

Libros de **Cátedra**

Las cuatro preguntas de Tinbergen

Héctor Ricardo Ferrari, Laura Cecilia Lázaro
y Carolina Emilse Tarzia

n
naturales

FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES Y MUSEO



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

LAS CUATRO PREGUNTAS DE TINBERGEN

Héctor Ricardo Ferrari
Laura Cecilia Lázaro
Carolina Emilse Tarzia

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA



Índice

Introducción.....	6
La noción de paradigma.....	7
Sobre la Tanatología.....	11
Ser y ser descrito.....	14
Sobre la definición de comportamiento.....	14
La propuesta original.....	24
Unas palabras sobre Tinbergen.....	24
Etología una rama de la biología.....	28
Observación y descripción.....	28
Causación.....	29
Valor de supervivencia.....	30
Ontogenia.....	31
Evolución.....	32
Conclusión.....	33
Las cuatro respuestas.....	33
¿Por qué sucede, en términos de Filogenia?.....	34
¿Qué decimos cuando decimos evolución?.....	34
De la filogenia con énfasis en selección.....	39
Comportamiento y evolución.....	40
Introducción. Objetivos y métodos.....	40
Métodos.....	40
Selección de caracteres para el estudio.....	41
La evolución del cortejo y la amenaza en aves.....	42
Un análisis preliminar de la causa de las exhibiciones.....	43
El origen evolutivo de los movimientos de exhibición.....	43
Elaboración de movimientos de exhibición en la evolución.....	44
La función de la exhibición.....	45
Los cuernos y su evolución.....	47

¿Por qué sucede, en términos de Ontogenia?.....	55
¿Por qué sucede, en términos de Mecanismos de Regulación?	68
Sobre la noción de Umwelt	68
La sinestesia.....	72
El reconocimiento de patrones: un ejemplo desde la visión en los vertebrados	78
La parábola de la ventana.....	81
Abandonando la inocencia	81
Entre la sensación y la percepción.....	82
Vuelta al principio	83
La otra cara del espejo.....	84
Percepción y comportamiento.....	84
El legado de la psicología de la forma	86
¿Qué efectos tiene en la supervivencia y la reproducción?	87
Preguntas finales, preguntas proximales.....	95
Preguntas acerca del comportamiento	95
Preguntas “cómo” acerca de causas próximas.....	96
Preguntas “por qué” sobre causas últimas	96
Contestando preguntas próximas y últimas acerca del comportamiento	97
Comportamiento de almacenamiento	97
Gaviotas y remoción de cáscaras de huevos	98
La teoría darwiniana y las hipótesis últimas.....	99
La lógica darwiniana y el estudio del comportamiento	99
El problema de la selección grupal	100
Poniendo a prueba hipótesis alternativas	101
La canción de las aves como ejemplo de aplicación	102
Canciones diferentes y causas próximas.....	102
Experiencia social y desarrollo de la canción.....	104
El sistema de control de la canción de las aves	105
Diferencias de canto entre los sexos.....	105
Evitando malentendidos	106
Canciones diferentes y causas últimas.....	106
La aproximación adaptacionista.....	106
¿Por qué sólo cantan los machos?.....	107
Causas últimas y próximas son complementarias.....	107
Las 4 preguntas como paradigma	107
La interrelación de los distintos tipos de preguntas	107

Las 4 preguntas como metaparadigma	113
Cognición y 4T.....	114
Antropología y 4T	116
Psicología Darwiniana y 4T.....	118
Medicina y 4T	121
La cuatros preguntas y la etología aplicada.....	125
La posibilidad de una nueva pregunta o la quinta T	127
A modo de conclusión	137

Introducción

A veces, en las ciencias biológicas nos comportamos como si el dato (no importa como lo definamos) lo fuese todo. Es decir, como si nuestra única función consistiese en decir que en tal sitio vive tal animal, o que la frecuencia de aparición de determinado acto es 12 (!).

En eso, perdemos de vista que hacer ciencia es explicar, decir por qué algo es de determinada forma, y no de otra.

Es decir, los científicos tenemos como función generar teoría.

Por alguna razón (¿la atribución de una excesiva importancia a la praxis en todos los ámbitos del ser-en-occidente?) la familia de palabras relacionada a teoría (teórico, teorizar, teóricamente) suelen ser vistas como peyorativas.

El caso es que esa teoría es la matriz a partir de la que surgen nuestras preguntas y, a su vez, guía nuestra búsqueda de información.

Es por eso que en algún momento (más temprano que tarde, si es posible) debemos detenernos a considerar cuál es la estructura de nuestra teoría, del conjunto de conceptos desde (y hacia) los que hacemos ciencia. Se trata entonces de asumir una postura crítica frente a todo aquello que hemos naturalizado, desentrañando el conjunto de conceptos y creencias que movilizamos al momento de distinguir diferencias, aplicar procedimientos para realizar mediciones, interpretar los datos construidos, y elaborar nuestras explicaciones.

Esa es la intención de este texto: servir de plataforma para discutir cuál es el marco conceptual desde el que la disciplina llamada etología aborda el estudio biológico del comportamiento.

Que en realidad, es al revés: es la operación con estos conceptos lo que define el quehacer del etólogo.

Porque la etología, en cuanto estudio biológico del comportamiento, cuenta con un programa de investigación expresado en las cuatro preguntas de Tinbergen, cuatro formulaciones que sistematizan qué se puede decir de una determinada conducta en cuanto a sus causas y sus efectos.

Conocer los lineamientos de este programa permite no sólo investigar el comportamiento desde la etología, sino interpretar los resultados que desde ella se producen.

En los últimos años, además, este ¿paradigma? parece estar siendo útil en otras áreas de la investigación; aun es un poco temprano para saber si se trata de un problema de reduccionismo, o del nacimiento de una nueva inter-trans-disciplina¹.

Eso es entonces lo que haremos aquí: explorar las 4T, analizar, dar una mirada a las zonas de interfase por donde se están “escurriendo” hacia ¿otras? disciplinas, y tratar de re construir-las desde la perspectiva de cada una.

La noción de paradigma

La idea de paradigma *sensu* Kuhn², además de contextualizar el quehacer científico en (su) devenir histórico, provee un concepto para distinguir una parte de ese quehacer.

Entendido el paradigma como aquel entramado conceptual que permite distinguir los problemas (o tal vez, asuntos) de una ciencia, y el conjunto de métodos y procedimientos orientados hacia ellos, nos permite encarar la investigación de cierto tipo de investigación (una meta investigación) como algo más que un relato.

La teoría de la evolución, sola como tal, no es un paradigma: es una explicación.

En cambio, aclarar de qué forma puedo decidir si una explicación basada en esta teoría es o no aceptable, es un elemento que sí contribuye a la formulación de un paradigma.

El darwinismo social como tal, no constituye un paradigma: dice cómo son las cosas, pero en ningún momento propone como verificar si eso que dice es cierto.

Explicar la lucha por la ganancia personal en términos de adaptación y competencia por la supervivencia es un desarrollo teórico de tipo filosófico, o político; proponer un procedimiento para verificar, en forma controlada y repetible, si existen diferencias en la adaptación entre individuos que persiguen la ganancia personal, y aquellos que no, es ya entrar en el campo de lo que llamamos científico.

En este sentido, las cuatro preguntas de Tinbergen pueden interpretarse como elementos que contribuyen a estructurar el paradigma evolutivo como paradigma científico.

Mayr³ analiza de qué manera ocurren, si es que ocurren, las crisis en la biología; sucede que si bien la noción de paradigma a la Kuhn es perfectamente utilizable en la etología, la dinámica que este autor propone para los cambios disciplinares tal vez no sea aplicable. Desarrollaremos a continuación parte de su análisis.

Según Mayr, la biología evolutiva es un buen objeto para ensayar la potencia de la teoría de las revoluciones científicas.

Cuando Lamarck propuso en 1800 la primera teoría sobre auténtica evolución gradual, convenció a muy pocos; no inició ninguna revolución científica. Sus seguidores, como Geoffroy y Chambers, discrepaban con él, y entre ellos, en muchos aspectos, y su propuesta no produjo la sustitución de un paradigma por otro.

¹ Para ver este punto más desarrollado, se puede consultar: Lahitte, H. B., Ferrari, H. R., Lázaro, L. Basualdo Farjat, J. (2002) La etología como proyecto integrador en el nuevo paradigma de la complejidad. Revista PINACO, 4, 55-62.

² Kuhn, T. S. (1995). La estructura de las revoluciones científicas. Fondo de cultura económica.

³ E. Mayr 1998. Así es la Biología. Madrid, España. Debate/Pensamiento,

La publicación de *El origen de las especies* de Darwin (1859) es considerada por muchos como la más importante de todas las revoluciones científicas, sin embargo, el cambio de teoría no se ajusta en absoluto a las especificaciones de Kuhn. El análisis de la revolución darwinista plantea considerables dificultades, porque su paradigma consiste en realidad en todo un paquete de teorías. Las cinco más importantes se refieren a los diferentes aspectos de la evolución: 1. teoría de la evolución propiamente dicha; 2. teoría de la ascendencia común; 3. teoría de la multiplicación de las especies; 4. teoría del gradualismo; 5. teoría de la selección natural.

Las cosas quedan mucho más claras si hablamos de dos revoluciones científicas de Darwin, la primera y la segunda.

La primera es la aceptación de la evolución de los descendientes de un antepasado común.

Esta teoría, reemplazaba una explicación sobrenatural, la creación especial, con una explicación natural y material, el concepto de evolución gradual. Además sustituía el modelo de evolución en línea recta por uno ramificado y a partir de un origen único

Ofrecía una solución convincente a lo que numerosos autores, desde Linneo e incluso antes, habían tratado de encontrar: un sistema «natural».

Y quitaba al hombre de su posición única y lo situaba en el mundo animal.

La razón de que encajara tan bien en las investigaciones sobre morfología y sistemática fue que proporcionaba una explicación teórica de evidencias empíricas previamente descubiertas, como la jerarquía linneana y los arquetipos de Owen y Von Baer.

Si bien tuvo una rápida aceptación y se convirtió en el programa de investigación más productivo en el período inmediatamente posdarwiniano, no representó un cambio drástico de paradigma.

La tesis de Kuhn sostiene que cuando ocurre una revolución científica, se adopta un paradigma completamente nuevo, que dominará el siguiente período de ciencia normal; otro aspecto es la inconmensurabilidad entre el viejo y el nuevo paradigma. Así, si consideramos que el tiempo que va desde Buffon (1749) hasta el *Origen* (1859) es un período de «ciencia normal», habría que privar de su condición revolucionaria a varios cambios menores que ocurrieron durante dicho período: el descubrimiento de la gran edad de la Tierra, de las extinciones, la sustitución de la *scala naturae* por tipos morfológicos, la identificación de regiones biogeográficas, el descubrimiento del carácter concreto de las especies y otros. Teniendo en cuenta que todos estos cambios fueron prerequisites necesarios para la teoría de Darwin, casi componentes de la primera revolución darwinista, el inicio de este cambio teórico se remontaría a 1749.

La segunda revolución darwinista es la teoría de la selección natural, presentada en 1859. Tuvo una fuerte oposición por parte de las ideologías dominantes (creacionismo, esencialismo, teología, ficismo y reduccionismo), y recién fue aceptada en los años 30 y la década de 1940.

A partir de esto, Mayr se pregunta si debemos ubicar esta segunda revolución en 1859, cuando fue propuesta, o en los años 40, cuando fue finalmente aceptada; y, de elegir la segunda opción, si es posible considerar al período de 1859 a 1940 como de ciencia normal. No obstante durante éste período ocurrieron una serie de revoluciones menores en biología, como el rechazo de la herencia de caracteres adquiridos y la herencia fusionada, el desarrollo del con-

cepto de especie biológica, el descubrimiento de numerosos procesos genéticos con sus consecuencias evolutivas, entre otros, el impacto que tuvieron no es del tipo que llamaríamos una revolución en términos de Kuhn.

