
LA HETEROGENEIDAD DE CRITERIOS PARA LA ATRIBUCIÓN FUNCIONAL. ESTUDIO DE UN CASO

ANDREA OLMOS

ABSTRACT. HETEROGENEITY OF CRITERIA USED
FOR FUNCTIONAL ATTRIBUTION. A CASE STUDY.

The philosophical discussion around the concept of function led to the formulation of various definitions in terms of necessary and sufficient conditions. In this paper, I evaluate the adequacy of the most prominent philosophical proposals based on the evidence used for the attribution of functions in a case study of behavioral biology, and show how each proposed definition only partially accounts for the evidence appealed in this case. Considering these results, I suggest that the heterogeneity of criteria used for functional attribution could be symptomatic for the need to treat 'function' as a theoretical concept, based on the criteria of determination, and not on a definition in terms of necessary or sufficient conditions.

KEY WORDS. Functional attribution, systemic approach, etiological approach, fitness contribution approach, theoretical concept, definition, criteria of determination.

1. INTRODUCCIÓN

Las atribuciones de funciones son ubicuas en el lenguaje y en las explicaciones de la biología, y en la literatura filosófica mucho se ha discutido acerca de su significado y de su capacidad explicativa. En este marco surgieron diversas teorías filosóficas que pretendieron dar cuenta del concepto de función biológica (véase Saborido, 2014; Wouters, 2005, para una revisión).

El debate filosófico discurrió, en gran medida, en torno a la capacidad de cada teoría filosófica de dar cuenta de los múltiples aspectos de las atribuciones funcionales, tales como su dimensión teleológica y normativa, y de su capacidad de lidiar con objeciones y contraejemplos de distintos tipos. Sin embargo, a pesar de que cada propuesta filosófica implica un conjunto de condiciones de determinación para las atribuciones funcionales,

Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires, Argentina. /
andreaolmos@gmail.com.

poco trabajo se realizó para dar cuenta de los criterios que utilizan los biólogos en casos puntuales, a pesar de que ello podría ser iluminador acerca de la adecuación de cada propuesta para elucidar el concepto de función.

En este trabajo no intentaré discutir los detalles de las construcciones filosóficas acerca de las atribuciones funcionales, ni intentaré ofrecer una construcción filosófica propia que se ajuste a todas las aplicaciones del concepto de función en biología. Mi objetivo es más restricto y reservado: identificar los criterios de determinación para la atribución funcional en un caso particular de la biología, con el fin de evaluar la adecuación de las propuestas filosóficas más exitosas a la práctica científica. Dado que la discusión respecto al lenguaje funcional tiene muchas aristas y flancos diferentes, en este trabajo sólo me restringiré a la capacidad de los enfoques principales de elucidar los conceptos funcionales. Al seguir la perspectiva de Carnap (1950) acerca de la elucidación, en este trabajo evaluaré la adecuación de las elucidaciones filosóficas más prominentes sobre la base de su *similitud* al modo en el cual los científicos utilizan los conceptos funcionales. Según este criterio, las nociones funcionales utilizadas deben poder ser remplazadas por las propuestas elucidatorias, al menos en los casos no dudosos de aplicación del concepto. Sin embargo, no me basaré en el modo en que los científicos se refieren a su propia práctica, sino a los criterios que *de hecho* utilizan para la atribución funcional en el caso particular de la biología. Tales criterios suelen funcionar de manera implícita. Esta aclaración es importante, dado que los científicos tienden a considerar al lenguaje funcional como un mero modo de hablar del cual podrían prescindir. Veremos que esta idea que algunos biólogos tienen respecto a su propia práctica no es adecuada.

La estructura de este trabajo será la siguiente. En la sección 2 explicitaré el tipo de criterios para las atribuciones funcionales requeridos por los enfoques filosóficos más influyentes de la literatura acerca del tema. En la sección 3 me abocaré a reconstruir la evidencia utilizada por los biólogos para realizar atribuciones funcionales al comportamiento, utilizando como caso de estudio la investigación sobre la función del canto del grillo de campo (Orthoptera: *Gryllidae*), valiéndome de una serie de publicaciones científicas que abordaron esta cuestión y que serán señaladas en su debida ocasión. En la sección 4 extraeré las consecuencias que se siguen de este trabajo para el debate funcional en la filosofía de la biología, con relación a los enfoques aquí tratados, y en la sección 5 ofreceré algunas sugerencias positivas con relación al tratamiento filosófico del concepto de función. Por último, ofreceré algunas conclusiones generales.

2. LOS ENFOQUES FILOSÓFICOS ACERCA DEL CONCEPTO DE FUNCIÓN

Cada enfoque filosófico acerca de las nociones funcionales en biología ofrece una elucidación que pretende, de alguna manera, definir el concepto de función a partir de condiciones necesarias y suficientes para su aplicación. En este apartado reconstruiré las definiciones ofrecidas por los enfoques más prominentes de la literatura filosófica, así como las condiciones que tales definiciones requieren para la aplicación de su *definiendum*, para, en las secciones subsiguientes, evaluar su adecuación a la evidencia hallada en mi caso de estudio.

Dado que existen múltiples enfoques y diversas variantes de cada uno, aquí sólo ofreceré una clasificación acorde a las que se realizan usualmente y detallaré las condiciones generales que cada enfoque, tratado de una forma más o menos idealizada, requiere para la aplicación del concepto de función. Utilizando la clasificación de Wouters (2005), me centraré en el enfoque etiológico, el enfoque de contribución al *fitness* y el enfoque sistémico. A pesar de que existen otros enfoques, éstos suelen ser tratados como los más influyentes.

De manera general, el enfoque etiológico sostiene que las atribuciones funcionales son afirmaciones acerca del origen histórico de los rasgos biológicos, en particular, acerca de su pasado selectivo. Bajo esta perspectiva etiológica o de efecto seleccionado, la función de un rasgo es aquel efecto que fue seleccionado en el pasado, en los ancestros de los organismos que actualmente portan dicho rasgo, y que, por lo tanto, explica por qué el rasgo está presente en la población actual (Garson, 2016, 2017; Godfrey-Smith, 1994; Millikan, 1984, 1989; Neander, 1991a, 1991b; Wright, 1973, 1976). Al tomar la definición de Godfrey-Smith (1994) como representativa del enfoque etiológico (teniendo en cuenta los motivos de Buller, 1998, pp. 506–507), el concepto de función se define como sigue:

Un ejemplar de un rasgo *T* en un organismo *O* tiene la función de producir un efecto de tipo *E* sólo en el caso de que los ejemplares pasados de *T* hayan contribuido al *fitness* de los ancestros de *O*, mediante la producción de *E* y hayan sido seleccionados (por sobre rasgos alternativos) debido a esta contribución sobre el *fitness* de los ancestros de *O* (Godfrey-Smith, 1994).

Con esta definición, el enfoque etiológico se compromete con una serie de condiciones de aplicación del concepto (Buller, 1998, pp. 511–512):

T debe haber contribuido al *fitness* de los ancestros de *O* produciendo el efecto de tipo *E*.

T debe ser hereditario.

En algún punto de su historia evolutiva, debe haber habido selección para *T* debido a su producción de *E*.

En donde ET3 implica que:

Debe haber habido variación con respecto a *T* en algún punto de su historia evolutiva.

Los portadores de *T* deben haber tenido mayor *fitness* que los portadores de sus variantes debido a que *T* produjo *E*.

En pocas palabras, la definición del enfoque etiológico del concepto de función implica que el rasgo funcional debe ser hereditario, y debe haber contribuido al *fitness* de sus portadores en el pasado en mayor medida que sus variantes (Buller, 1998, pp. 511–512). En el caso de que este enfoque sea adecuado, la evidencia recolectada por los biólogos para atribuir funciones debe asimilarse a las condiciones que implica esta definición de función ¹.

Por su parte, el enfoque de contribución al *fitness* (Bigelow & Pargetter, 1987; Horan, 1989; Walsh, 1996), a pesar de apelar al concepto evolutivo de *fitness*, no apela a la etiología del rasgo para determinar sus funciones. Dentro de este enfoque, las funciones se identifican con disposiciones actuales de los rasgos a contribuir al *fitness* de los organismos que los portan. En términos de Bigelow y Pargetter (1987):

Algo tiene una función (biológica) justamente cuando confiere una propensión a la mejora en la supervivencia [*survival-enhancing propensity*] sobre la criatura que lo posee (1987, p. 192).

