron, M. H., Monroe, L. G., & Dekerlegand, J. (2007). Congestive Heart Failure. En *Physical Rehabilitation: Evidence-Based Examination, Evaluation, and Intervention* (pp. 669–688). St. Louis, Mo: Saunders Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-072160361-2.50028-4>
- Camhi, J. (1984). *Neuroethology: Nerve Cells and the Natural Behavior of Animals*. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- Caponi, G. (2010). Análisis funcionales y explicaciones seleccionales en biología. Una crítica de la concepción etiológica del concepto de función. *Ideas y Valores*, 59(143), 51–72.
- Carnap, R. (1950). *Logical Foundations of Probability*. Chicago: University of Chicago Press.
- Craver, C. (2001). Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy. *The philosophy of*

- science association*, 68(1), 53–74. <https://doi.org/10.1086/392866>
- Craver, C. (2007). *Explaining the Brain: mechanisms and the mosaic unity of neuroscience*. Oxford: Clarendon Press.
- Cummins, R. (1975). Functional Analysis. *The Journal of Philosophy*, 72(20), 741–765. <https://doi.org/10.2307/2024640>
- Cummins, R. (1983). *The Nature of Psychological Explanation*. Cambridge: The MIT Press.
- Cummins, R. (2000). “How Does It Work?” versus “What Are the Laws?": Two Conceptions of Psychological Explanation. En F. C. Keil & R. A. Wilson (Eds.), *Explanation and Cognition*. Massachusetts: MIT Press.
- Davies, P. S. (2001). *Norms of Nature*. Cambridge: The MIT Press.
- Doherty, J. A. (1985a). Phonotaxis in the cricket, *Gryllus bimaculatus* DeGeer: comparisons of choice and no-choice paradigms. *Journal of Comparative Physiology A*, 157(3), 279–289. <https://doi.org/10.1007/BF00618118>
- Doherty, J. A. (1985b). Temperature Coupling and “Trade-Off” Phenomena in the Acoustic Communication System of the Cricket, *Gryllusbimaculatus* De Geer (Gryllidae). *J. exp. Biol*, 114, 17–35.
- Doherty, J. A. (1985c). Trade-off phenomena in calling song recognition and phonotaxis in the cricket, *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae). *Journal of Comparative Physiology A*, 156(6), 787–801. <https://doi.org/10.1007/BF00610831>
- Ewert, J.-P. (1980). *Neuroethology: An Introduction to the Neurophysiological Fundamentals of Behavior*. New York: Springer-Verlag.
- Ginnobili, S. (2009). Adaptación y función. *Ludus Vitalis*, XVII(31), 3–24.
- Ginnobili, S. (2011). Función como concepto teórico. *Scientiae Studia: Revista Latino-Americana de Filosofía e História da Ciência*, 9(4), 847–880. <https://doi.org/10.1590/S1678-31662011000400006>
- Gómez, J. C., & Colmenares, F. (1994). La causación del comportamiento: modelos clásicos y causas externas. En J. Carranza (Ed.), *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento* (pp. 41–62). Cáceres: Universidad de Extremadura.
- Griffiths, P. E. (1993). Functional Analysis and Proper Function. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 44, 409–422.
- Heiligenberg, W. (1991). The neural basis of behavior: a neuroethological view. *Annual Review of Neuroscience*, 14, 247–267. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.14.1.247>
- Huber, F. (1990a). Cricket Neuroethology: Neuronal Basis of Intraspecific Acoustic Communication. *Advances in the Study of Behavior*, 19, 299–356. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60206-5](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60206-5)