Tras la aceptación general de la teoría sintética, *circa* 1950, se propusieron modificaciones de casi todos los aspectos de la síntesis, y algunas fueron adoptadas.

En síntesis, podemos decir que entre 1800 y la actualidad la biología evolutiva experimentó cambios drásticos y períodos de relativa calma; pero este avance no se ha producido conforme al modelo kuhniano, ni el del progreso lento, constante y uniforme.

Mayr propone estudiar los avances en otros campos de la biología planteando preguntas interesantes: ¿fueron revoluciones científicas la fundación de la etología (por Lorenz y Tinbergen) o la teoría celular? Considera que el avance más revolucionario de la biología en el siglo XX fue la aparición de la biología molecular, y aun cuando implicaba una nueva disciplina con nuevos científicos, nuevos problemas, nuevos métodos experimentales, nuevas publicaciones, nuevos libros de texto y nuevos ídolos culturales; en términos conceptuales, esta nueva disciplina no era más que una continuación sin ruptura de la genética anterior a 1953. En otras palabras, no hubo una revolución en la que se rechazara la ciencia anterior, ni inconmensurabilidad entre paradigmas; tratándose, más bien, de un cambio del análisis «de grano grueso» al de «grano fino». Nuevamente, a pesar de su auge revolucionario, la biología molecular no fue una revolución kuhniana.

Cabe resaltar que a la fecha de su análisis, Mayr no conocía las actuales propuestas de la epigenética.

Subraya que prácticamente todos los autores que han intentado utilizar la tesis de Kuhn con el cambio de teorías en biología han comprobado que no es aplicable a este campo, aun cuando se trate de cambios revolucionarios.

A continuación el autor analiza la dinámica de los cambios de teoría en biología, evaluando si se ajusta o no a al concepto de revoluciones científicas.

Para empezar, destaca que no se aprecia una diferencia clara entre las revoluciones y la «ciencia normal». Lo que se advierte es una gradación completa entre cambios teóricos menores y mayores. Dentro de los llamados períodos de ciencia normal tuvieron lugar numerosas revoluciones menores; y aunque esto en cierta medida lo haya admitido el propio Kuhn, no lo indujo a abandonar su tesis original.

Otra cuestión a tener en cuenta es que un nuevo paradigma no siempre produce la sustitución inmediata del anterior. De hecho, en un momento dado pueden coexistir varios paradigmas competidores. A modo de ejemplo cita el caso de la teoría de la selección natural que compitió durante ochenta años con el saltacionismo, la ortogénesis y el lamarckismo.

Por otra parte, advierte que Kuhn no establece distinciones entre el impacto que provoca el desarrollo de nuevos descubrimientos vs nuevos conceptos; siendo que los segundos tienen un efecto considerablemente mayor sobre los paradigmas. No obstante, la nueva teoría puede

resultar mucho más revolucionaria en unas ciencias que en otras. Presentamos dos de los ejemplos citados por Mayr: las escasas consecuencias conceptuales que tuvo el descubrimiento de la doble hélice en la transición de la genética a la biología molecular vs la teorización de Darwin que llevó a la inclusión del hombre en el árbol de la ascendencia común, provocando una auténtica revolución ideológica.

Dado que ningún cambio teórico en biología se ajusta a la tesis de Kuhn, Mayr se pregunta en qué habría basado su propuesta. Es que es bastante posible que aquellas explicaciones que recurren al efecto de las leyes universales, como en el caso de la física y no de la biología, sí experimenten revoluciones kuhnianas. La cuestión se aclara al recordar que Kuhn era físico, por lo tanto no debería sorprendernos que el cambio de teoría que Kuhn describió en 1962 se amoldara al pensamiento esencialista-saltacionista de los físicos, pero no al darvinista.

Los darvinistas tuvieron un concepto totalmente diferente del cambio de teorías en biología, que suele denominarse epistemología evolutiva darvinista.

Los primeros en plantear la idea de que la confrontación de alternativas es decisiva también para la ciencia fueron Mach y Boltzmann influidos por el impacto del darwinismo.

Según Feyerabend (1970), el concepto que sostiene esta escuela filosófica - que el conocimiento avanza mediante el enfrentamiento de opiniones alternativas, y depende de la proliferación -, y que fuera desarrollado por Mill hasta convertirlo en una filosofía natural, es en realidad una idea muy antigua que nos remonta a los pre-socráticos.

La epistemología evolutiva darvinista traza un paralelo entre la evolución del mundo orgánico y la evolución de las ideas científicas. En ambos casos, el proceso está mediado por la variación y la selección. En cuanto al progreso histórico de la ciencia, las ideas más sólidas, con mayor verosimilitud, mayor poder explicativo, etc., sobreviven mejor a la siguiente generación, en la lucha por la aceptación. La competencia entre diferentes conjeturas e hipótesis, en la que alguna acabará triunfando, al menos temporalmente, se asemeja a la selección natural.

Analiza el progreso de las teorías evolutivas a través del modelo darviniano básico de variación y selección. Para ello toma dos ejes: la competencia entre las teorizaciones del propio Darwin, quien fue proponiendo y rechazando varias teorías, hasta que llegó a la de la evolución por selección natural; y la competencia entre esta teoría y otras - lamarckismo, saltacionismo-ortogénesis- durante el período posdarwiniano, quedando la selección natural como única sobreviviente.

Enfatiza que los cambios epistemológicos y los cambios evolutivos darvinianos no son isomórficos; por ejemplo, comenta que la variación entre teorías no se produce al azar sino que es fruto del razonamiento de quienes las proponen, aunque considera que la causa de variación no es relevante para el proceso darviniano; de igual forma existen diferencias respecto al modo de transmisión de los cambios, que para un caso es la cultural y para el otro la genética. Incluso, los grandes avances teóricos (revoluciones kuhnianas) son seguramente más drásticos que los cambios genéticos.

De todas formas, no deja de ser cierto que los cambios epistemológicos siguen el modelo de variación (se producen constantemente nuevas conjeturas) y de selección (las conjeturas compiten entre sí y prevalecerá la mejor explicación). Será la magnitud del cambio la que determine cuáles se considerarán revoluciones.

Para concluir, Mayr sintetiza las principales características de la historia de la biología:

- 1) No obstante han tenido lugar revoluciones menores y mayores, estas últimas no representan necesariamente un cambio drástico de paradigma.
- 2) El paradigma anterior y el nuevo pueden coexistir, no son necesariamente incommensurables
- 3) Las ramas activas de la biología no parecen pasar por períodos de “ciencia normal”, pues siempre hay una serie de revoluciones menores entre las grandes revoluciones. Resultando aún inadecuado llamar “ciencia normal” a los períodos de inactividad y carentes de tales revoluciones.
- 4) La epistemología evolutiva darvinista ofrece una mejor explicación para el cambio de teorías en biología que la propuesta por Kuhn.
- 5) Al paradigma imperante le suele afectar mucho más un nuevo concepto que un nuevo descubrimiento.

Esta idea de selección natural en el campo de las teorías, nos conecta con otro elemento, ya no tan novedoso: la memética. Un meme es “Un patrón de información contagioso que se replica parasitariamente, infectando las mentes humanas y alterando su comportamiento, motivándoles a difundir el patrón (término acuñado por Dawkins, por analogía con "gen" ["gene" en inglés]). Slogans individuales, frases impactantes, melodías, iconos, invenciones y modas son típicos memes. Una idea o patrón de información no es un meme hasta que estimula a alguien a replicarlo, a repetírselo a alguien más. Todo el conocimiento transmitido es memético”⁴

Es decir, ya existe toda una disciplina que aplica este mismo esquema para pensar el cambio no sólo a la biología, sino a toda la cultura.

Así, tengamos presente que, según Mayr, los cambios de ciencia normal a crisis, parecen ocurrir diferente en biología que en física.

Pero un pretendido paradigma, cualquiera que sea y más allá de que no cambia por el mecanismo ciencia normal / crisis, lo es de la biología, con lo cual deberemos empezar nuestro camino varios actos antes de que el estudio del comportamiento entre en escena.

Sobre la Tanatología

A veces, no se entiende por qué al título base de nuestra carrera lo llaman Licenciatura en Ciencias Biológicas.

⁴ Grant, G. Léxico memético. Recuperado de <http://club.telepolis.com/ohcop/xosemari.html>

La mayoría de nosotros no ha visto un ser vivo, que no haya matado inmediatamente. Las sistemáticas nos muestran una serie de cadáveres. Otras (anatomía comparada, fisiología) un conjunto de partes de cadáveres, o sustancias tomadas de ellos. Y después están las que muestran cadáveres transformados en piedra, o dibujos de animales, o números sobre animales contados de alguna manera (helicóptero, satélite, pisadas, heces), lo que está lejos de ser un animal. Están, sí, las discusiones sobre los seres vivos. Pero como en realidad no están los seres vivos, se llega a *olvidar* lo complejo que es el fenómeno. Si es que alguna vez se supo. Esta *óptica del descuartizador* llega más lejos de lo que ningún novelista policial pudo imaginar jamás: hasta las moléculas. Es comprensible. Una molécula está en un tubo de ensayo. No necesita ser alimentada, no hay que sacar sus excrementos, y por lo general no trata de salirse y ganar el exterior del gabinete. El problema es que como base para las explicaciones, suele llevarnos, paradójicamente, demasiado lejos. Y entonces creemos que alcanzamos la complejidad del fenómeno al hablar de genes egoístas que luchan entre sí por la predominancia. Explicamos todo como la evolución de moléculas.

Ahora bien, ¿qué tanto se habrá transformado el organismo vivo en cuestión, hasta convertirse en un espécimen de estudio?

Podemos hacer el ejercicio de recorrer los pasos de un posible proceso, que no pretende ser general, pero bien puede ilustrar la idea.

Este recorrido comienza con la desvinculación de ese organismo de su contexto, pues de alguna forma debemos capturarlo; renunciando en forma irreversible a la dimensión relacional. Provocar su muerte es lo que sigue, ahora además perdemos la posibilidad de acceder a sus propiedades sistémicas emergentes. A continuación debemos materializar esa muerte, es decir convertir ese cadáver en una muestra, un espécimen (“muestra, modelo, ejemplar, normalmente con las características de su especie muy definidas”)⁵, apropiado para el tipo de estudio que abordaremos; esto implicará la aplicación de determinadas técnicas de procesamiento y conservación, que quedarán a criterio de los diferentes actores intervinientes; en otras palabras, y como no podría ser de otro modo, el modelo no está dado, será construido. Construido por alguien y desde determinada posición teórico-metodológica. Finalmente, y suponiendo que abordaremos un estudio anatómico, quizás nos interese descomponer a ese organismo en partes separadas; así como lo expresa Medina (2015)⁶, con el tiempo y poco a poco los especímenes se convierten en un conjunto de partes discretas.

⁵ Española, R. A. Diccionario de la lengua española, (2014). Madrid. Recuperado de: <http://dle.rae.es>.

⁶ Medina, S. M. (2015). Entre muertos y especímenes: hacer cadáveres, anatomía y medicina legal en el laboratorio/Among Muertos and Specimens: Making cadavers, anatomy and legal medicine. *Boletín de Antropología*, 30(50), 127.

En resumidas cuentas, serán estos especímenes, o sus partes, los que aparecerán taxidermizados, enfrascados, o enchinchados, en nuestras mesadas de laboratorio. Y debemos lidiar con ellos. La cosa se complica aún más si desestimamos que estos cadáveres han sido intervenidos, resultando en materialidades peculiares.

Por supuesto, podríamos seguir hasta llegar, por ejemplo, a un preparado histológico, una muestra de ADN, o cualquier otra unidad de análisis que se nos ocurra. De todos modos, este ejercicio ha sido válido para entender que ya estamos a años luz del bicho primigenio, ese que andaba oliendo de aquí para allá, buscando comida, pareja, refugio, o vaya uno a saber qué.

En ese viaje, se nos perdió la *complejidad* del fenómeno.

Esto es *tanatología*: el estudio de los seres vivos cuando ya están muertos. Tiene sus méritos. Pero ya no es biología, el estudio de los seres vivos, cuando aún están vivos.