Horan (1989) ofrece una definición similar del concepto de función, pero distinguiendo entre funciones próximas y funciones últimas. Brevemente, la atribución de funciones últimas indica *que* el rasgo funcional incrementa el *fitness* de su portador, mientras que la atribución de funciones próximas indica *cuál* es el efecto del rasgo que genera tal incremento. En su ejemplo, afirmar que “la función de la monogamia es aumentar el *fitness*” es una atribución de una función última, mientras que la afirmación “la función de la monogamia es garantizar un adecuado aprovisionamiento de la cría” es una atribución de una función próxima. De un modo similar a Bigelow y Pargetter, Horan caracteriza a las funciones próximas en términos de una contribución a la propensión del organismo a sobrevivir y reproducirse:

El rol causal que juegan los rasgos con funciones próximas en la vida de los individuos es entonces mejor descrito en términos de una propensión a la supervivencia y reproducción que aquellos rasgos confieren (Horan, 1989, p. 141).

Entonces, dentro de este enfoque, las funciones (próximas) se definen por ser propiedades disposicionales de los rasgos que, en las condiciones adecuadas, mejoran la propensión del organismo a sobrevivir y/o reproducirse. Esta “propensión de los organismos a sobrevivir y reproducirse” es considerada por Horan como equivalente al *fitness* desde una visión propensionista, específicamente, en los términos de Mills y Beatty (1979),

en donde el *fitness* es entendido como una disposición probabilista que poseen los organismos a sobrevivir y reproducirse o a dejar una cantidad determinada de descendencia (aunque no lo logren de hecho). Entonces, según esta definición, las funciones son definidas por ser propiedades disposicionales de los rasgos que, en las condiciones adecuadas, mejoran el *fitness* de sus portadores.

Por supuesto, la discusión respecto a la naturaleza del *fitness* y, específicamente, la que existe alrededor de la interpretación propensionista del *fitness* excede por lejos los objetivos de este trabajo. Intentaré determinar, sin embargo, si es adecuado sostener que los criterios para la atribución de funciones son exactamente los mismos que los criterios para la determinación del *fitness*.

Existe cierto consenso en que el *fitness* puede determinarse de dos modos diferentes (Ginnobili, 2013; Rosenberg & Bouchard, 2009). Una posibilidad es estudiar las diferencias en el éxito reproductivo actual de los diferentes tipos de organismos de una población (estudios característicos de la genética de poblaciones, por ejemplo). Otra es a través de estudios de diseño, en donde se establecen las diferencias de éxito con los que diferentes organismos resuelven ciertos problemas ambientales (por ejemplo, mediante análisis por optimalidad). Justamente, los defensores del enfoque de contribución al *fitness* sostienen que su elucidación filosófica da cuenta de la determinación de atribuciones funcionales a partir de esta doble determinación del *fitness*. Así, si este enfoque cumpliera su objetivo de dar cuenta de toda atribución funcional de manera completa, estos dos tipos de estudios son los que deberíamos encontrar como evidencia para la atribución de funciones biológicas.

A diferencia de los enfoques anteriores, el enfoque sistémico aborda el concepto de función sin apelar a nociones evolutivas. Dentro de esta perspectiva (Craver, 2001, 2007; Cummins, 1975, 1983; Davies, 2001) las atribuciones funcionales no son afirmaciones históricas ni se relacionan con el *fitness* de los organismos. Aquí, las funciones se definen como aquellas subcapacidades de los sistemas o de sus partes que participan de una explicación de una capacidad del sistema que se pretende explicar.

Desde la formulación original de Cummins (1975), las funciones se definen dentro de este enfoque en el marco de una *explicación analítica* (o *análisis funcional*) de una capacidad de un sistema:

La estrategia analítica procede analizando una disposición Ψ de s en un número de otras disposiciones $\{\varphi_1 \dots \varphi_n\}$ pertenecientes a s o componentes de s de tal manera que manifestaciones programadas de $\{\varphi_1 \dots \varphi_n\}$ resulta en o equivale a Ψ (Cummins, 1975, p. 759).

Dentro de esta explicación, las funciones se identifican con aquellas subcapacidades que permiten explicar la capacidad *explanandum* Ψ :

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).

La versión actual más influyente de la perspectiva sistémica, a saber, la propuesta mecanicista (Craver, 2001, 2007; Machamer, Darden, & Craver, 2000), sostiene que las atribuciones funcionales (o la identificación de roles funcionales) se realizan en el marco de una explicación constitutiva o componencial de una capacidad Ψ . Tal explicación consiste en describir el *mecanismo* subyacente al fenómeno Ψ , en donde los mecanismos son entendidos como “colecciones de entidades y actividades organizadas en la producción de cambios regulares desde condiciones iniciales hasta condiciones de terminación” (Craver, 2001, p. 58). Bajo esta perspectiva, la estrategia analítica se aplica al fenómeno *explanandum* Ψ en orden de describir el mecanismo subyacente que lo compone. En este contexto, los roles funcionales se identifican con aquellas subcapacidades o actividades $\{\phi_1 \dots \phi_n\}$ de las entidades *constitutivamente relevantes* del mecanismo subyacente al fenómeno Ψ (Craver, 2007, p. 129). Aquí, la noción de *relevancia constitutiva* es la que fundamenta la atribución de roles funcionales, en tanto es la que establece qué partes, qué actividades y qué características organizacionales del mecanismo son las que explican adecuadamente el fenómeno Ψ . La relevancia constitutiva de un rol funcional para dar lugar al fenómeno *explanandum* se establece mediante lo que Craver denomina experimentos internivel (de interferencia, de estimulación y de activación) basados en la mutua manipulabilidad entre el *explanans* y el fenómeno *explanandum* (Craver, 2007, sec. 8.3) ².

Todos estos enfoques, al ofrecer *definiciones* del concepto de función, implican que el lenguaje funcional es eliminable, en tanto cada aparición del término funcional podría ser remplazada por su definición en términos no funcionales. Tales definiciones implican, asimismo, que cierta evidencia, y sólo cierta evidencia, es relevante para la atribución de funciones biológicas. Si tal evidencia no fuera relevante, o si más evidencia de la que la definición implica lo fuera, entonces la definición no sería adecuada, y el lenguaje funcional no sería eliminable, al menos en los términos que la definición establece. En este sentido, cada enfoque, o cada definición, se presenta como la que logra dar cuenta por sí misma de todo el lenguaje funcional de la biología o, al menos, de una parte de ella ³.

En el siguiente apartado tomaré una atribución funcional de la biología, y clasificaré los distintos tipos de evidencia utilizados por los biólogos para realizar dicha atribución, con el fin de evaluar la adecuación de las definiciones filosóficas a la práctica biológica.

3. RECOLECCIÓN DE EVIDENCIA: LA FUNCIÓN DEL CANTO DEL GRILLO

En este apartado me abocaré a la tarea de identificar los distintos tipos de criterios utilizados por los biólogos para establecer la función del comportamiento. En esta ocasión tomaré un caso particular de la literatura científica: la función del canto de llamada de los grillos (Orthoptera: *Gryllidae*). La razón por la cual el estudio de un único caso puede ser relevante para la discusión general se encuentra fundamentada en el hecho de que este es lo que Kuhn caracterizaría como un “ejemplar paradigmático” (Kuhn, 2006) de la etología. En este sentido, es fácilmente extrapolable a muchos otros casos. Para realizar esta tarea, me valdré de los trabajos de Richard Alexander (Alexander, 1957, 1960, 1961, 1967), los cuales se encuentran dedicados a recopilar las funciones que cumplen los cantos de los ortópteros y los cicádidos en general, y de los grillos en particular, así como la evidencia existente para sostener dichas atribuciones funcionales. Estos trabajos son ilustrativos del modo en el que los biólogos atribuyen funciones a los comportamientos y qué tipo de evidencia utilizan para hacerlo.