- Huber, F. (1990b). Nerve Cells and Insect Behavior—Studies on Crickets. *American Zoologist*, 30(3), 609–627. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(69\)90136-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(69)90136-5)
- Kostarakos, K., & Hedwig, B. (2012). Calling Song Recognition in Female Crickets: Temporal Tuning of Identified Brain Neurons Matches Behavior. *Journal of Neuroscience*, 32(28), 9601–9612. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1170-12.2012>
- Kostarakos, K., & Hedwig, B. (2014). Pattern recognition in field crickets: concepts and neural evidence. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 201(1), 73–85. <https://doi.org/10.1007/s00359-014-0949-4>
- Kuhn, T. (2006). *La Estructura de las Revoluciones Científicas* (3^a ed.). México: Fondo de Cultura Económica.
- Machamer, P., Darden, L., & Craver, C. F. (2000). Thinking About Mechanisms. *Philosophy of Science*, 67(1), 1–25. <https://doi.org/10.1086/392759>
- Mayr, E. (1961). Cause and Effect in Biology. *Science*, 134(3489), 1501–1506. <https://doi.org/10.1126/science.134.3489.1501>
- Mhatre, N., Bhattacharya, M., Robert, D., & Balakrishnan, R. (2011). Matching sender and receiver: poikilothermy and frequency tuning in a tree cricket. *The Journal of experimental biology*, 214(Pt 15), 2569–2578. <https://doi.org/10.1242/jeb.057612>
- Mhatre, N., Pollack, G., & Mason, A. (2016). Stay tuned: active amplification tunes tree cricket ears to track temperature-dependent song frequency. *Biology letters*, 12, 20160016. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0016>
- Millikan, R. G. (1989). In Defense of Proper Functions. *Philosophy of Science*, 56(2), 288–302. <https://doi.org/10.1086/289488>
- Nagel, E. (1979). *The structure of Science: problems in the logic of scientific explanation*. Cambridge: Hackett Publishing Company.
- Neander, K. (1991). Functions as Selected Effects: The Conceptual Analyst's Defense. *Philosophy of Science*, 58(2), 168–184. <https://doi.org/10.1086/289610>
- Pires, A., & Hoy, R. R. (1992). Temperature coupling in cricket acoustic communication. *Journal of Comparative Physiology A*, 171, 79–92. <https://doi.org/10.1007/BF00195963>
- Popov, A. V., & Shuvalov, V. F. (1977). Phonotactic behavior of crickets. *Journal of Comparative Physiology. A*, 119(1), 111–126. <https://doi.org/10.1007/BF00655876>
- Popov, A. V., Shuvalov, V. F., Svetlogorskaya, A. M., & Markovich, S. (1974). Acoustic Behaviour and Auditory System in Insects. En *Symposium Mechanoreception. Unter der Schirmherrschaft der Rheinisch-Westfälischen Akademie der Wissenschaften* (pp. 281–306). Wiesbaden: VS Verlag für Sozialwissenschaften. https://doi.org/10.1007/978-3-663-01719-6_20

- Regen, J. (1913). Ober die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. *Pflügers Archiv für die Gesamte Physiologie*, 155, 193–200.
- Saborido, C. (2014). New Directions in the Philosophy of Biology: A New Taxonomy of Functions. En M. C. Galavotti, D. Dieks, W. J. Gonzalez, S. Hartmann, T. Uebel, & M. Weber (Eds.), *New Directions in the Philosophy of Science*. New York: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-04382-1>
- Sakaluk, S. K., & Belwood, J. J. (1984). Gecko phonotaxis to cricket calling song: A case of satellite predation. *Animal Behaviour*, 32(3), 659–662. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80141-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80141-4)
- Schmitz, B., Scharstein, H., & Wendler, G. (1983). Phonotaxis in *Gryllus Campestris* L. (Orthoptera, Gryllidae). *Journal of Comparative Physiology A*, 152(2), 257–264. <https://doi.org/10.1007/BF00611190>
- Schöneich, S., & Hedwig, B. (2010). Hyperacute directional hearing and phonotactic steering in the cricket (*Gryllus bimaculatus* deGeer). *PLoS ONE*, 5(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015141>
- Schöneich, S., Kostarakos, K., & Hedwig, B. (2015). An Auditory Feature Detection Circuit for Sound Pattern Recognition. *Science Advances*, 8(4), 1–15. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500325>
- Simmons, P., & Young, D. (2010). *Nerve Cells and Animal Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511782138>
- Sober, E. (2000). *Philosophy of biology* (2^a ed., Vol. 1). Colorado-Oxford: Westview Press.
- Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct*. Oxford: Clarendon Press.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20(4), 410–433. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1963.tb01161.x>
- Tinbergen, N. (1989). *El Estudio del Instinto*. México: Siglo veintiuno editores.
- Walker, T. (1957). Specificity in the response of female tree crickets (Orthoptera, Gryllidae, Oecanthinae) to calling songs of the males. *Annals Entomological Society of America*, 50(6), 626–636. <https://doi.org/10.1093/aesa/50.6.626>
- Walker, T. (1964). Experimental Demonstration of a Cat Locating Orthopteran Prey by the Prey 's Calling Song. *The Florida Entomologist*, 47(2), 163–165. <https://doi.org/10.2307/3493290>
- Weber, T., Thorson, J., & Huber, F. (1981). Auditory behavior of the cricket - I. Dynamics of compensated walking and discrimination paradigms on the Kramer treadmill. *Journal of Comparative Physiology A*, 141(2), 215–232. <https://doi.org/10.1007/BF01342668>

- Wouters, A. (2005a). The function debate in philosophy. *Acta Biotheoretica*, 53(2), 123–151. <https://doi.org/10.1007/s10441-005-5353-6>
- Wouters, A. (2005b). The functional perspective of organismal biology. En T. A. . Reydon & L. Hemerik (Eds.), *Current Themes in Theoretical Biology: A Dutch Perspective* (pp. 33–69). Dordrecht: Springer. https://doi.org/10.1007/1-4020-2904-7_3
- Wouters, A. (2007). Design explanation: Determining the constraints on what can be alive. En *Erkenntnis* (Vol. 67, pp. 65–80). <https://doi.org/10.1007/s10670-007-9045-2>
- Zupanc, G. (2010). *Behavioral Neurobiology* (2^a ed.). New York: Oxford University Press.