Así que la idea es tratar de rescatar esa complejidad. No es este el primer intento. Ya otros hablaron de un frente amplio para encarar los fenómenos. K. Lorenz insistía en que dispensar la descripción del fenómeno como un todo y pasar, derecho viejo, a las partes, era una catástrofe. Pero claro, Lorenz era (es) un *naturalista*. Y tal parece que, cuando se estudia la naturaleza, ser naturalista es un pecado de *lesa intelectualidad*. Nadie quiere pecar. El problema es que cuando la noción central es la de pecado estamos hablando de religión, no de ciencia.

Ciencia es atreverse.

En este caso, volver a atreverse.

La oportunidad está dada por el surgimiento de la así llamada teoría de los sistemas complejos, aunque la mayoría prefiera hablar de *caos*. Por supuesto, ya está siendo mal aplicada: todo es caótico en estos últimos tiempos.

Pero marca una dirección: la de dejar de ver lo vivo como una máquina trivial. Abandonar la simplificación, que conduce a una ilusión de exactitud, para enfrentar la complejidad, que siempre obliga a admitir *que no se tendrá conocimiento absoluto* de algo.

¿Pero y qué es un fenómeno complejo?

Para empezar, uno que para ser descrito requiere que tengamos en cuenta muchos componentes. Muchos es algo relativo, claro. Pero en un momento en el que todavía hay gente que dice un gen/un carácter, tal parece que *más de uno* ya será un avance.

Después, estos sistemas tienen *efectos*. Cuando hacen algo, ellos cambian, el entorno cambia. Es decir, son *históricos*. No se limitan a responder a condiciones del ambiente.

De los efectos de sus acciones, cierta información es empleada en la determinación del estado siguiente; existe una *retroalimentación*.

Hay otro aspecto en estos fenómenos. Fundamental al hablar de sistemas biológicos. Su no linealidad, es decir, de condiciones iniciales similares, se llega a condiciones finales sumamente diferentes. La inversa es válida: de situaciones iniciales distintas, arribamos a situaciones finales similares, o idénticas.

Este tipo de sistemas fue tenido primero por imposible, luego por anómalo, y finalmente se terminó aceptando no sólo su existencia, sino su preponderancia en los sistemas biológicos.

Ser y ser descrito

Lo que arriba hemos atribuido a los fenómenos, en realidad está en nuestras descripciones de los fenómenos, que siguen siendo fenómenos. Nosotros comenzamos a describirlos y a entenderlos, distinto. Las condiciones iniciales y finales, son las iniciales y finales de la observación, de la secuencia de actos que nosotros realizamos para describir el fenómeno.

La linealidad y no linealidad está en nuestras explicaciones; de hecho, hace referencia a las funciones matemáticas que llevan los valores de parámetros del estado inicial a los valores del estado final.

Caos y complejidad no están entonces en el dominio de lo fenoménico; o en todo caso, estuvieron siempre allí. Son parte de nuestra descripción/reformulación/explicación de lo fenoménico.

Así que ahora, al hablar de evolución de sistemas complejos, lo que estamos haciendo es enfrentar nuestros fenómenos con descripciones más complejas; no mirar sólo el gen, o el carácter; ni siquiera el individuo, sino la población, y cuando sea posible la comunidad. Y, sobre todo, tratamos de identificar aquellos lazos de retroalimentación, aquellas mecánicas no lineales, aquellas interacciones entre niveles de organización, que, tenidas por secundarias o anormales en el pasado, ahora podamos emplear para explicar procesos que a duras penas sólo podíamos describir.

Una forma de agregar complejidad a nuestra tanatología, para que devenga etología, es justamente contemplando la dimensión oculta: el comportamiento. Prestando más atención a lo que hacen los seres vivos... cuando están vivos.

Este enfoque recibe toda una serie de definiciones.

Aquí, aceptaremos que es el estudio biológico del comportamiento.

¿Y qué cosa es el comportamiento?

Sobre la definición de comportamiento

Hay toda una serie de definiciones. Y eso, más o menos previsiblemente, plantea una cuestión. Que no un problema: los problemas requieren ser solucionados. Las cuestiones, no.

Levitis, Lidicker y Freund (2009)⁷ abordaron esa cuestión mediante una investigación sobre qué cosa entienden los etólogos por comportamiento. Es decir, cuál es, según los etólogos, su objeto de estudio.

Se ha avanzado mucho desde la propuesta de Tinbergen de 1995 (el total de los movimientos hechos por el animal intacto).

⁷ Levitis, D. A., Lidicker, W. Z., & Freund, G. (2009). Behavioural biologists do not agree on what constitutes behaviour. *Animal behaviour*, 78(1), 103-110.

Pero hay una serie de preguntas: ¿Sólo los animales pueden comportarse, o puede hacerlo cualquier cosa viviente? ¿Es la inactividad intencional, o el fracaso en realizar algo (por ejemplo, forrajear o reproducirse) comportamiento? ¿Pueden los grupos comportarse, o el comportamiento es estrictamente un fenómeno del nivel de organización individual? ¿Deben los comportamientos involucrar movimiento? ¿Pueden los cambios en el desarrollo en respuesta a estímulos ser considerados comportamiento? Ninguna de estas preguntas puede contestarse mediante una revisión de las definiciones existentes.

Pasa como con el juego: nadie sabe definirlo, pero todos lo reconocen cuando lo ven.

Las definiciones no son ni permanentes ni absolutas, simplemente reflejan el estado actual del entendimiento, o la práctica. Hay distintos tipos.

Definiciones operacionales: identifican características específicas que permiten decidir cuándo un elemento o fenómeno particular está comprendido o no en ellas.

Definiciones esenciales: en el sentido de que significan lo que entendemos que significan.

Definiciones de aplicación amplia: investigadores de distintas áreas son capaces de aplicar la misma definición, y los fenómenos no son excluidos sólo porque ocurren en un contexto diferente en el cual esa definición trabaja.

Definiciones sucintas: están libres de elementos descriptivos o explicativos que no ayudan a su interpretación operacional, y no tiene demasiados elementos, advertencias o modificaciones que estorben su uso.

Los autores enviaron encuestas a tres sociedades científicas: ABS, ISAE, y SPN⁸, enfocadas en el comportamiento, para estimar

- El grado de coincidencia entre los científicos en sí mismos, con otros y con las definiciones publicadas.
- Hasta qué punto estas percepciones varían entre los afiliados a las distintas sociedades.
- El efecto del nivel de conocimientos en estos asuntos.
- Que fenómenos son entendidos como comportamiento.

Al cabo, los autores proponen una definición de comportamiento.

Para ello, primero exploraron las definiciones existentes.

Obtuvieron definiciones de la palabra behavior (comportamiento)

- Examinando los glosarios de los libros de textos sobre comportamiento y tópicos relacionados, los que contenían capítulos al respecto, diccionarios y otros textos que podrían contener definiciones relevantes.
- Buscando, en bases de datos de bibliografía en Internet, publicaciones que podrían contener definiciones.
- Buscando en publicaciones relevantes on line, por ejemplo Philosophy of Sciences.

⁸ ABS: Animal Behavior Society; ISAE: International Society for Applied Ethology; SPN: Society for Plant Neurobiology.

- Consultando publicaciones potencialmente fructíferas que aparecían en la referencias de las publicaciones anteriores.

A partir de esas definiciones, formularon una serie de afirmaciones que eran diagnósticos potenciales del comportamiento. Se las revisó con los etólogos de la Universidad de California en Berkeley. Basados en las respuestas de 63 colegas, elaboraron una lista de afirmaciones que revelarían lo que los biólogos perciben como elementos esenciales del comportamiento:

- a) Un cambio del desarrollo usualmente no es comportamiento.
- b) El comportamiento es siempre una respuesta a un estímulo externo.
- c) Un comportamiento es siempre una acción, más que la falta de una acción.
- d) Todos los comportamientos son observables, registrables y medibles directamente.
- e) La gente puede decir qué es y qué no es un comportamiento, sólo con verlo.
- f) El comportamiento siempre es influenciado por procesos internos del individuo.
- g) El comportamiento siempre implica movimiento.
- h) El comportamiento es siempre la acción de individuos, no de grupos.
- i) El comportamiento es algo que el individuo en su totalidad hace, no las partes u órganos que lo forman.
- j) Un comportamiento es siempre en respuesta a un estímulo o conjunto de estímulos que pueden ser tanto externos como internos.
- k) El comportamiento es algo que sólo los animales (incluyendo las personas) hacen, pero no otros organismos.
- l) En humanos, todo lo que no está bajo control consciente no es comportamiento.
- m) El comportamiento es siempre realizado mediante actividad muscular.

Luego, generaron una lista de fenómenos que podrían, o no, ser comportamientos. Cada uno, ponía a prueba la legitimidad de algunas definiciones (que se indican entre paréntesis), salvo el 3, que servía como control.

1. Las hormigas son fisiológicamente capaces de poner huevos pero no lo hacen porque no son reinas (c,g).
2. Una esponja bombea agua para obtener comida (b,m).
3. Una araña construye una red.
4. Un conejo desarrolla piel gruesa en el invierno (a,g,i,m).
5. Los estomas de una planta se cierran para conservar agua (i,k,m).
6. Una planta dobla sus hojas hacia una fuente de luz (k,m).
7. El corazón de una persona late fuerte después de una pesadilla (b,i,l).
8. Una persona suda en respuesta a aire caliente (g,i,l,m).
9. Un escarabajo es arrastrado por una corriente fuerte (f,m).
10. A una rata no le gusta la comida salada (b,c,g,j,m).

11. Una persona decide no hacer nada mañana si llueve (b,c,g,j,m).
12. Un caballo se vuelve artrítico con la edad (a,b,e,g,m).
13. Un ratón flota en gravedad cero en el espacio exterior (e,f,g,m).
14. Un grupo de algas unicelulares nada hacia el agua con una alta concentración de nutrientes (f,h,k,m).
15. Una rana orbita el sol junto con el resto de la Tierra (f,m).
16. Bandadas de gansos vuelan en formación en V (h).
17. Un perro saliva anticipando el momento de alimentarse (b,g,i,m).
18. Manadas de cebras se rompen durante la estación de crianza y se vuelven a formar después (h).
19. Un camaleón cambia de color en respuesta a la luz solar (g,m).
20. Un gato produce insulina a causa del exceso de azúcar en su sangre (b,g,i,m).

Se invitó a los miembros de las tres sociedades científicas para que contestaran marcando cuales de estas afirmaciones y definiciones les parecían correctas, en servidores de internet diferentes, para saber de qué asociación provenía cada uno. Indicando además su nivel de conocimiento:

1. Soy un profesional en biología del comportamiento.
2. Tengo conocimientos en biología comportamental (he tomado cursos, o similar).
3. Tengo poca especialización al respecto.

Se les pedía que indicaran, clickeando en recuadros, cuáles de los fenómenos listados (1 a 20) consideraban ejemplos de comportamiento, y luego, que dijeran con cuales de las definiciones (a-m) estaban de acuerdo. En ambos casos las opciones eran de acuerdo, en desacuerdo, o inseguros.

Finalmente, se los invitaba a enviar las respuestas y cualquier comentario que desearan hacer. Cada encuesta se dejó activa 3 meses. Los participantes que contestaron menos de 10 ítems se excluyeron del análisis.

Cada respuesta de acuerdo puntuó como 1, de inseguridad como 0,5 y de desacuerdo como 0, y se calculaba la media para cada ítem.

Preguntas que recibían el 24% o menos de aprobación se consideraban fuertemente desaprobadas; 68% o más se consideraban fuertemente aprobadas. Estos límites estaban a un 20% a cada lado de la media.

Los participantes se clasificaron en sin inconsistencias, con una inconsistencia, con varias inconsistencias.

¿Cuáles fueron los resultados?

Primero, veamos que ocurrió respecto de las definiciones obtenidas.