Comenzando por la atribución funcional en sí misma, Alexander sostiene que estos cantos:

Funcionan al acercar a los machos y hembras adultas (al menos en algunas especies), ya sea por (1) hacer que la hembra se mueva hacia los machos (grillos), (2) hacer que la hembra haga un sonido que atraiga a la macho y le permite localizarla (saltamontes con cara inclinada), o (3) causando la congregación de un gran número de machos y hembras (cigarras). El conocimiento de estas funciones causó que nombres tales como “llamadas” y cantos “congregacionales” se apliquen a estos sonidos (Alexander, 1957, p. 102).

De este modo, la función que se atribuye al canto de llamada de los grillos es un efecto especial del mismo: *hacer que la hembra se mueva hacia los machos*. Dicha respuesta de aproximación hacia la fuente de sonido suele ser denominada “fonotaxis”, por lo que la función de los cantos de los grillos también puede ser descrita como la de causar la fonotaxis en las hembras conespecíficas. En los subapartados subsiguientes describiré la evidencia identificada para esta atribución funcional en los trabajos de Alexander, clasificada en (1) observacional, (2) experimental, (3) comparada y (4) evolutiva ⁴.

3.1. EVIDENCIA OBSERVACIONAL

La primera aproximación que posee el biólogo al comportamiento suele ser la observación directa del mismo en la situación natural en la que ocurre. En su indagación sobre la función de los sonidos de los ortópteros, Alexander apela a una gran cantidad de observaciones realizadas en el campo y en el laboratorio, por él mismo y por otros investigadores.

En el caso de los cantos de llamada de los grillos de campo, el comportamiento observado es descrito por Alexander a partir de diversos aspectos

tos, los cuales son acordes a los utilizados por los etólogos para describir los patrones de comportamiento. Tomando la clasificación de Drummond (1981), los aspectos utilizados por Alexander para describir al comportamiento pueden clasificarse en: (i) la localización en el espacio del animal; (ii) su topografía física; (iii) sus propiedades intrínsecas (tales como cambios de color, descargas eléctricas, etc.), y (iv) los efectos físicos sobre el entorno. Así (i) Alexander afirma que los machos adultos suelen permanecer en las cercanías de sus madrigueras (Alexander, 1961), desde donde producen su canto de llamada.

Como en la mayoría de los Tettigoniidae y Gryllidae cantores, los machos de los grillos de campo tienden a espaciarse en el campo, y a permanecer en un sitio toda su vida adulta. Una larga parte del tiempo, tanto de día como de noche, producen el canto de llamada o canto solitario (Alexander, 1957, p. 104).

En sus descripciones, Alexander también incluye las condiciones bajo las cuales los machos adultos cantan, tales como la temperatura ambiental, la intensidad de la luz y el momento del día, las condiciones climáticas generales, la actividad de otros animales, etc. (Alexander, 1960, pp. 41-45). En cuanto a (ii) la topografía física del animal, Alexander describe el mecanismo de producción del canto (el mecanismo estridulatorio) a partir de la forma de las estructuras involucradas (la tegmina y la lima) y su movimiento con relación a las demás estructuras.

Los sonidos de los grillos de campo son producidos por la vibración de la tegmina, o alas delanteras. Mientras la tegmina es cerrada, una fila transversal de dientes diminutos (lima) en el lado inferior del tegmen superior cerca de su base es raspada por una estructura de bordes filosos que sobresale dorsalmente (raspador) en el borde medio del tegmen inferior. En el canto de llamada, la tegmina se sostiene en un ángulo de 45° del cuerpo; en el [canto] de cortejo se bajan y se inclinan como un techo sobre el abdomen (Alexander, 1957, p. 104).

En cuanto a (iii) las propiedades intrínsecas, el canto en sí mismo suele estar caracterizado a partir de su estructura sonora. Cada tipo de canto de cada especie de insecto posee una estructura propia que permite distinguirlo, y Alexander (1957, 1960, 1961, 1962) realizó diversas grabaciones de los cantos, que en sus publicaciones las exhibe en forma de espectogramas que manifiestan su estructura característica. Así, por ejemplo, el canto de llamada de los grillos de campo está compuesto típicamente por chirridos de 3-4 pulsos, repetidos a una tasa determinada (véase figura 1).

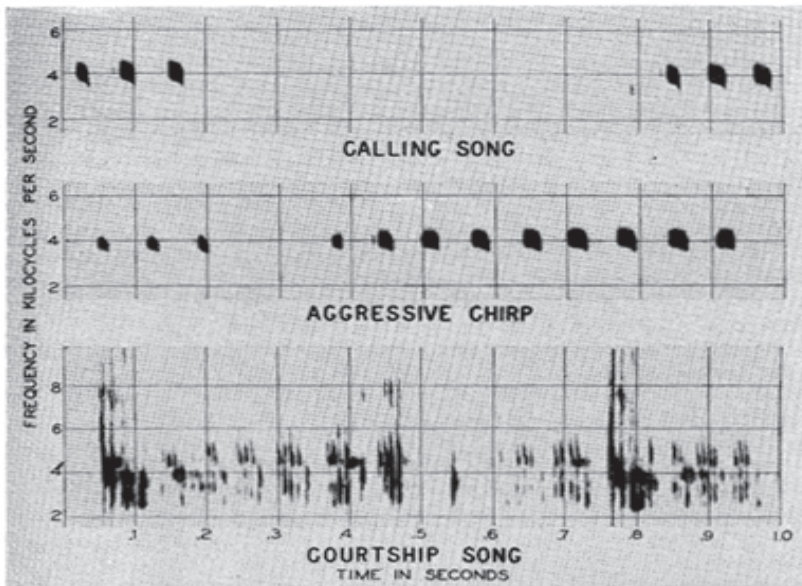


FIGURA 1. Las tres señales auditivas básicas de los grillos de campo, ilustradas por espectrogramas de las grabaciones de *Achetia firmus* (Alexander, 1960, p. 57).

Por otra parte, Alexander también incluye (iv) los múltiples efectos que este canto tiene sobre otros individuos. Con relación a los efectos sobre el comportamiento de la hembra que produce el canto de llamada, Alexander afirma que:

Este sonido afecta el comportamiento de una hembra sexualmente receptiva en los siguientes aspectos: 1) ella se orienta hacia la fuente del sonido con un alto grado de precisión y 2) ella se mueve de una manera constante en una línea bastante recta (si no hay obstrucciones) hacia la fuente del sonido (Alexander, 1960, p. 63).

Sin embargo, este no es el único efecto que posee el canto de llamada. Así, aunque “la función básica del canto de llamada de los machos es en todo caso la atracción de hembras sexualmente receptivas” (Alexander, 1960, p. 50), el canto de llamada posee una variedad de efectos adicionales que dificultan la identificación de su función o, tal como manifiesta Alexander, “hace de ésta una señal difícil de etiquetar” (Alexander, 1960, n. 3).

Existe evidencia de que bajo diferentes circunstancias los sonidos de llamada de los grillos machos pueden (a) atraer predadores; (b) atraer hembras; (c) ac-

tuar como un depresor de la locomoción (a altas intensidades) para las hembras; (d) causar chirridos agresivos y otras acciones agresivas; (e) estimular el llamado de otros machos; (f) inhibir la llamada de otros machos, y (g) causar que otros machos se alejen (Alexander, 1967, p. 499).

Por último, el comportamiento (tanto en su forma como en sus efectos) no es observado en forma aislada. Alexander pretende dar cuenta de la función de los diversos sonidos producidos por los ortópteros y los cicádidos, y en sus observaciones intenta establecer una relación entre la secuencia de comportamientos observados y sus sonidos asociados.

Tales secuencias son representadas mediante gráficos como el de la figura 2.

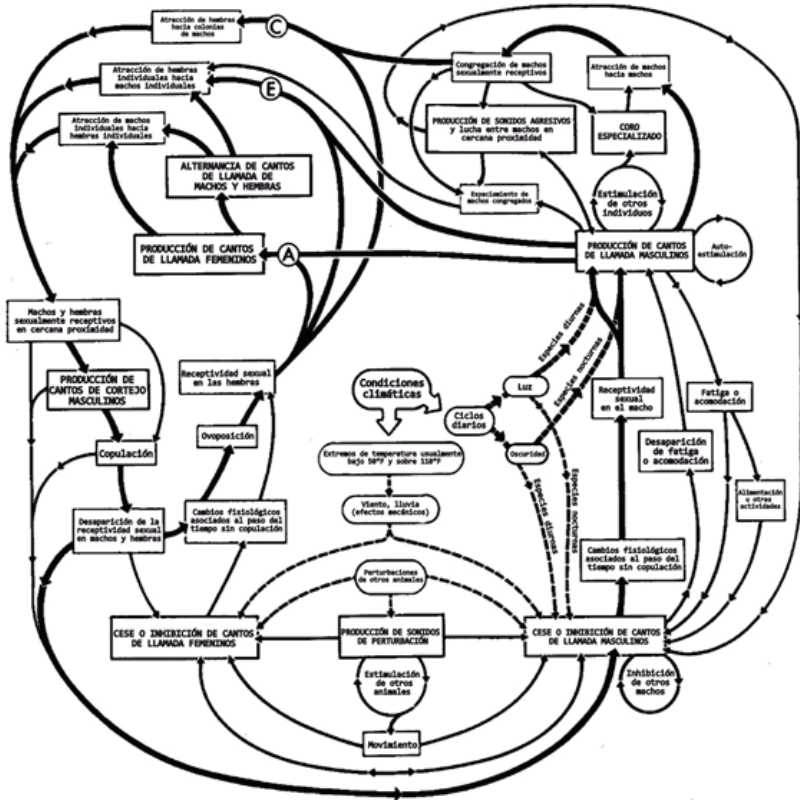


FIGURA 2. Una representación diagramática de las secuencias y ciclos comportamentales asociados con la comunicación sonora en Orthoptera y Cicadidae. Las líneas gruesas indican las secuencias más importantes, y los símbolos (C), (E) y (A) designan las secuencias más características de los Cicadidae, Ensifera y Acridinae, respectivamente (Alexander 1960, p. 41).

En este diagrama, la producción de sonidos de llamada por parte de los machos (arriba a la izquierda, en el gráfico) produce, en el caso de los ensíferos (suborden de los grillos) la atracción de las hembras hacia los machos. Si uno continúa la secuencia indicada por el gráfico, todo ello decanta, mediante la ocurrencia de una serie de eventos intermedios, en la copulación de los sexos y la ovoposición.

En resumen, la evidencia observacional para la atribución funcional involucra la descripción del comportamiento, tanto en lo que respecta a: (i) la localización en el espacio del animal; (ii) su topografía física; (iii) sus propiedades intrínsecas; (iv) los efectos físicos sobre el entorno, y (v) su relación con otros comportamientos.

3.2. EVIDENCIA EXPERIMENTAL

Alexander (1960, 1967) menciona una gran cantidad de evidencia proveniente de estudios de laboratorio realizados sobre diversas especies y órdenes de insectos. En el caso de los estudios experimentales realizados sobre los cantos de llamada de los ortópteros, la efectividad del canto de llamada para provocar la respuesta fonotáctica en las hembras fue probada aislando los cantos de llamada de otras variables (reproduciendo grabaciones naturales y/o artificiales mediante altavoces), y midiendo la respuesta fonotáctica de las hembras (el número de respuestas positivas y negativas ante ese estímulo). Aparentemente, el primer experimento diseñado con este fin fue el de Regen (1913), quien mostró que las hembras de grillo (*Gryllus campestris*) podían ser atraídas por el canto de un macho transmitido a través de un receptor telefónico, aislando, de este modo, otras variables que podrían influir en su respuesta, tales como estímulos visuales, táctiles o químicos. De un modo un poco más sofisticado, Walker (1957) logró mostrar que los cantos de los machos atraen a hembras de la *misma* especie, y no de otras especies, y notó incluso que las diferencias entre los cantos de las distintas especies radicaban principalmente en la tasa de sílabas por segundo que poseían.

Nótese que estos experimentos sólo exhiben una relación existente entre el rasgo (el canto de llamada o alguna de sus propiedades) y uno de sus efectos (la atracción de hembras). Del mismo modo, se ha mostrado experimentalmente que los cantos de llamada provocan también, por ejemplo, la atracción de ciertos predadores o parásitos (Bell, 1979; Cade, 1975; Sakaluk & Belwood, 1984; Walker, 1964) pero no se dice que tal efecto sea su función. Así, aunque es relevante para la atribución funcional, la demostración experimental de que el canto es suficiente para la producción de cierto efecto no es en sí misma suficiente para afirmar que tal efecto es su función.

Otros experimentos se han orientado en el sentido opuesto; intentan mostrar que el canto es condición necesaria para el efecto de aproxima-

ción. En esta dirección se halla, por ejemplo, el experimento realizado por Duijm y van Oyen (1948), quienes mostraron que las hembras de chicharra alicorta (*Orthoptera: ensífera*) son atraídas por machos cantores ocultos, pero no por machos que han sido silenciados mediante el pegado de sus alas. De este modo, se infiere que el movimiento de las alas (necesario para la estridulación y el canto) es necesario para la atracción de hembras. Sin embargo, nuevamente, mostrar que un rasgo es necesario para un efecto no es suficiente para mostrar que ese efecto es la función del rasgo, en tanto uno podría mostrar que los cantos de llamada son condición necesaria para la atracción de predadores o parásitos y aun así no afirmar que tal es la función del canto.

Por supuesto, esto no implica que tales estudios no sean relevantes. Evidentemente juegan un rol fundamental para la atribución funcional (y Alexander lo juzga así). Más adelante volveré sobre esta cuestión de la naturaleza de la atribución funcional, en ausencia de criterios necesarios y suficientes para la aplicación del concepto de función.

3.3. EVIDENCIA COMPARADA

Alexander ofrece una gran cantidad de comparaciones en torno a los efectos que producen estos sonidos en distintas clases de insectos. En este contexto, otro tipo de evidencia utilizada por Alexander para el establecimiento de la función del canto de llamada en los grillos es la evidencia proveniente de la comparación de los efectos de aproximación que posee este comportamiento (y otros) en distintos tipos de insectos. Para ello, por un lado, Alexander tiene en cuenta los sonidos con efectos de aproximación sobre las hembras que presumiblemente son rasgos homólogos, en los tetigonideos (saltamontes) y en los gríllidos (grillos) (*Orthoptera: ensífera*).

Por otro lado, Alexander también tiene en cuenta el rol de estos sonidos en animales en los cuales estos sonidos (y sus aparatos de producción) no constituyen rasgos homólogos con los ensíferos, sino análogos (por ejemplo, en los cicádidos y en ciertos crustáceos) (Alexander, 1967, p. 508). Asimismo, Alexander considera 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 (*Culcidae*, *Ceratopogonidae*, *Trogidae*) o por hembras y machos en alternancia (*Acridinae*, *Tettigoniidae*, *Curculionidae*). Más aún, Alexander menciona evidencia proveniente de otros tipos de señales que tienen el mismo efecto de aproximación en otros grupos de insectos: estímulos odoríferos en los lepidópteros; estímulos visuales (patrones de color, patrones de movimiento en el vuelo) en ciertos dípteros; ritmos de intermitencia en la luz emitida por ciertos coleopteros, etc. (Alexander, 1967, p. 508). Nótese que en estos casos la evidencia comparada es heterogénea, entre especies de insectos de distintos órdenes, y con respecto a rasgos que no son similares (patrones de color,

intermitencias de luz, etc.) sino sólo con respecto a su efecto de formación de las parejas reproductivas.

3.4. EVIDENCIA EVOLUTIVA

La evidencia evolutiva apelada por Alexander (1962, 1967) podría decirse que es indirecta, en el sentido de que requiere de la atribución funcional establecida previamente para luego aplicar una explicación evolutiva que dé cuenta de ella. Aquí, la explicación evolutiva podría operar reforzando la atribución funcional, en tanto la presupone, y ofrece una explicación plausible de su origen. Esto puede verse en Alexander dos ocasiones.

En primer lugar, cuando Alexander intenta reconstruir la historia evolutiva de los cantos de llamada, realiza diversas comparaciones entre organismos emparentados, tanto en aspectos estructurales como funcionales. Así, por ejemplo, dado que el aparato de producción del canto (el aparato estridulatorio), el aparato auditivo, y los cantos de llamada, son atributos compartidos por los gríllidos y los tetigonideos (1962, pp. 450–451), Alexander (1962) afirma que todos los grillos estridulantes (alrededor de 2,000 especies) deben ser descendientes de una misma especie que vivió hace alrededor de 150 millones de años (Alexander, 1962, p. 443). En esta especie ancestral el canto de cortejo habría evolucionado en el canto de llamada, sobre la base de la siguiente evidencia (Alexander, 1962, pp. 451–452):

Con respecto a las interacciones macho-hembra, estos dos cantos difieren sólo cuantitativamente en su principal *función*: el canto de llamada atrae a la hembra desde distancias lejanas; el canto de cortejo la atrae desde una corta distancia.