Encontraron 25 definiciones operacionales de “behavior” (o “behaviour”), y unas 100 fuentes que deberían haber tenido esa definición, pero no la tenían. Las que consideraron representativas son:

(1) Tinbergen (1955 page 2): ‘The total movements made by the intact animal’.	El total de los movimientos hechos por el animal intacto.
(2) Beck et al. (1991, Glossary): ‘Externally visible activity of an animal, in which a coordinated pattern of sensory, motor and associated neural activity responds to changing external or internal conditions’.	La actividad externamente visible de un animal, en la cual un patrón coordinado de actividad sensorial, motor y actividad neural asociada responde a cambios en las condiciones externas o internas.
(3) Starr & Taggart (1992, Glossary): ‘A response to external and internal stimuli, following integration of sensory, neural, endocrine, and effector components. Behavior has a genetic basis, hence is subject to natural selection, and it commonly can be modified through experience’.	Una respuesta a estímulos internos y externos, que sigue a la integración de componentes sensoriales, neurales, endócrinos y efectores. El comportamiento tiene bases genéticas, por lo que es sujeto de selección natural, y comúnmente puede modificarse a través de la experiencia.
(4) Wallace et al. (1991, Glossary): ‘Observable activity of an organism; anything an organism does that involves action and/or response to stimulation’.	Actividad observable de un organismo; cualquier cosa que un organismo hace que involucra acción y/o respuesta a una estimulación.
(5) Raven & Johnson (1989, page 1119): ‘Behavior can be defined as the way an organism responds to stimulation’.	Comportamiento puede ser definido como la forma en que un organismo responde a la estimulación.
(6) Davis (1966, page 2): ‘What an animal does’. (Note that the same text includes a section on behaviour of plants; see below.)	Lo que un animal hace (Nótese que el mismo texto incluye una sección sobre el comportamiento de las plantas; ver abajo)
(7) Davis (1966, pp. 2, 4–5): What an animal (or plant) does.	Lo que un animal (o planta) hace
(8) Grier & Burk (1992, page 4): ‘All observable or otherwise measurable muscular and secretory responses (or lack thereof in some cases) and related phenomena such as changes in blood flow and surface pigments in response to changes in an animal’s internal and external environment’.	Toda respuesta muscular y secretoria (o falta de ella en algunos casos) observable o medible de alguna forma, y los fenómenos relacionados, tales como cambios en el flujo sanguíneo y en pigmentos de superficie, en respuesta a cambios en el ambiente externo e interno de un animal.

Respecto de la encuesta, recibieron 181 respuestas, de las que procesaron 174.

Los ejemplos recibieron una aprobación del 4.6% (un escarabajo es arrastrado por una corriente fuerte) al 99,1 % (bandadas de gansos vuelan en formación en V). Las definiciones, fueron del 7,6% (el comportamiento siempre implica movimiento) al 87,1% (un comportamiento es siempre en respuesta a un estímulo o conjunto de estímulos que pueden ser tanto externos como internos) Ninguno recibió 100%.

Puestos a analizar las respuestas, cuatro afirmaciones obtuvieron un acuerdo igual o mayor al 64% (aprobación general):

- 1.- Un cambio del desarrollo usualmente no es comportamiento.
- 2.- El comportamiento siempre es influenciado por procesos internos del individuo.
- 3.- El comportamiento es algo que el individuo en su totalidad hace, no las partes u órganos que lo forman.
- 4.- Un comportamiento es siempre en respuesta a un estímulo o conjunto de estímulos que pueden ser tanto externos como internos.

Siete tuvieron un acuerdo igual o menor del 24% (desaprobación general):

- 1.- El comportamiento es siempre una respuesta a un estímulo externo
- 2.- Un comportamiento es siempre una acción, más que la falta de una acción.
- 3.- La gente puede decir qué es y qué no es un comportamiento, sólo con verlo.
- 4.- El comportamiento siempre implica movimiento.
- 5.- El comportamiento es siempre la acción de individuos, no de grupos.
- 6.- En humanos, todo lo que no está bajo control consciente no es comportamiento.
- 7.- El comportamiento es siempre realizado mediante actividad muscular.

Los dos ítems que quedan, no fueron ni desaprobados ni aprobados fuertemente.

- 1.- Todos los comportamientos son observables, registrables y medibles directamente.
- 2.- El comportamiento es algo que sólo los animales (incluyendo las personas) hacen, pero no otros organismos.

Respecto de los ejemplos, 7 cumplieron el criterio:

- 1.- Una esponja bombea agua para obtener comida (b,m).
- 2.- Una araña construye una red.
- 3.- Una persona decide no hacer nada mañana si llueve (b,c,g,j,m).
- 4.- Un grupo de algas unicelulares nada hacia el agua con una alta concentración de nutrientes (f,h,k,m).
- 5.- Bandadas de gansos vuelan en formación en V (h).
- 6.- Un perro saliva anticipando el momento de alimentarse (b,g,i,m).
- 7.- Manadas de cebras se rompen durante la estación de crianza y se vuelven a formar después (h).

Los 7 siguientes, fueron rechazados como ejemplos de comportamiento:

- 1.- Un conejo desarrolla piel gruesa en el invierno (a,g,i,m).
- 2.- Una persona suda en respuesta a aire caliente (g,i,l,m).
- 3.- Un escarabajo es arrastrado por una corriente fuerte (f,m).
- 4.- Un caballo se vuelve artrítico con la edad (a,b,e,g,m).
- 5.- Un ratón flota en gravedad cero en el espacio exterior (e,f,g,m).
- 6.- Una rana orbita el sol junto con el resto de la Tierra (f,m).
- 7.- Un gato produce insulina a causa del exceso de azúcar en su sangre (b,g,i,m).

Los siguientes 6, fueron calificados en forma divergente

- 1.- Las hormigas son fisiológicamente capaces de poner huevos pero no lo hacen porque no son reinas (c,g).
- 2.- Los estomas de una planta se cierran para conservar agua (i,k,m).
- 3.- Una planta dobla sus hojas hacia una fuente de luz (k,m).
- 4.- El corazón de una persona late fuerte después de una pesadilla (b,i,l).
- 5.- A una rata no le gusta la comida salada (b,c,g,j,m).
- 6.- Un camaleón cambia de color en respuesta a la luz solar (g,m).

Se encontraron muchos efectos estadísticos significativos en las respuestas basándose en la sociedad de afiliación y el nivel de formación, así como en sus interacciones, en 12 de las 33 respuestas.

Es así como el 52% de los que respondieron, incluyendo aquí el 51% de los que se identificaron como profesionales del tema, se contradijeron, 26% varias veces.

Al contar ese 52% se descartaron las preguntas más debatibles, por ejemplo por posibles interpretaciones o lecturas descuidadas. Si las contaban, el nivel de inconsistencia llegaba al 90%.

¿Y entonces?

Tanto novatos como expertos se apoyan en elementos inferenciales más que definiciones, para determinar qué significa la palabra “comportamiento”.

No hubo una sola pregunta con consenso absoluto, de hecho, 13 de 33 no alcanzaron el 75% de consenso.

Los autores ofrecen una nueva definición, que ellos creen que 1.- es operacional, porque permite incluir o excluir todos (salvo 1) los fenómenos sugeridos, 2.- es esencial porque se basa en lo que los participantes dicen, y por lo tanto es una formalización de los enfoques, 3.- es ampliamente aplicable, porque evita sesgos taxonómicos y se puede aplicar a todo organismo viviente, y 4.- es sucinta.

Comportamiento son las respuestas internamente coordinadas (acciones o inacciones) del organismo viviente como un todo (individual o grupal) a estímulos internos y/o externos, excluyendo las respuestas más fácilmente comprensibles como cambios en el desarrollo.

Los procesos de desarrollo están ampliamente excluidos de la definición, porque son generalmente más lentos que los fenómenos considerados como comportamiento, y se basan principalmente en programas ontogenéticos especificados en la genética del individuo. Estos programas pueden ser influenciados por el ambiente y circunstancias interiores, pero generalmente esas modificaciones son relativamente lentas.

Mientras que el comportamiento necesariamente se basa en procesamiento interno de la información por parte del individuo, no se considera a ese proceso en sí mismo como una respuesta, y por lo tanto, no se lo toma por comportamiento.

La cognición, definida como los mecanismos por los que el animal adquiere, procesa, almacena y actúa sobre información del ambiente, no es incluida. El comportamiento incluye acción.

Si la respuesta que vemos es más simple y útilmente explicable mediante procesos en los niveles celular, tisular o de órganos, cae fuera de la definición de comportamiento.

Las definiciones son en algún sentido arbitrarias y dinámicas. Reflejan el conocimiento consensuado del momento. Como tales, son importantes como expresiones de la perspectiva conceptual corriente, son útiles y proveen una guía para estudiantes y profesionales de la disciplina.

Un colega, Glauco Machado, decidió replicar esta investigación, y profundizarla, en Brasil.⁹

Esto que sigue es, de esa conferencia, lo que tiene que ver con nuestro tema, y está aquí con permiso de Glauco.

Aplicó el mismo cuestionario a los colegas brasileños.

Primera sorpresa: él (Glauco) no figura en el listado de etólogos brasileños...

Tomamos las tablas de su presentación.

⁹ Machado, Glauco . (2013). Diga-me com quem andas e nao! te direi quem és: escolas e panelas na etologia brasileira. Anais Do XXXI Encontro Anual De Etologia.Instituto de Psicologia – USP

AFIRMAÇÕES COM ALTA APROVAÇÃO	Anim. Behav. (n = 174)	Este es- tudo (n = 42)
Uma mudança no desenvolvimento (developmental change) geralmente não é comportamento.	65%	36%
Comportamentos são sempre influenciados por processos internos do indivíduo.	81%	52%
Comportamento é algo que todo o indivíduo faz, e não órgãos ou partes isoladas que compõem um indivíduo.	75%	38%
Um comportamento é uma resposta a um estímulo ou conjunto de estímulos que podem ser tanto internos ou externos ao indivíduo.	81%	95%

AFIRMAÇÕES COM ALTA REPROVAÇÃO	Anim. Behav. (n = 174)	Este es- tudo (n = 42)
Comportamento é geralmente algo em resposta a um estímulo externo.	17%	40%
Comportamento é sempre uma ação, e não uma ausência de ação.	17%	5%
Pesquisadores podem determinar o que é e o que não é comportamento apenas observando o indivíduo.	14%	43%
Comportamento sempre envolve algum tipo de movimento.	8%	0%
Em humanos, qualquer conduta que não está sob controle consciente não é comportamento.	9%	10%
Comportamentos são sempre executados por atividade muscular.	19%	5%

COMPORTAMENTOS COM ALTA APROVAÇÃO	Anim. Behav. (n = 174)	Este es- tudo (n = 42)
Uma esponja bombeia água para obter alimento.	83%	76%
Uma aranha constrói uma teia.	100%	98%
Uma pessoa decide não fazer nada em uma tarde chuvosa.	80%	95%

Um grupo de algas unicelulares se desloca na direção do alimento em um meio de cultura.	87%	67%
Um bando de gansos na típica formação em forma de V invertido.	100%	90%
Um cachorro saliva em antecipação à hora da alimentação.	83%	64%
Uma manada de zebras se dispersa durante a estação de acasalamento e depois volta a se agregar.	100%	93%

AFIRMAÇÕES COM ALTA REPROVAÇÃO	Anim. Behav. (n = 174)	Este estudo (n = 42)
Um coelho desenvolve pelos mais grossos no inverno.	14%	14%
Uma pessoa sua em uma sala quente.	24%	29%
Um besouro é arrastado por uma corrente de água.	3%	5%
O coração de um cavalo se torna arritmico com a idade.	6%	10%
Um cachorro flutua na gravidade zero do espaço.	10%	2%
Um sapo orbita ao redor do Sol juntamente com toda a Terra.	5%	2%
Um gato produz insulina em resposta ao excesso de açúcar em seu sangue.	17%	21%

Como verán, algunos resultados se parecen a los de la ABS, otros no. Es decir, ni siquiera son iguales. Pero no muestran regularidades determinantes.

Glauco fue más allá.

Organizó a los investigadores por escuelas y por grupos de investigación.