La diferencia *funcional* cuantitativa entre el cortejo y la llamada está relacionada con diferencias cuantitativas estructurales. En las especies con los cantos de cortejo más simples, los cantos de cortejo difieren de las de llamada principalmente en intensidad y duración. El macho trina continuamente cuando llama, y trina brevemente, con interrupciones erráticas, cuando corteja. La intensidad y la duración son características que afectan primariamente el rango y la redundancia, los dos atributos que tendrían que ser mejorados si una señal de corto alcance fuera transformada o ampliada para incluir una función exitosa de largo alcance.

La llamada y el cortejo están relacionados fisiológicamente en el macho: un macho llamando está “preparado” [*primed*] para el cortejo (requiere menos estímulos precisos o elaborados para empezar a cortejar que en otras situaciones). Él no empieza a llamar hasta que está preparado para cortejar y copular, y un macho cortejando pasará a llamar muy frecuentemente si su cortejo es interrumpido por la partida de la hembra.

Nótese el carácter de esta evidencia. (1) Establece una diferencia *funcional* (actual) entre los cantos de cortejo y los cantos de llamada, principalmente, la distancia o el alcance. (2) Establece que dichas diferencias

funcionales (actuales) se corresponden con ciertas diferencias estructurales (actuales) de los sonidos, esto es, la intensidad y la duración. (3) Establece una relación (actual) entre el comportamiento de llamada y de cortejo, en tanto se influyen causalmente entre sí. En virtud de dicha evidencia, Alexander afirma que:

Creo que hubo una selección por un incremento en la ritmicidad, intensidad y duración en el canto de cortejo original (una o muchas veces, esto hace poca diferencia) porque esas características mejoraban la función de cortejo en sí misma, mediante el incremento en la consistencia, rango y redundancia. Eventualmente, mediante este tipo de cambio, este canto debió haberse vuelto operativo a tales distancias que a veces era ventajoso (esto es, en algunas instancias o en algunas especies) para el macho estridular sin contacto con la hembra, y a veces era ventajoso para la hembra ser atraída al escuchar esos sonidos cuando no estaba en contacto con el macho de otro modo. De este modo, la función de llamada, en la forma aproximada que asume hoy en día, podría haber evolucionado (Alexander, 1962, p. 452).

De este modo, para Alexander, el origen de los cantos de los ortópteros se encuentra asociado al cortejo de este grupo de insectos. Esto es, el “primer canto” habría sido una señal de cortejo, cuya función era promover la asunción de la posición copulatoria en la hembra (Alexander, 1962). A partir de esta señal habría evolucionado nuestro canto de llamada, el cual, debido a ciertos cambios en la estructura y las propiedades auditivas del canto de cortejo (la intensidad, la duración y la ritmicidad) habría tenido un nuevo efecto ventajoso sobre los organismos, a saber, la atracción de hembras a distancias mayores, y este sería el origen de la función de atracción del canto de llamada. Nótese que esta historia adaptativa requiere de la atribución funcional establecida previamente. La historia es acerca del origen histórico de la función del canto, y requiere de su establecimiento previo, en tanto parte de la evidencia utilizada para reconstruir dicha historia es la comparación de la estructura y la función de los cantos en especies actuales emparentadas. Esto tendrá consecuencias importantes sobre la adecuación del enfoque etiológico, que explicitaré en la siguiente sección.

En segundo lugar, Alexander nota en diversas ocasiones (Alexander, 1957, 1960, 1967) que los cantos de llamada de diferentes especies de grillos, en especial aquellas que son similares y simpátricas, son diferentes estructuralmente. Dicho fenómeno, para Alexander, puede explicarse apelando a la selección natural, en especial, a la selección para el aislamiento reproductivo. Así, por ejemplo, Alexander (1967) afirma que:

Los eventos usuales del comportamiento sexual, en orden, son la formación de parejas, el cortejo, la copulación (o, mejor, inseminación) y, a veces, el mantenimiento de la pareja para inseminaciones adicionales.

Aparte de la influencia de predadores, la acción selectiva sobre tales eventos puede ser vista únicamente como un asunto de maximizar la eficiencia de la secuencia dentro de la especie —esto es, disminuir el porcentaje de individuos sin pareja y el porcentaje de abortos prematuros de encuentros sexuales significativos (la cantidad de tiempo y energía perdidos). Pero, para cualquier especie, la naturaleza particular de las unidades individuales de la secuencia puede ser explicable sólo en el contexto del aislamiento reproductivo, en otras palabras, sólo en relación con la naturaleza de la misma unidad en el comportamiento de otras especies viviendo en la misma área y lo suficientemente parecidas como para ser potencialmente confusas para los animales mismos. Si dos especies similares viven juntas el tiempo suficiente, parece probable que los eventos que ocurren tempranamente en la secuencia sexual con el tiempo se diferencien lo suficiente de tal manera que operen como un mecanismo de aislamiento reproductivo sin tener en cuenta la naturaleza de la diferencia original que hizo al entrecruzamiento o la interacción entre especies deletéreo. Entonces, las diferencias en la forma de formación de parejas prevendrían interacciones deletéreas entre especies similares más efectivamente (esto es, involucrando menos gasto de tiempo y energía) que, digamos, diferencias en el cortejo; las diferencias en el cortejo, a su vez, serían más eficientes que las barreras mecánicas para la copulación. Como resultado, la selección debe continuar para promover la divergencia en las señales de formación de parejas (o señales de agregación) (Alexander, 1967, pp. 507-508).

De este modo, sugiere Alexander, las *diferencias* en los cantos de llamada de las especies simpátricas, y en las señales de agregación en general, pueden tener la función de evitar la hibridación o el entrecruzamiento de especies, operando como mecanismos de aislamiento reproductivo. Debido al cumplimiento de esta función, la selección natural habría actuado “para promover la divergencia en las señales de formación de parejas”. De aquí deben notarse dos cosas. En primer lugar, nuevamente, el hecho de que exista una hipótesis evolutiva acerca del origen de la función podría operar como parte de la evidencia sobre la que se sostiene dicha atribución funcional (establecida previamente). En segundo lugar, la idea de que las diferencias en los cantos y las preferencias de las hembras tienen la *función* de evitar la hibridación presupone, al mismo tiempo, que tales cantos cumplen alguna función dentro de la reproducción de los insectos. Si no tuvieran una función dentro de la reproducción de los insectos (la formación de parejas) sus diferencias no podrían funcionar como barreras reproductivas, ni haber sido seleccionadas por el cumplimiento de dicha función. Aquí, nuevamente, la atribución funcional es previa a la especificación del mecanismo evolutivo que le dio origen.

4. CONSECUENCIAS SOBRE LOS ENFOQUES FILOSÓFICOS

Como puede verse a lo largo de los apartados anteriores, la evidencia apelada por Alexander para realizar la atribución funcional no sólo es heterogénea, sino que no se encuentra clasificada o segmentada de la forma en la que la expuse anteriormente. Alexander apela a toda ella en conjunto, en su intento de comprender las distintas funciones que cumplen los cantos de los insectos. Dicho esto, y clasificada la evidencia apelada por Alexander, es posible obtener algunas consecuencias para los enfoques filosóficos presentados anteriormente.

Comenzando por el enfoque sistémico, es notorio que la evidencia observacional y experimental tomada por Alexander se adecua a lo que este enfoque considera relevante para la atribución funcional. En primer lugar, la observación y descripción del comportamiento en su entorno natural, y en el contexto de otros comportamientos, llevó a la aplicación de un tipo de “análisis funcional” en el cual la secuencia de comportamientos observados conforma un ciclo reproductivo. Esto es, la secuencia de comportamientos fue tratada como un análisis funcional de la reproducción de estos insectos, lo cual asignó un rol funcional a cada patrón de comportamiento particular. Nótese que aquí la dirección del análisis es inversa a la considerada por el análisis sistémico: no es *top-down* (de la capacidad explicada—la reproducción— a las subcapacidades *explanans*), sino *bottom-up* (del conjunto de subcapacidades *explanans* a la capacidad que explican, y que les otorga su rol funcional). En favor del enfoque sistémico, el tratamiento de esta secuencia comportamental como un sistema funcional para la reproducción de los insectos es un tipo de evidencia sobre la que se basó la asignación de la función de atraer hembras al canto, entre otras atribuciones funcionales.

En segundo lugar, se encuentra la realización de experimentos internivel, los cuales, dentro del mecanicismo, prueban la relevancia constitutiva de los elementos del mecanismo para el comportamiento del mecanismo como un todo y, de este modo, constituyen un importante tipo de evidencia para la atribución de roles funcionales a los componentes del mecanismo (véase sección 2). En los experimentos realizados sobre los grillos, con el fin de probar la relevancia del canto para provocar la aproximación de las hembras y, así, para la formación de una pareja reproductiva, los experimentadores realizaron pruebas de estimulación y de interferencia similares a los descritos por Craver. En los experimentos de estimulación, se intervino aislando el canto natural de otras variables (o bien produciendo un canto artificial) en orden de probar su efectividad para causar el comportamiento fonotáctico de las hembras y, así, su relevancia para formar una pareja reproductiva. En los experimentos de interferencia se intervino desactivando el mecanismo estridulador de los machos, para probar que es un componente necesario para causar la aproximación de las hembras,

y nuevamente, su relevancia para la formación de parejas. Es decir, el análisis sistémico parece dar cuenta, en cierta medida, de algunos aspectos de la atribución funcional, en el caso de estudio propuesto. Sin embargo, este no es el único tipo de evidencia a la que Alexander apela para la atribución funcional.

Como mostré en la sección 3.3., Alexander se basa en diversas comparaciones entre comportamientos para comprender sus funciones, tanto entre organismos emparentados (en donde los cantos son probablemente homologías, esto es, similitudes que se explican por ancestría común) como no emparentados (en donde las señales de aproximación son probablemente homoplasias, esto es, similitudes que se explican por convergencia o paralelismo evolutivo). A pesar de su relevancia para las atribuciones funcionales, la evidencia comparada no ha gozado de tratamiento filosófico dentro del debate funcional, a excepción del espacio que le otorga Horan (1989) en la formulación de hipótesis funcionales (y en su apoyo inductivo). La relevancia de las comparaciones entre organismos no emparentados, según Horan, consistiría en

discernir las similitudes en patrones de comportamiento diversos que puede entenderse que tienen la misma función próxima con respecto a una variable ecológica común” en donde “el factor ecológico común es utilizado para identificar la función próxima del patrón de comportamiento que permite a los individuos adaptarse a ese aspecto de su ambiente (Horan, 1989, p. 150).

En el caso de los grillos de campo, la comparación del canto de llamada con otras señales que poseen el mismo efecto de aproximación en las hembras (y esta es su similitud) contribuiría a identificar su función próxima (la atracción de las hembras), en tanto todos responderían a la necesidad de formar parejas sexuales entre conespecíficos. En el caso de la comparación con organismos emparentados, las similitudes halladas podrían tratarse de la misma manera, pero en donde la teoría del origen común podría otorgar apoyo adicional a la atribución funcional particular. Al considerar la importancia de la biología evolutiva para la atribución funcional, suele apelarse a la selección natural como la única teoría evolutiva relevante (tanto en el enfoque etiológico como en el de contribución al *fitness*). Resulta interesante mostrar que el papel de la biología evolutiva podría ser más amplio que el otorgado en dichos enfoques, en el sentido de que la determinación de homologías con base en la teoría del ancestro común también parece jugar un papel en las atribuciones funcionales.

Examinemos ahora a la adecuación de los enfoques que consideran que la atribución funcional se reduce de algún modo a la biología evolutiva. En lo que respecta al enfoque etiológico acerca de las funciones, es importante señalar que si bien Alexander da importancia al estudio del modo en que el rasgo en cuestión evolucionó por selección natural, la atribución

funcional no surge sólo de esta reflexión, sino que, más bien, la presupone. En efecto, como mostré en la sección 3.4., parte de la evidencia que utiliza Alexander para resolver la cuestión de la evolución del canto de llamada es la atribución de las funciones establecidas previamente. Esto es, para comprender los caminos evolutivos que habría seguido el canto, primero atribuyó las funciones respectivas. De hecho, Alexander mismo considera que para entender los cambios evolutivos sucedidos en tales cantos es preciso conocer, primero, el tipo de funciones que cumplen dichos cantos:

Necesitamos primero entender las clases de señales, tanto estructural como funcionalmente, que los grillos poseen. Luego necesitamos tener alguna idea de la clase de acústico que fue el primer grillo (o algún grillo temprano), y necesitamos conocer cómo las diversas clases estructurales y funcionales de señales de los grillos están relacionadas, cómo nuevas funciones han evolucionado, y cómo la estructura ha cambiado para acomodarse a nuevas funciones (Alexander, 1962, p. 444).

Si la atribución funcional fuera equivalente a una afirmación acerca del origen evolutivo de los rasgos funcionales, como afirma el enfoque etiológico, dicha atribución funcional no podría ser evidencia de la evolución de dichos rasgos. Y, como acabamos de ver, la atribución funcional es parte de la evidencia que toma Alexander para establecer un posible camino evolutivo. Esto es evidente en dos ocasiones: cuando Alexander intenta comprender el origen del canto de llamada, como cuando explica las diferencias interespecíficas en los cantos. En el primer caso, la atribución funcional fue parte de la evidencia apelada por Alexander para reconstruir la historia de los cantos, en tanto sus comparaciones se realizaron no sólo sobre la base de datos estructurales, sino sobre las funciones de los diferentes cantos, en los grillos y en otros organismos emparentados. En el segundo caso, el hecho de que diferentes especies posean diferentes cantos se explica a partir del hecho de que el canto tiene una función como barrera reproductiva, lo cual podría haber sido favorecido por un proceso selectivo. Nótese que es necesario establecer previamente la función del canto para que éste pueda operar como una barrera reproductiva que pueda haber sido seleccionada. En ambos casos, el hecho de que se pueda ofrecer una explicación evolutiva de tales funciones podría operar como evidencia indirecta de las funciones que cumplen, o como una heurística para su determinación, sin que esto implique que la explicación evolutiva se identifique con la atribución funcional. Al contrario, las atribuciones funcionales parecen ser previas a la reconstrucción de su origen evolutivo (Caponi, 2010, pp. 58-59, señala el mismo punto) y al ser así, no pueden presuponerlo. Por ello, el enfoque etiológico, a pesar de estar fundado en una intuición correcta acerca de la relevancia de la selección natural para las atribuciones funcionales, no acierta en dar cuenta de la dinámica que

existe entre la biología evolutiva y las atribuciones funcionales. El error de identificar la atribución funcional con una afirmación acerca del pasado selectivo ya era reconocido por el propio Nikolaas Tinbergen:

Para aquellos que argumentan que la única función de los estudios sobre el valor de la supervivencia es fortalecer la teoría de la selección natural, me gustaría decir: incluso si los animales de hoy en día fueran creados como lo son ahora, el hecho de que logren sobrevivir plantear el problema de cómo lo hacen (Tinbergen, 1963, p. 423).

Si consideramos el otro modo en que la biología evolutiva podría relacionarse con la atribución funcional, como sostiene el enfoque de contribución al *fitness*, a través de la aplicación del concepto de *fitness* actual, lo que deberíamos esperar es que la atribución funcional fuese equivalente a la determinación del *fitness* de los organismos. Como veíamos, existen dos modos en los que el *fitness* puede determinarse. En el primer modo, correspondiente a los estudios característicos de la genética de poblaciones, se realizan inferencias estadísticas sobre la supervivencia y la reproducción diferencial en una población. En este caso específico, Alexander nunca apelo a estudios de muestro característicos de la genética de poblaciones, y podría sostenerse que no es algo que suelen realizar los biólogos funcionales.