La escuela es el equivalente al linaje; para cada etólogo, se preguntó quién lo dirigió en sus tesis, y a quién dirigió (la descendencia).

Para los grupos de investigación, se tuvo en cuenta:

1. Título de grado (Biología, Psicología)
2. Institución de graduación
3. Masters (Biología Evolutiva, Ecología, Entomología, Oceanografía, Psicología, Zoología)
4. Institución de la Maestría

5. Doctorado (Biología Evolutiva, Ecología, Entomología, Fisiología, Genética, Oceanografía, Psicología, Zoología)
6. Institución de doctorado
7. Postdoctorado (no lo hizo, hecho en Brasil, realizado en el extranjero)
8. Institución donde trabaja
9. Principal área de actividad (Ecología comportamental, Conservación, Fisiología, Historia natural, Psicología, Sistemática)
10. Grupo taxonómico (anfibios, arácnidos, crustáceos, aves, insectos, mamíferos, peces)

Y más o menos previsiblemente, no encontró ninguna regularidad. Ni la escuela, ni el grupo de investigación, permitían predecir qué definiciones iban a aprobar o desaprobado, y qué ejemplos iban a aceptar o rechazar.

Al final, resulta que etología... es lo que hacen los etólogos.

La propuesta original

La noción de las cuatro preguntas fue expuesta por Tinbergen¹⁰.

Como veremos a lo largo de este texto, no se trata de la primera exposición; sí de la que logró colocar este esquema conceptual en el centro del quehacer que llamamos etología.

Así que primero, alguna información sobre el autor.

Unas palabras sobre Tinbergen

¿Quién es Tinbergen?

Tinbergen, Nikolaas nació en La Haya en 1907, estudió y, luego, enseñó en la Universidad de Leiden a la vez que realizaba observaciones sobre la conducta de insectos y aves.

Pasó un año en Groenlandia y fue recluido de 1942 a 1945, bajo la ocupación alemana de Holanda durante la Segunda Guerra Mundial.

Luego volvió a Leiden, pero en 1949 se trasladó al departamento de zoología de la Universidad de Oxford, donde fue profesor contratado desde 1960 y catedrático titular desde 1966. Su libro *The study of instinct* (1951), orientado según la obra de LORENZ, constituyó la culminación de 1ª teoría del instinto en ETOLOGIA con un sistema jerárquico de la conducta instintiva que termina en el acto consumatorio. Desde Oxford, Tinbergen ejerció un influjo profundo en el desarrollo de la etología británica a través de sus ex discípulos y de sus propios trabajos, especialmente sobre las gaviotas. Los

¹⁰ Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20(4), 410-433.

«cuatro porqués» de Tinbergen se han hecho característicos del moderno enfoque de esa disciplina. Más tarde, junto con su esposa, estudió el autismo infantil (*Early autism*, 1972). Compartió con von Frisch y con Lorenz premio Nobel de fisiología y medicina en 1973¹¹. Murió en 1988. (para mayor información ver Kruuk , 2003)¹²

Sus cuatro preguntas aparecen como tales, analizadas y comentadas, en su “Estudio del instinto”, directamente en la introducción. Dice:

El frontispicio de esta obra muestra un gasterósteo (*Gasterosteus aculeatus*) macho, sexualmente activo, reaccionando (o sea, atacando) a su imagen en un espejo. Tal respuesta sólo se presenta frente a otros machos de la misma especie que violan su territorio.

Esta observación, como todas las demás sobre comportamiento animal, por más triviales que puedan parecer, dan pie a una pregunta sobre la cual se basa el estudio científico del comportamiento, o sea la etología: ¿Por qué se comporta el animal como lo hace?

Dicha pregunta abarca una serie bastante compleja de problemas. Como veremos, en el caso particular arriba citado, un factor corresponde a cierto tipo especial de estímulo visual. La sencilla prueba mostrada en la figura, es decir, el colocar un espejo ante el animal, demuestra la índole visual del estímulo y representa el primer paso en el estudio del mismo.

Otro factor causal es de naturaleza interna. El hecho de que esta respuesta sólo se dé machos durante la fase reproductora sugiere que las hormonas sexuales desempeñan algún papel. Si esto pudiera demostrarse mediante experimentos, ello representaría otro paso más hacia la solución de los problemas causales.

Tanto los estímulos externos como las hormonas suelen influir sobre el comportamiento a través del sistema nervioso. Por ello, nuestra primera tarea, después de estudiar el estímulo sensorial y la hormona responsable, sería investigar lo que sucede en el sistema nervioso. Al describir con precisión el tipo particular de comportamiento mostrado en el caso en cuestión, veremos que intervienen muchos músculos, cada uno de los cuales se contrae hasta cierto grado y en coordinación con los demás músculos. Ello indica la complejidad de los procesos nerviosos que toman parte en esta acción aislada.

De esta manera, el problema de la estructura causal subyacente en el comportamiento, lleva a estudiar las funciones de los órganos sensoriales, de las hormonas, del sistema nervioso, de los músculos y, sobre todo, de la coordinación entre estas funciones y su integración hasta constituir el acto de comportamiento como un todo.

Sin embargo, si solucionáramos este problema particular si descubriéramos el mecanismo fisiológico que actúa en el animal objeto de estudio sólo habríamos contestado a una parte de la cuestión causal total. Dado que el animal alcanza su tamaño definitivo

¹¹ Tomado de Harré, R., & Lamb, R. (1991). *Diccionario de Etología y aprendizaje animal*. Barcelona, España. Paidós

¹² Kruuk, H. (2003). *Niko's nature: the life of Niko Tinbergen and his science of animal behaviour*. OUP Oxford.

como resultado de un proceso de desarrollo que se inicia en el unicelular, la descripción y la explicación causal de su desarrollo son más que extensiones naturales de nuestro estudio causal. En otros términos, es parte de nuestra tarea el estudiar también la ontogenia del comportamiento.

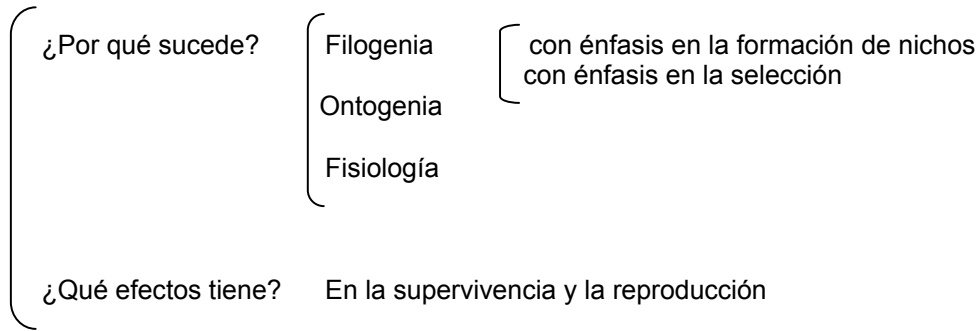
También deseamos saber cómo el animal que posee dichos mecanismos de crecimiento y funcionamiento adulto ha evolucionado en el transcurso de la historia, como sabemos que ha tenido que hacer. Así, querámoslo o no, insensiblemente pasamos al estudio de la evolución del comportamiento. Aun dadas las dificultades especiales con que tropezamos en este punto, dificultades inherentes a todo intento de seguirle el rastro a cualquier proceso histórico, hemos de considerar el estudio de la evolución como una consecuencia natural del estudio causal del comportamiento actual.

Para volver a nuestra pregunta básica, "¿por qué?", es obvio que la misma abarca un campo mayor que el correspondiente al problema de las causas. Cuando mediante experimentos, como veremos más adelante, observamos que el comportamiento peculiar del gasterósteo macho tiende a atemorizar y espantar a otros machos, concluimos que ese animal se comporta como lo hace con el fin de defender su territorio contra la intrusión de los demás machos. O para decirlo más objetivamente: el significado biológico de su comportamiento consiste en rechazar a otros machos. El enfocar de este modo a la función servida por una actividad es otra manera de contestar a la pregunta: ¿por qué?

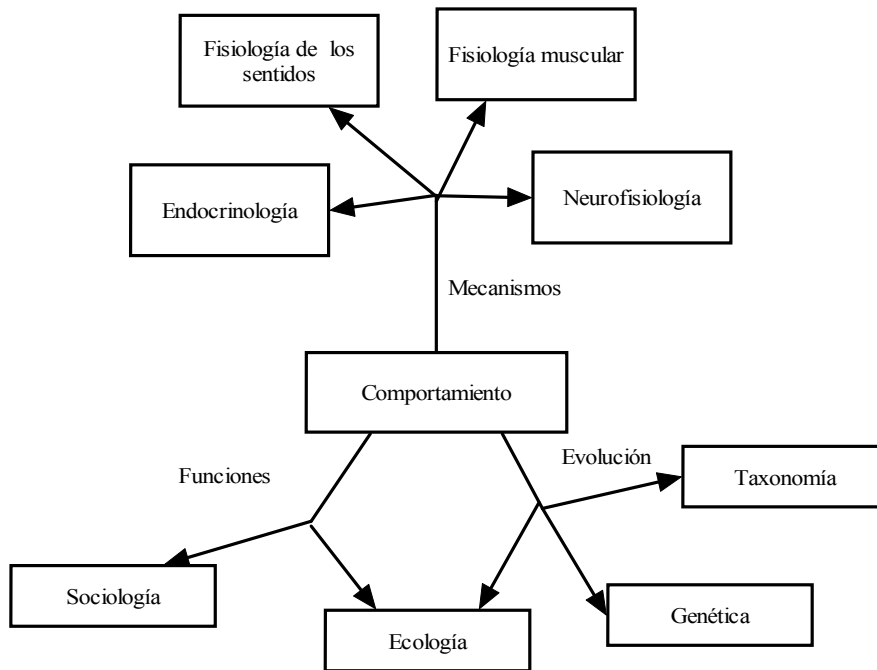
Por lo tanto, el problema fundamental se escinde en varios problemas más o menos separados, cada uno de ellos objeto de un campo especial de la ciencia. La investigación de los mecanismos que actúan en el animal en plena acción está relacionada con la fisiología de los sentidos y especialmente con la neurofisiología, la endocrinología y, en menor grado, con la fisiología muscular. El estudio de la evolución está conectado con la taxonomía, la ecología y la genética; el de las funciones del comportamiento posee aspectos ecológicos y sociológicos¹³.

Esto puede sistematizarse, clasificando las preguntas que se formulan en la investigación. Sobre cada comportamiento, pueden realizarse una serie de preguntas, formalizadas por Niko Tinbergen en el trabajo que comentamos al principio:

¹³ Tinbergen, N. (1981). El estudio del instinto. (10ª de.). Siglo XXI editores



Y podemos sintetizar la interrelación de disciplinas que este autor propone con un grafo:



La mayoría de los trabajos actuales que se ocupan de estas cuatro preguntas, reemplazan el apartado de Fisiología por el de sistemas de control; esto es, toda la estructura de flujo de información que es causa inmediata de lo que vemos. Aquí, las causaciones operan muchas veces en la vida de un individuo. Es una escala temporal restringida.

Las preguntas sobre la ontogenia, sobre cómo aparece, se desarrolla y establece una conducta en la vida de un individuo establecen otro nivel temporal de explicación: la escala de una vida.

Un tercer nivel temporal para las causas son las filogenéticas, las que tratan de establecer de qué manera, en el curso de la evolución, pudo surgir lo que observamos.

Se insiste en que debemos distinguir dos tipos de explicaciones de tipo filogenético: las que hacen énfasis en la formación de nichos y las que hacen énfasis en la selección.

Del primer grupo más adelante analizaremos un ejemplo, el de las ratas que colonizaron un bosque de coníferas, comportándose como ardillas¹⁴. Del segundo, el propio Darwin indicó que

¹⁴ Aisner, R., & Terkel, J. (1992). Ontogeny of pine cone opening behaviour in the black rat, *Rattus rattus*. *Animal Behaviour*, 44(2), 327-336.

podía representar toda una vía evolutiva. La selección sexual es tratada en un aparte de su obra “El origen de las especies”. Incluso, en su lista de posibles factores de cambio, menciona varios relacionados con el comportamiento:

- Selección natural
- Variaciones "sin importancia para la prosperidad de la especie" que se transmiten (neutralismo)
- Uso y desuso (caracteres adquiridos)
- El comportamiento como agente independiente (membranas interdigitales en los perros acuáticos)
- Leyes de crecimiento y acción recíproca
- Selección sexual
- Tendencias a cambiar en una dirección

Si bien aquí podemos reconocer algo de la base de Lamarck, el caso es que ya proponía a la conducta como un agente autónomo en términos de selección.

Lo que sigue es un resumen de esa presentación original, un homenaje al cumpleaños de Lorenz, respetando los apartados en los que el autor organizó su discurso.

Etología: una rama de la biología

La forma más sencilla de caracterizar la etología es como “el estudio biológico del comportamiento”. Se distingue por un fenómeno observable (comportamiento, o movimiento) y por un tipo de abordaje, un método de estudio (el método biológico).

Para esa fecha, el autor advierte que no existía una imagen pública consistente en la etología, y que aún los etólogos no habían logrado un consenso en su definición.

Huxley gusta de hablar de los tres problemas mayores de la biología. Causación, valor de supervivencia, y evolución. A ellos, Tinbergen agrega un cuarto, el de la ontogenia.

Asume que existe un solapamiento de los campos cubiertos por estas preguntas, no obstante cree al igual que Huxley que es útil distinguir entre ellas, e insiste en que una ciencia etológica integral y coherente debe prestar la misma atención a cada una de las preguntas y a su integración.

Observación y descripción

Los etólogos tienen un punto de partida inductivo, lo que requiere una descripción del fenómeno analizado.

Algo que los etólogos tempranos tienen en común es el deseo de regresar a un punto de partida inductivo, a la observación y descripción. En cierto sentido, este “retorno a la naturaleza” es una reacción contra la tendencia prevaleciente en la psicología de concentrarse en unos pocos fenómenos observados en un puñado de especies, mantenidas en ambientes empobrecidos; y

responde a la necesidad de salir a ver por sí mismos lo que hacían los animales con todos esos órganos retratados en libros de anatomía, preparados descoloridos, y disecciones.

Se tiende a pensar el etograma como una publicación de unos cientos de páginas que contienen todo lo que queremos conocer de la especie.

El tema no es sencillo. La descripción no es, no puede ser, al azar; es de hecho altamente selectiva, y la selección es realizada con referencia a los problemas, hipótesis y métodos que el investigador tiene en mente. En los días tempranos de la etología, estas limitaciones a las descripciones no eran siempre obvias. Por ejemplo, cree el autor, porque muchos no eran lo suficientemente conscientes de sus objetivos restringidos, y ciertamente no estaban atentos a los criterios que usaban en la selección, ni al tipo de datos que necesitaban.

Incluso con los procedimientos más económicos, la cantidad de descripción que debe realizarse se mantiene grande, tanto que con el tiempo acabaremos llegando a colocar el material descriptivo en bibliotecas o archivos (incluso de películas) más que a publicarlo en las revistas usuales.¹⁵

La etología siempre requerirá naturalistas y observadores, tanto como experimentadores.

Causación

Lorenz hace tres afirmaciones:

- 1.- Los animales poseen características comportamentales, del mismo modo que poseen ciertas características estructurales y fisiológicas.
- 2.- Lo que llamamos comportamiento es, aún en su forma más simple, algo más complejo que el tipo de movimientos que son objeto de los estudios fisiológicos.
- 3.- La iniciación, coordinación y finalización de los patrones motores es controlada por el mundo externo en un grado menor que el supuesto por los fisiólogos de los reflejos.

1.- La primera afirmación lleva a Lorenz a considerar los patrones de comportamiento (y por implicancia, los mecanismos subyacentes) como órganos, atributos con funciones especiales a las que están intrincadamente adaptados.

El tratamiento de los patrones conductuales como órganos ha quitado obstáculos para el análisis y facilitado el estudio de las causas. Condujo a la comprensión de que cada animal está dotado con una maquinaria conductual limitada y compleja, la que (si es despojada de las variaciones por diferencias ambientales durante la ontogenia, y los efectos inmediatos de las fluctuaciones del ambiente) es sorprendentemente constante a través de las especies o poblaciones. Considerar la repetitividad del comportamiento ha estimulado el análisis causal de una gran cantidad de propiedades que se descubrió que eran especie-específicas en lugar de ser interminablemente variables. No obstante, encontrar comportamientos especie-específicos no implica que todos sean innatos (ontogenéticamente independientes del ambiente).

¹⁵ Y quede claro: no existía Internet ni siquiera como delirio de la ciencia ficción.

2.- Lorenz pone énfasis en la complejidad de los fenómenos comportamentales, lo que sólo es aparentemente contradictorio con su inclinación a simplificar las explicaciones fisiológicas.

Un ejemplo, es la falta de retroalimentación negativa en su modelo psíquico.

Los etólogos actualmente (es decir, en la fecha de esa publicación, 1963) están evitando esas simplificaciones excesivas, sin abandonar la aplicación de procedimientos estrictamente analíticos que fueron iniciados en el trabajo de KL. La tierra de nadie entre la etología y la neurofisiología, está siendo invadida desde ambos lados. El acercamiento entre ambas ha sido tan grande que a veces se hace difícil decir dónde termina una y dónde comienza la otra. En realidad hay un gradiente en el que en un extremo está el análisis del comportamiento y en el otro, la biología molecular.

Mientras los objetivos y los métodos comunes unen estos campos, es el tipo de pregunta que se formula lo que importa en este contexto.

3.- En el tercer postulado, hace hincapié en la parte de control que tienen sobre el comportamiento factores causales internos.

El análisis de los mecanismos causales del comportamiento, iniciado por la etología, se mueve hacia una fusión con campos convencionalmente cubiertos por la neurofisiología y la psicología fisiológica. Los límites están desapareciendo y nos estamos moviendo en una fisiología del comportamiento, que desciende desde el comportamiento del individuo y aún del supra-individuo hasta la biología molecular.

Debería haber un nuevo nombre para este campo, que no es etología porque tiene un enfoque más amplio y está concentrado en otros problemas; y además los etólogos no pueden adjudicarse el campo entero de la fisiología del comportamiento porque han trabajado tradicionalmente en niveles de integración mayores, concretamente en el animal intacto.

Propone el autor, para esta parte de la biología del comportamiento, el nombre *Fisiología del comportamiento*.

Debe entenderse por fisiología del comportamiento el estudio de las causas del movimiento con respecto a todos los niveles de integración.

Valor de supervivencia

Un órgano es algo que una especie ha evolucionado como un medio para sobrevivir, algo de lo cual debe estudiarse su contribución a la supervivencia, y sus causas.

No debe confundirse el estudio del valor de supervivencia, con el de la selección natural.

El estudio de la causación es el de los eventos precedentes que pueden mostrarse como contribuyendo a la ocurrencia del comportamiento. En estos estudios, el efecto es el comportamiento, y se pretende averiguar las causas.

Los procesos de la vida también tienen efectos y el estudio del valor de supervivencia trata de encontrar qué efecto del proceso observado contribuye a la supervivencia, y si esta contribución existe, cómo la supervivencia es promovida, y cómo es promovida mejor por ese proceso,

y no por otros ligeramente diferentes. En este caso, el comportamiento es la causa, y se busca averiguar los efectos.

El hecho de que tendamos a distinguir tan claramente entre el estudio de las causas y el estudio de los efectos, se debe a lo que podemos llamar un accidente de la percepción. Observamos comportamiento más fácilmente que supervivencia, y es por eso que empezamos a estudiar desde un punto arbitrario del flujo de eventos. Si partiéramos de la supervivencia, nos preguntaríamos ¿cómo hace un animal -un sistema inestable, "improbable"- para sobrevivir? Ambos campos pueden fusionarse en uno: el estudio de la causación de la supervivencia. Pero el comportamiento es lo que observamos directamente, no la supervivencia. Por eso empezamos por él.

La cuestión del valor de supervivencia involucra, por supuesto, mucho más que la demostración de que el pico le es útil al ave; debemos saber por qué un pico de ese tamaño y forma está mejor ajustado a la alimentación en ese ambiente.

Lorenz proponía criar animales en un ambiente parcialmente artificial, y prestar atención a los comportamientos "mal disparados". Así, el observador lo ve mal adaptado, pero entiende que debe servir para algo.

Su fuente principal de inspiración es la comparación.

La similitud puede deberse a afinidad, a descendencia común; o puede deberse a evolución convergente. Es esta convergencia la que lleva la atención a problemas funcionales.

Primero, a medida que uno se familiariza con una especie, descubre más y más aspectos con un posible valor de supervivencia.

Segundo, las intuiciones sobre valor de supervivencia deben, cuando es posible, ser sometidas a experimentos. A pesar de los obstáculos de naturaleza práctica, debe encontrarse el modo.

Tercero, la demostración experimental del valor de supervivencia involucra una serie de pasos. Mucha de esta evidencia no está completa, pues se obtiene en situaciones diferentes del medio natural.

Hay dos razones adicionales para estudiar el valor de supervivencia.

Primero, la zoofisiología deriva, y a su vez genera, muchas de sus inspiraciones, del conocimiento o corazonada acerca del valor de supervivencia.

Segundo, la parte jugada por la selección natural, no puede entenderse sin un apropiado estudio del valor de supervivencia.

Ontogenia

Mientras los psicólogos animales exploran los modos en que los distintos tipos de aprendizaje dan cuenta de la ontogenia del comportamiento, los etólogos prestan más atención los caracteres no aprendidos de muchos aspectos del comportamiento animal.

El autor caracteriza el fenómeno como “cambios en la maquinaria del comportamiento durante el desarrollo”. No es lo mismo que cambios en el comportamiento durante el desarrollo. Por ejemplo, un ave empieza a comer caracoles, porque han aparecido los caracoles, no el comportamiento. Sólo si el ambiente permanece constante, es posible concluir que la maquinaria conductual ha cambiado.

Se debe distinguir entre las influencias ambientales y las internas.

En ontogenia, la conclusión de que cierto cambio es controlado internamente (es “innato”) se alcanza por eliminación.

El término innato se puede aplicar a caracteres, a diferencias o a potencialidades, o a procesos de desarrollo, y no es lo opuesto a “aprendido”, es lo puesto a “inducido por el ambiente”.

Muchos patrones de comportamiento son al mismo tiempo innatos y aprendidos, o parcialmente innatos y parcialmente aprendidos.

Lorenz usó la frase “el entrelazamiento doma el instinto”, para referirse a procesos de aprendizaje intercalados con procesos no aprendidos, en la cadena de comportamiento.

Muchas interacciones con el ambiente que resultan en un aumento de eficiencia son aditivas con cierta maquinaria que ya era funcional.

En el control de estos cambios, se distinguen influencias internas y externas.

Uno recibe la primera indicación de un control interno al verse la no efectividad de ciertas propiedades ambientales, pero la demostración final de este tipo de control, debe venir de interferencia directa con los eventos internos.

Hay dos métodos para “programar” al individuo: la interacción evolutiva de ensayo y error con el ambiente que resulta en la especialización de las instrucciones genéticas, y la interacción ontogenética entre el individuo y el ambiente que toma la forma de ensayo y error, cuando la evolución no ha provisto una dirección precisa al proceso ontogenético.

Tinbergen insiste en que el abordaje biológico de KL ha influenciado este aspecto de la etología, aun cuando su evaluación del rol de los determinantes internos podría haber estado del lado optimista.

La clasificación de cuatro problemas de la biología es más pragmática que lógica.

Debemos aplicar la cuestión “¿para qué?”, la del valor de supervivencia, también a la ontogenia. Debemos preguntarnos por el valor de supervivencia de los distintos tipos de control ontogenético.

La ontogenia continúa más allá del periodo de crecimiento, y la causación del comportamiento del adulto entra en ella.

Evolución

Raramente existe “comportamiento fósil”.