La cuestión se torna un poco más compleja si se toma en consideración el segundo modo de determinación del *fitness*, a través de estudios de diseño. Tal como los mismos defensores de la interpretación propensionista del *fitness* sostienen (Beatty, 1980; Brandon & Beatty, 1984; Mills & Beatty, 1979; Millstein, 2016), este tipo de determinación suele realizarse en el marco de los llamados "modelos de optimalidad" (McNamara, Houston, & Collins, 2001; Parker & Smith, 1990), aunque no existe acuerdo en la filosofía de la biología acerca de cómo tales modelos se relacionan con el *fitness*, y no puede ser una meta de este trabajo dilucidar tal relación (véase Bolduc & Cézilly, 2012; Ginnobili & Roffé, 2017; Orzack & Sober, 1994a, 1994b; Pottochnik, 2009; Rice, 2012 para un tratamiento de la cuestión). La cuestión que nos concierne es si, en este caso, para realizar la atribución funcional al canto se utilizaron modelos de optimalidad, y si tales modelos fueron utilizados, a su vez, para determinar el *fitness*. La dificultad en elucidar esta cuestión reside en que en muchos casos los estudios de optimalidad que permiten determinar el *fitness* también permiten identificar funciones sin que tales roles se identifiquen. En este caso, los estudios experimentales antes citados podrían ser ejemplos de estudios de optimalidad que, a su vez, *podrían* ser utilizados para determinar el *fitness* de diferentes tipos de grillos de una población, de modo independiente al de los estudios muestrales. Es importante señalar, sin embargo, que, en todo caso, lo que esto implica es que la atribución funcional es relevante para la determinación

del *fitness* (lo cual puede sostenerse razonablemente), pero no que la determinación del *fitness* sea necesaria para la atribución funcional, es decir, esto no implica que la biología funcional se reduzca a este tipo específico de investigaciones de la biología evolutiva. Incluso si los estudios muestrales de *fitness* sirvieran de evidencia para la atribución funcional (aunque en el caso de estudio no haya sido relevantes), queda por señalar que ese sería sólo un tipo de evidencia en los que se basa dicha atribución. Los estudios comparativos de homologías y analogías, por ejemplo, no tendrían ningún rol en la determinación del *fitness*, por ninguna de las dos vías mencionadas y, aun así, son considerados en este caso como relevantes para dicha atribución.

5. FUNCIÓN COMO CONCEPTO TEÓRICO

En este punto es posible advertir cómo cada aproximación filosófica, en su intento de ofrecer una *definición* del concepto de función, en realidad, identificó uno de los diferentes modos en el cual las atribuciones funcionales se determinan en la práctica biológica. Sin embargo, como puede verse en este caso, la evidencia que utilizan los biólogos es mucho más heterogénea que la implicada por cada definición que pretende ofrecer un conjunto de condiciones necesarias y suficientes para las atribuciones funcionales.

¿Cómo dar cuenta de la heterogeneidad de la evidencia utilizada para la atribución de funciones biológicas? ¿Qué implica esto para el concepto de función? Como indiqué al principio, aquí no intentaré ofrecer una definición que se adecue a todas las aplicaciones del concepto. La razón principal es que esto no parece ser posible. Como vimos en este caso, los biólogos aplican una multiplicidad de criterios, y aquí no pretendo haber dado cuenta de todos ellos, ni creo que siempre sea posible aplicarlos todos, o que sea necesario hacerlo. Esto no es un defecto del concepto, sino un defecto del intento de definirlo a partir de condiciones necesarias y suficientes. En este punto, sugiero que la heterogeneidad de criterios para la aplicación del concepto de función, y la dificultad de definirlo, podría ser un indicio de que estamos tratando con un concepto teórico, en el sentido de Hempel (1979). Según este autor, los términos teóricos poseen la particularidad de no ser definibles a partir de un conjunto de condiciones necesarias y suficientes formuladas en lenguaje observacional:

Cualesquiera que sean los criterios observacionales de aplicación que el científico pueda proporcionar, lo que tienen por objeto es simplemente describir síntomas o indicaciones de la presencia de la entidad en cuestión y no dar una caracterización exhaustiva de ella (Hempel, 1979, p. 209).

Entender el concepto de función como un concepto teórico permitiría entender a las condiciones expuestas en el apartado anterior como síntomas o criterios de determinación del concepto, en lugar de entenderlas como condiciones necesarias y/o suficientes para su definición. Comprenderlas de esta manera tal vez permita enfocar de un modo diferente el problema de la elucidación del lenguaje funcional. Desde este punto de vista, la elucidación del concepto de función no consistiría en hallar una definición (que para los términos teóricos no es posible), sino en hallar una teoría subyacente al concepto junto a sus criterios de determinación. El intento de hallar una teoría subyacente ya fue realizado en algunas ocasiones (Ginnobili, 2009, 2011), y en trabajos posteriores podría ser fructífero continuar con este punto de vista. Aquí sólo dejaré establecido que los criterios precedentes podrían ser tomados fructíferamente como síntomas para la aplicación del concepto teórico de función.

Por supuesto, una consecuencia que puede resultar sospechosa es la siguiente. La búsqueda de definir los conceptos funcionales a través de conceptos no funcionales tenía como consecuencia que el lenguaje funcional no fuera más que un modo de hablar eliminable. Al sostener que los enfoques acerca de las funciones son en cierta medida adecuados porque logran explicitar alguno de los criterios utilizados en la atribución funcional, pero no logran definir de manera unívoca al concepto de función o a los conceptos funcionales, dejan de servir para eliminar tales conceptos. Los que sospechan del lenguaje funcional, porque piensan que es una vuelta a la explicación teleológica, supuestamente eliminada de la ciencia en la revolución copernicana, preferirían que uno de los enfoques lograra su cometido. Sobre ello, no tengo nada que decir. En este trabajo sólo me ocupé de elucidar y reconstruir el modo en que en un caso particular se realizó una atribución funcional, y evaluar la adecuación de los enfoques de función principales para dar cuenta de esta atribución.

6. CONCLUSIONES

Al comienzo de este trabajo me propuse evaluar los enfoques filosóficos más prominentes acerca del concepto de función sobre la base de la evidencia utilizada en un caso de estudio para las atribuciones funcionales. El resultado de este escrutinio indicó que los diferentes enfoques filosóficos intentaron dar cuenta del concepto de función sólo ocupándose de alguno de estos tipos de evidencia, y el ensayar una definición explícita del concepto de función con base en ella. Lo que he intentado mostrar, a partir del análisis del caso visto, es que si bien todos estos tipos de evidencia de hecho han cumplido un rol en la atribución funcional, ninguna de ellas por sí misma, ni todas ellas en conjunto, brindan criterios de condiciones necesarias y suficientes de la atribución funcional. De allí que tal vez sea

fructífero considerar la temática de un modo diferente, por ejemplo, considerar a los conceptos funcionales como conceptos de una teoría científica que brinda criterios de determinación, pero que no define explícitamente sus conceptos fundamentales básicos.

Por supuesto, generalizar a partir de un único caso de estudio puede parecer algo osado. La fuerza de este trabajo presupone que, por lidiar con un ejemplar paradigmático de la atribución funcional en etología, este caso es fácilmente extrapolable a otros. Pero para que el punto de vista sea convincente debería hacerse más efectiva tal extrapolación.

NOTAS

- 1 Nótese que esta presentación del enfoque etiológico, si bien está formulada en los términos de la teoría de la selección natural, es compatible con cualquier proceso selectivo que implique la reproducción diferencial dentro de una población de entidades, y esta interpretación amplia es preferida por algunos de sus proponentes (Garson, 2016, 2017; Millikan, 1984; Wright, 1973, 1976). Así, bajo este enfoque, las funciones son aquellas características de las entidades de la población que causaron su reproducción diferencial, y las atribuciones funcionales dependen de la etiología selectiva que explica su presencia actual, en donde la evidencia relevante para la determinación de tal etiología está contenida en los puntos ET1-ET3.
- 2 Para un abordaje crítico de la noción de relevancia constitutiva, véase Barberis (2012).
- 3 Existen soluciones pluralistas que intentan amalgamar el enfoque etiológico con el sistémico (Buller, 1998) o bien sostener que existen más de un concepto de función en biología, por ejemplo, en biología evolutiva y en biología funcional, y que cada enfoque da cuenta de alguno de ellos (Amundson & Lauder, 1994; Godfrey-Smith, 1993, 1994; Millikan, 1989; Mitchell, 1995). El punto aquí es que, como sea, estos enfoques son presentados como definiciones que dan cuenta, en términos de condiciones necesarias y suficientes, del o los conceptos de función que pretenden definir.
- 4 Es necesario advertir que este no es el modo en el cual Alexander expone la evidencia de la cual se vale para realizar las atribuciones funcionales, sino que en sus trabajos apela, en forma algo desordenada, a ella, sin realizar las distinciones que aquí presento. Además, su indagación no se aboca únicamente a la función del canto de los grillos, sino a la función de los sonidos producidos por los insectos en general, variando la clase de referencia según la publicación. Aquí me restringiré, únicamente, a la evidencia utilizada para establecer la función del canto de llamada de los grillos.