El estudio evolutivo tiene dos objetivos principales. Elucidar el curso que la evolución debió haber tomado, y revelar su dinámica.

La primera tarea se realiza mediante la comparación de grupos de especies estrechamente relacionadas.

La tendencia es aplicar los mismos métodos que se emplean en taxonomía. Juzgamos la afinidad por el criterio de preponderancia de caracteres compartidos, particularmente los que consideramos no convergentes.

Las clasificaciones basadas en taxonomía del comportamiento han coincidido con las ya existentes.

Los trabajos sobre dinámica de la evolución pueden consistir en dos grandes partes: el control genético del comportamiento especie-específico, y el estudio de la influencia de la selección en la evolución del comportamiento. Esto se puede abordar de dos maneras: el estudio del valor de supervivencia de los caracteres especie-específicos, y por otro lado, la aplicación directa de presiones de selección y del estudio de sus resultados a lo largo de generaciones.

Cuando uno encuentra que cierta característica tiene valor de supervivencia, cuando se ha visto que desviaciones de la norma llevan a menor éxito, puede sacar la conclusión de que existe una presión de selección que impide que la especie se desvíe de su actual situación.

Conclusión

Parece que está aumentando (en aquella fecha, 1963) la conciencia de la unidad fundamental de la biología del comportamiento, y la comprensión de que etología es más que fisiología del comportamiento, tanto como biología es más que fisiología.

Las cuatro respuestas

¿De qué manera se responden las cuatro preguntas? En este contexto (la etología), mediante observaciones, ya sean experimentos o a campo. Es decir, el tipo de observaciones que Klimovsky¹⁶ ha categorizado como controlada y experimental.

Por eso, para cada una de las preguntas, examinaremos casos de respuesta.

Razonar mediante ejemplos no es la mejor manera de razonar.

Pero como para entender lo que se dice hay que decir qué se hizo para decirlo, los casos que trataremos servirán como una manera de invocar la imaginación disciplinada, que es nuestra herramienta.

Así que a partir de ahora, al tratamiento de cada pregunta, lo acompañará el análisis de al menos un caso. Y recordemos que puede, para un mismo objeto, contestarse más de una pregunta.

Y en todos los casos, ese objeto, un comportamiento, se define de manera etogramática, es decir, describiendo los cambios de postura y posición de las partes del cuerpo.

¹⁶ Klimovsky, G. (1997). Las desventuras del conocimiento científico. (3ª ed.). Buenos Aires, Argentina. AZ editora.

¿Por qué sucede, en términos de Filogenia?

¿Qué decimos cuando decimos evolución?

Pueden interpretarse las teorías de la evolución como intentos de explicar la diversidad, presente y pasada, de las formas vivas. Como vimos antes, una de las ideas centrales de estas teorías, es que unas formas derivan de otras, por algún proceso. La selección natural es uno de estos procesos: Darwin propone que existe selección natural, cuando ve reproducción diferencial, y no puede identificar acción humana alguna que la produzca.

Revisemos esto: reproducción diferencial significa que los individuos o poblaciones comparadas, son de similar categoría, y sin embargo uno de los términos de la comparación, está dejando más descendencia que el otro, y esta diferencia no se debe al azar: se trata de éxito reproductivo diferencial no aleatorio.

La idea de Darwin estaba (está) directamente tomada de la selección que hacen los criadores de su ganado. Por eso la llamó natural, en contraposición a la artificial, que actuaría de la misma manera, pero esta vez el agente de selección sería el productor.

Los productores eligen de entre su ganado aquellos individuos que presentan alguna característica que les interesa.

Como contrapartida, la selección natural sería el proceso por el cual, algún cambio confiere ventaja en la reproducción, con lo cual aumenta su presencia en la generación siguiente. Esta es la segunda *pata* de la propuesta de Darwin: la variabilidad en el seno de los grupos.

Esta variabilidad, sería originada por cambios al azar en el material genético, las *mutaciones*.

Debemos prestar aquí atención al detalle de que es la reproducción el mecanismo desde el que se da respuesta a las dos preguntas: el origen de los individuos, y la diferenciación de los grupos de individuos (las especies). La reproducción (formación de nuevos seres) y la especiación (formación de nuevos tipos de seres) son parte de un mismo mecanismo.

Aquí, azar implica que el cambio, la mutación, no aparece cuando es necesaria, sino por leyes de tipo estadístico.

Como no podía ser de otra manera, esto, a veces, está muy cerca de no ser cierto; se han estudiado bacterias que, ante grandes cambios ambientales, aumentan sus tasas de mutación, con lo que aumenta a posibilidad de que aparezca alguna forma que pueda lidiar con el nuevo entorno. Y los actuales hallazgos sobre procesos epigenéticos también son una cierta desviación a tener en cuenta.

El advenimiento del gen como explicación del nexo fenoma / genoma cambió el sentido de la selección natural: se propuso que actuaba sobre la frecuencia relativa de los genes en una población, y la ya abandonada noción *un gen / un carácter* proponía casi una mecánica para el proceso.

Aquí, una pausa: *un gen / un carácter* muestra, por lo menos, un problema de tipos lógicos. Mientras que el gen es relativamente fácil de identificar como una secuencia de ADN que codifica un polipéptido que luego devendrá proteína, ¿qué cosa es un carácter?

Según el diccionario, es el conjunto de rasgos con que se da a conocer una cosa. Pero los rasgos lo son en la descripción, y la descripción la hace el observador. No se trata de identificar un elemento que produce algo concreto, sino que es una elección, para la cual el criterio es la utilidad que ese rasgo tiene para el que la realiza.

Por ejemplo: agresividad, sociabilidad, tamaño relativo de un órgano. Y si aceptamos *un gen/ un carácter*, significa que debería haber una proteína para cada una de estas cosas. . .

El descubrimiento de los genes reguladores, y los genes pleiotrópicos liquidó en gran parte este desatino.

Por otra parte, lo que produce un gen es un polipéptido; ni siquiera una proteína, porque la proteína, en cuanto tal, tiene sus estructuras secundarias y terciarias, que no están especificadas en el ADN, sino que son un sub producto de la forma en que el ribosoma va uniendo los aminoácidos y de la manera que estos se pliegan al internarse en el citoplasma; por esto, una vez desnaturalizadas, muchas proteínas no pueden recuperar su estructura y su función, aunque lo que hizo el gen (la cadena de aminoácidos) sigue existiendo.

Los abusos han sido casi la norma en la historia del uso de la teoría de la evolución. Se llegó a proponer una competencia entre los genes, o una estricta selectividad de todo. No importa lo que se pudiera distinguir en un ser vivo, estaba allí producto de la selección natural.

Más exactamente: su presencia, su existencia, colaboraba en la reproducción diferencial de quien lo portaba.

Por supuesto, esto se infería en la mayoría, la gran mayoría, de las veces, sin ninguna verificación observacional – experimental posterior.

Este fenomenal despropósito, llevó a que se comenzará a negar la posibilidad de la selección natural. Porque como todo *tenía que ser* producto de ella, no había manera de contrastarla como hipótesis. En resumidas cuentas, se había convertido en un principio que como lo explicaba todo, en realidad no podía explicar nada.

Hasta que comenzó a aceptarse que no todo, necesariamente, estaba allí por selección natural.

Para ponerlo en las palabras de Zuleyma Tang, que esté adaptado, no significa que sea una adaptación. Nuestros dedos tienen la forma y tamaño exacto para peinarnos, pasando la mano con los dedos separados sobre la cabeza. Difícilmente esa haya sido una presión de selección; hasta donde sabemos, poder peinarnos con los dedos no (o no siempre) mejora nuestro éxito reproductivo, y los primates no humanos tienen dedos y el pelo en la cabeza, pero no se lo peinan. Un ejemplo menos pueril de esto es el de los bosteaderos de los mamíferos: pese a que servirían a los predadores para localizarlos, y a los parásitos para transmitirse, aparecieron, y probablemente la función de marcaje fue posterior a su existencia.

Esta *hipótesis de no selección* relaciona con otro tema: las preadaptaciones. Es decir, aquellos órganos, que filogenéticamente están casi formados antes de que se destinen a la función que acaban teniendo.

Sólo para mostrar el problema que se genera en torno a tomar la selección natural como el único agente evolutivo, veamos un texto de S. Gould sobre el tema.

Todas las ideas sutiles pueden ser trivializadas, incluso vulgarizadas, retratándolas en términos inflexibles, absolutos. Marx se sintió obligado a negar que fuera marxista, mientras que Einstein contendía con la gravemente errónea afirmación de que lo que él decía era que "todo es relativo". Darwin vivió para ver cómo se apropiaban de su nombre para defender un punto de vista extremista que él jamás compartió ya que el "darwinismo" ha sido definido a menudo, tanto en sus tiempos como en los nuestros, como la creencia de que virtualmente todo cambio evolutivo es producto de la selección natural. De hecho Darwin a menudo se quejaba, con una amargura insólita en él, de la apropiación indebida de su nombre. En la última edición del *Origen de las Especies* (1872) escribió: "Dado que mis conclusiones han sido muy deformadas últimamente, y se ha afirmado que yo atribuyo exclusivamente a la selección natural la modificación de las especies, permítaseme que haga notar que en la primera edición de este trabajo, y en las subsiguientes, incluí en una posición extremadamente conspicua a saber, en el final de la Introducción las siguientes palabras: "Estoy convencido de que la selección natural ha sido el principal, pero no el único medio de modificación". Esto no ha tenido repercusión alguna. Grande es el poder de la deformación continuada".

No obstante, Inglaterra alojaba un grupo de seleccionistas estrictos darwinianos en su sentido deformado y su líder era Alfred Russell Wallace. Estos biólogos sí atribuían todo cambio evolutivo a la selección natural. Consideraban cada partícula morfológica, cada función de cada órgano, cada comportamiento, una adaptación, un producto de la selección tendiente a la aparición de un organismo "mejor". Tenían una fe profunda en la "adecuación" de la naturaleza, en la perfecta adaptación de todas las criaturas a su medio ambiente. En un sentido peculiar estuvieron a punto de volver a introducir la idea creacionista de la armonía natural, substituyendo al dios benévolo por la fuerza omnipotente de la selección natural. Darwin, por otra parte, era un pluralista convencido, que contemplaba un universo de mezcolanzas. Él veía mucha adaptación y armonía, ya que creía que la selección natural tiene un lugar de preferencia entre las fuerzas evolutivas. Pero existen también otros procesos y los organismos exhiben toda una variedad de caracteres que no constituyen adaptaciones y no favorecen la supervivencia de un modo directo. Darwin hizo hincapié en dos principios que llevan al cambio no adaptativo: 1/ los organismos son sistemas integrales y un cambio adaptativo en una de sus partes puede llevar a modificaciones no adaptativas de otros caracteres ("corre-

laciones de crecimiento" en términos de Darwin); 2/ un órgano construido bajo la influencia de la selección para un papel específico puede ser capaz, como consecuencia de su estructura, de realizar también otras muchas funciones no seleccionadas.

Wallace planteaba la línea dura hiperseleccionista "el darwinismo puro" según sus propias palabras en un primer artículo en 1867, considerándola "una deducción necesaria a partir de la teoría de la selección natural".

De hecho, argumentaba que cualquier falta aparente de utilidad tan sólo puede ser reflejo de la insuficiencia de nuestros conocimientos, una argumentación notable, dado que hace que el principio de utilidad sea a priori imposible de descalificar: El aserto de la "inutilidad" en el caso de cualquier órgano, no es, y nunca podrá ser, la afirmación de un hecho, sino tan sólo una expresión de nuestra ignorancia acerca de su objeto u origen.