REFERENCIAS

- 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. Tavolga (Eds.), *Animal Sounds and Communication* (pp. 38–92), New York: AIBS Publications.
- Alexander, R. D. (1961), "Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: Gryllidae)". *Behaviour* 17(2): 130–223.
- Alexander, R. D. (1962), "Evolutionary change in cricket acoustical communication". Source: *Evolution*. <https://doi.org/doi:10.2307/2406178>
- Alexander, R. D. (1967), "Acoustical communication in arthropods". *Annual Review of Entomology* 12: 495–526.
- Amundson, R., & Lauder, G. V. (1994), "Function without purpose: The uses of causal role function in evolutionary biology". *Biology & Philosophy* 9: 443–469. <https://doi.org/10.1007/BF00850375>
- Barberis, S. D. (2012), "Un análisis crítico de la concepción mecanicista de la explicación". *Revista Latinoamericana de Filosofía* XXXVIII(2): 233–265.
- Beatty, J. (1980), "Optimal-design models and the strategy of model building in evolutionary biology". *Philosophy of Science* 47(4): 532–561.
- 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.
- Bolduc, J. S., & Cézilly, F. (2012), "Optimality modelling in the real world". *Biology and Philosophy* 27: 851–869. <https://doi.org/10.1007/s10539-012-9333-3>
- Brandon, R., & Beatty, J. (1984), "The propensity interpretation of fitness—no interpretation is no substitute". *Philosophy of Science* 51(2): 342–347.
- Buller, D. J. (1998), "Etiological theories of function: a geographical survey". *Biology and Philosophy* 13, 505–527. <https://doi.org/10.1023/A:1006559512367>
- 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>
- 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.
- Craver, C. (2001), "Role functions, mechanisms, and hierarchy", *Philosophy of Science* 68 (1): 53–74.
- Craver, C. (2007), *Explaining the Brain: Mechanisms and the Mosaic Unity of Neuroscience*. Oxford: Clarendon Press.
- Cummins, R. (1975), "Functional analysis". *Journal of Philosophy* 72, 741–764.
- Cummins, R. (1983), *The Nature of Psychological Explanation*. (The MIT Press, Ed.), Cambridge.
- Davies, P. S. (2001), *Norms of Nature*. Cambridge: The MIT Press.
- Drummond, H. (1981), "The nature and description of behavior patterns". En P. P. G. Bateson & P. H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology: Advantages of Diversity*. New York: Plenum Press.
- Duijm, M., & van Oyen, T. (1948), "Het sjirpen van da zadelsprinkhaan". *De Levende Natuur* 51(6): 81–87.
- Garson, J. (2016), "A generalized selected effects theory of function". *Philosophy of Science* 84, 523–543.
- Garson, J. (2017), "How to be a function pluralist". *The British Journal for the Philo-*

- sophy of Science* 69, 4: 1101-1122. <https://doi.org/10.1093/bjps/axx007>
- Ginnobili, S. (2009), "Adaptacion y función: El papel de los conceptos funcionales en la teoría de la selección natural darwiniana". *Ludus Vitalis* XVII (31): 3–24.
- Ginnobili, S. (2011), "Función como concepto teórico". *Scientiae Studia: Revista Latino-Americana de Filosofia e História da Ciência* 9(4): 847–880. Recuperado a partir de <http://ezp-prod1.hul.harvard.edu/login?url=http://search.ebsco-host.com/login.aspx?direct=true&db=phl&AN=PHL2183802&site=ehost-live&scope=site>
- Ginnobili, S. (2013), "Fitness ecológico". *Contrastes* 18, 83–97.
- Ginnobili, S., & Roffé, A. (2017), "Dos usos de los modelos de optimalidad en las explicaciones por selección natural". *Metatheoria* 8(1): 43–55.
- Godfrey-Smith, P. (1993), "Functions: consensus without unity". *Pacific Philosophical Quarterly* 74, 196–208. Recuperado a partir de <http://petergodfreysmith.com/PGSFunctions1993PPQ.pdf>
- Godfrey-Smith, P. (1994), "A modern history theory of functions". *Noûs* 28: 344–362.
- Hempel, C. G. (1979), *La explicación científica: Estudios sobre la filosofía de la ciencia*. Buenos Aires: Paidós.
- Horan, B. L. (1989), "Functional explanations in sociobiology". *Biology and Philosophy* 4: 131–158.
- Kuhn, T. (2006), *La estructura de las revoluciones científicas* (3a ed.), México: Fondo de Cultura Económica.
- Machamer, P., Darden, L., & Craver, C. F. (2000), "Thinking about mechanisms". *Philosophy of Science* 67(1): 1–25.
- McNamara, J. M., Houston, a. I., & Collins, E. J. (2001), "Optimality models in behavioral biology". *SIAM Review* 43(3): 413–466. <https://doi.org/10.1137/S0036144500385263>
- Millikan, R. G. (1984), *Language, Thought, and Other Biological Categories: New Foundations for Realism*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Millikan, R. G. (1989), "An ambiguity in the notion "function". *Biology and Philosophy* 4, 172–176. <https://doi.org/10.1007/BF00127747>
- Mills, K., & Beatty, J. H. (1979), "The propensity interpretation of fitness". *Philosophy of Science* 46(2): 263–286.
- Millstein, R. L. (2016), "Probability in biology: the case of fitness". En A. Hájek & C. R. Hitchcock (Eds.), *The Oxford Handbook of Probability and Philosophy*. Oxford: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199607617.001.0001>
- Mitchell, S. D. (1995), "Function, fitness and disposition". *Biology and Philosophy*, 10: 39–54.
- Neander, K. (1991a), "Functions as selected effects: the conceptual analyst's defense". *Philosophy of Science* 58(2): 168–184.
- Neander, K. (1991b), "The teleological notion of "function". *Australasian Journal of Philosophy* 69(4): 454–468.
- Orzack, S. H., & Sober, E. (1994a), "How (not) to test an optimality model". *Trends in Ecology and Evolution* 9 (7), 265–267. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90296-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90296-8)
- Orzack, S. H., & Sober, E. (1994b), "Optimality models and the test of adaptationism". *The American Naturalist* 143(3): 361–380. <https://doi.org/10.1086/285608>
- Parker, G. a., & Smith, J. M. (1990), "Optimality theory in evolutionary biology". *Nature*. <https://doi.org/10.1038/348027a0>
- Potochnik, A. (2009), "Optimality modeling in a suboptimal world". *Biology and Philosophy* 24: 183–197. <https://doi.org/10.1007/s10539-008-9143-9>
- 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.
- Rice, C. (2012), "Optimality explanatins: A plea for an alternative approach". *Biology and Philosophy* 27: 685–703. <https://doi.org/10.1007/s10539-012-9322-6>
- Rosenberg, A., & Bouchard, F. (2009), "Fitness". En E. N. Zalta (Ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*.
- 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)
- Tinbergen, N. (1963), "On aims and methods of ethology". *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20: 410–433.
- Walker, T. (1957), "Specificity in the response of female tree crickets (Orthoptera, Gryllidae, Oecanthinae) to calling songs of the males", *50 Annals Entomological Society of America*.
- Walker, T. (1964), "Experimental demonstration of a cat locating orthopteran prey by the prey 's calling song". *The Florida Entomologist* 47(2): 163–165.
- Walsh, D. M. (1996), "Fitness and function". *British Journal of Philosophical Science*, 47, 553–574.
- Wouters, A. (2005), "The function debate in philosophy". *Acta* 53, 123–151.
- Wright, L. (1973), "Functions". *Philosophical Review* 82(2): 139–168.
- Wright, L. (1976), *Teleological Explanations: An Etiological Analysis of Goals and Functions*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press