Todas las discusiones públicas y privadas que Darwin mantuvo con Wallace se centraron en su diferente valoración del poder de la selección natural. La primera vez que cruzaron las espadas fue por la cuestión de la "selección sexual", el proceso subsidiario propuesto por Darwin para explicar el origen de características aparentemente irrelevantes o incluso perjudiciales para la cotidiana "lucha por la supervivencia" (expresada primariamente en la alimentación y la defensa), pero que podían ser interpretadas como mecanismos para aumentar el éxito a la hora del apareamiento las elaboradas cornamentas de los ciervos o las plumas caudales del pavo real, por ejemplo. Darwin proponía dos tipos de selección sexual: la competencia entre los machos para obtener acceso a las hembras, y la elección por parte de las propias hembras. Atribuía gran parte de la diferenciación entre las modernas razas humanas a la selección sexual, basada en los diferentes criterios de belleza surgidos en los diferentes pueblos.

Un detalle: si existir es estar adaptado, entonces el concepto existir, equivale al concepto estar adaptado. Y ahí viene la navaja de Okham, y lo corta: o bien existe alguna entidad biológica que no esté adaptada, o bien no tiene sentido manejar dos conceptos cuyas intenciones y extensiones son las mismas.

La idea de no selección saca a la teoría de la evolución de un pantano. Ahora, podemos distinguir lo adaptado de lo no adaptado, en el sentido que usualmente se da a este término en el ámbito de la biología.

Lo que nos queda es, entonces, un modelo de cómo ocurren y se fijan los cambios que apreciamos como diversidad.

Por un lado, una materia biológica (relativamente) inestable¹⁷, que produce novedades. Por otro, una interacción con el medio de esas mismas novedades.

Cuando estas novedades hacen que los seres que las presentan dejen más descendencia, entonces con el tiempo, todos los seres de su tipo presentarán esa novedad, que ahora, dicho sea de paso, será la norma.

Estos cambios no están orientados, no son guiados, no hay un plan.

Sólo cambios que se fijan, y otros que no. Seres que acoplan con su ambiente, y seres que se desacoplan de él.

Eso no debe llevarnos a la imagen de una naturaleza (perdón, Naturaleza) que vigila y mide y pesa cuidadosamente los efectos de cada estructura; algunas no producirán tanto daño como para desaparecer, otras, no ocasionarán tanto beneficio como para imponerse. Y por fin, estarán aquellas que serán subproducto del mismo sistema que produce otras, que sí son seleccionadas. Algo así como la suegra; uno eligió a la hija, pero ni modo.

Aquí, apuntaremos a las posibles modalidades peculiares que tome la selección natural en lo que a conducta se refiere.

El primer grupo de preguntas hace referencia a las causas de la conducta. Es decir, por qué en el curso de las acciones/actividades aparece, en determinado contexto espacio temporal, un acto y no otro.

Para estas causas, se reconocen los tres niveles de explicación, y por lo tanto de estudio, usuales en la biología:

- *inmediato*, que en la actualidad no sólo se refiere a la fisiología sino a los mecanismos de control.
- *mediato*, que trata de reconstruir el desarrollo, que en la vida de un individuo, lleva a la aparición de la pauta, es decir, su ontogenia.
- *evolutivo*, que rastrea la formación de la pauta a lo largo de la filogenia.

Este último puede subdividirse en dos grandes áreas: énfasis en la formación de nichos, es decir, nuevos acoplamientos organismo/ambiente, o énfasis en la selección, es decir, acoplamientos organismo/ambiente, que producen ventajas diferenciales confrontadas con otros acoplamientos.

Nos queda la cuestión de los efectos de una conducta: en la supervivencia y en la reproducción.

¹⁷ No es este el lugar para profundizar el tema, pero no existe la materia viva: lo que existen, son los seres vivos, los sistemas autopoyéticos.

De la filogenia con énfasis en selección

Darwin proponía un tipo especial de selección natural: la selección sexual. En este caso, un individuo, por ejemplo un macho, realizaba algún tipo de despliegue para atraer a las hembras, y tornarlas receptivas. Si en el curso de ese despliegue algún componente resultaba especialmente eficiente, cualquier cambio que aumentara esa eficiencia, tendría como resultado inmediato mayor cantidad de descendencia y se propagaría en la población. Si ese elemento (por ejemplo, plumas de un tamaño, forma y color determinados) sólo sería a los fines de atraer a la hembra, podría llegarse al caso de que se hipertrofiara, por decirlo de alguna manera, volviéndose grande y costoso, y sin otra función que la de atraer hembras.

El ejemplo obligatorio para este proceso, son las aves del paraíso y sus plumajes desarrollados y complejos.

Sin embargo, este mecanismo donde el agente de selección es una conducta de la misma especie, puede extenderse, al menos en parte, al agonismo y la comunicación. Probablemente la ritualización de ciertos combates, en el sentido de no emplear elementos letales, como el veneno o el tipo de mordida que se da a la presa, tengan que ver con que este mecanismo está evolucionando en una misma población; una variante que combata a muerte, si se extiende en la población terminará por extinguirla, o bajarla hasta números que la hagan sensible a cualquier cambio, por pequeño que sea, en el ambiente.

Este mecanismo, sin embargo, no funciona tan eficientemente como su descripción puede inducirnos a creer.

¿Es la selección natural un agente todopoderoso, capaz de orientar y depurar la selección de caracteres producidos al azar, en el seno de un acervo genético determinado? Veamos sus limitaciones con un ejemplo.

Gerlai y Csányi publicaron una experiencia¹⁸ en la que seleccionaban artificialmente según cómo realizaran los individuos *staccato* (STA): una serie de rápidas arrancadas y detenciones durante la locomoción; también se registraban las frecuencias y duraciones de otras conductas, para buscar posibles correlaciones.

Aquí, el investigador funcionaba como el agente de selección. Era él el que hacía que cierto carácter produjera efectos favorables; así, el ejemplo es en todo comparable a lo que ocurre "en la naturaleza".

A partir de una población, se seleccionaban individuos de alto y bajo STA: alta frecuencia y duración, y baja frecuencia y duración. Se prepararon dos grupos altos, dos bajos, y uno control, haciendo que cada grupo se reprodujera, y escogiendo de ellos según los mismos criterios. Si bien la retrocruza podría producir otros efectos, en sólo cinco generaciones estos efectos no serían apreciables.

¹⁸ Gerlai, R., & Csányi, V. (1994). Artificial bidirectional selection for a species-specific behavioural element, *staccato* movement, in paradise fish, *Macropodus opercularis*. *Animal behaviour*, 48(6), 1293-1300.

Resumiendo los resultados, la selección fue fuerte en la primera generación, pero no hubo cambios en las cuatro subsiguientes. La explicación que proponen para esto, es que la regulación de las conductas, tiene su base en grandes grupos de genes, con efectos de adición y dominancia. Se encontraron además correlaciones, positivas y negativas, con otras conductas, siendo los mecanismos de estas correlaciones desconocidos.

Así, la selección de una conducta, con una fuerte presión de selección, tropezó rápidamente con problemas debidos a la complejidad de la genética de la conducta.

Y tengamos en cuenta que, en la naturaleza, las conductas correlacionadas podrían ser seleccionadas en la dirección opuesta (es decir, estorbar la reproducción) y el sistema podría ser aún más refractario a los cambios.

¿Significa esto que la conducta no evoluciona? No. Hay abundantes evidencias no sólo de esta evolución, sino de sus mecanismos.

Lo que explica es el nivel de estabilidad que alcanzan las estructuras, y nos previene contra explicaciones simplistas sobre tendencias (cambios en una misma dirección) y finalismos (cambios en pos de un objetivo).

Comportamiento y evolución

Veremos ahora, de la mano de Hinde y Tinbergen,¹⁹ el enfoque tradicional (casi diríamos el fundacional) de la óptica que sintetiza el estudio de la conducta y el estudio de la evolución. Seguiremos para ello la estructura que tiene su propuesta.

Introducción. Objetivos y métodos.

El comportamiento específico de las especies es, en parte, producto de procesos evolutivos y a su vez, influencia el curso de esa evolución. Los autores se ocuparán del primer aspecto, es decir, los cambios a lo largo de la evolución.

Métodos

El etólogo no posee evidencia directa de las especies ancestrales, como en el caso del morfolo-
logo. El único método accesible, es la comparación entre especies vivientes. Comparando el comportamiento de especies de filogenia conocida, es posible hacer hipótesis sobre los probables orígenes, y en torno al curso de la evolución.

¹⁹ Hinde, R. A. & Tinbergen, N. (1958) The comparative study of species-specific behavior. Behavior and Evolution. Yale University Press. 251-268.

Pero cuidado, recordemos que en todos los casos, las filogenias conocidas, son propuestas que tenemos por ciertas, pero que no podemos verificar por su misma naturaleza.

El uso de este método involucra distintos pasos.

Primero, deben reconocerse similitudes en la forma de los patrones de conducta de las especies en estudio. Dado que estas se consideran emparentadas, por otros elementos de juicio, las similitudes de comportamiento pueden atribuirse a un mismo origen evolutivo. Sin embargo, en este campo similar no significa idéntico. Por lo general, similar significa menos diferente dentro del grupo en estudio, que entre grupos. Dificultades similares aparecen en las comparaciones morfológicas, y se resuelven del mismo modo.

Examinar estas similitudes, junto con la evidencia en torno a las causas y efectos de las conductas, permite postular en términos de hipótesis cuál de esos comportamientos es el más antiguo filogenéticamente. Esto, a su vez, permite proponer cuál es el origen. De esto resulta una descripción tentativa del camino seguido por la evolución; esto es lo más que se puede esperar de estudios comparativos de descripciones.

Esta propuesta de curso evolutivo, permite preguntarse por qué es esta cadena de cambios la que ha ocurrido, y no otra.

Esto implica un estudio del valor de supervivencia de los comportamientos y de sus diferencias entre especies, así como posteriores investigaciones sobre las causas y los efectos.

Selección de caracteres para el estudio

El mayor problema es el nivel de complejidad de las partes elegidas para ser comparadas. La falta de evidencia de "conducta fósil", y la abundancia de convergencias, motiva que muchos de los estudios empleen pequeñas unidades discretas, dentro de grupos de especies estrechamente emparentadas.

Las conclusiones de estos trabajos, se hacen en términos de microevolución. Pautas más complejas, como nidificación comunal y hábitos de parasitismo, a veces se han usado exitosamente, pese a que se requiere un posterior análisis de los caracteres.

También se requiere comparar las causas de los comportamientos. Pero como los patrones motores son más fáciles de observar, son los que se estudian más a menudo.

En términos de evolución, es necesario asegurarse de que las diferencias observadas se deben a diversidad genética, y no a ambientes diferentes. Debe prestarse especial atención a la plasticidad que introducen en la conducta los procesos de aprendizaje. También debe tenerse en cuenta que muchas pautas instintivas, son influenciadas o requieren de procesos de aprendizaje.

Una forma de saber si una diferencia tiene origen innato, es criando los animales de distintas especies en medios iguales.

Muchas de las diferencias entre especies no estriban en secuencias de comportamiento estereotipado, sino en su capacidad de aprender.

A su vez, diferencias en la capacidad de responder pueden deberse a condicionamiento, o elementos innatos; estas diferencias son aún más importantes de determinar que si se hablara de patrones motores.

La evolución del cortejo y la amenaza en aves

Los autores dan un ejemplo sobre el uso de estos métodos. El cortejo se emplea mucho en comparación, porque involucra posturas relativamente estereotipadas y es muy diverso a nivel interespecífico.

Antes de seguir adelante, veamos qué entenderemos por cortejo. Lo tomamos como un sinónimo de galanteo.

Galanteo (courtship)

Pautas de conducta, a menudo muy elaboradas y conspicuas, que preceden, acompañan y, a veces, siguen al acto del apareo. La duración del galanteo es muy variable, desde varios días hasta sólo unos segundos, en la medida en que machos y hembras establezcan vínculos de pareja duraderos. Al galanteo pueden asignarse varias funciones, como a la de atraer a la pareja, a menudo, desde considerable distancia, la de estimular a la pareja para la receptividad sexual, y la de sincronizar las actividades de apareo de manera que el acto sexual ocurra en el momento óptimo. Las exhibiciones utilizadas en el galanteo tienden a presentar una intensidad típica y un alto grado de especificidad, rasgos que permiten a los animales reconocer y tomar como pareja sólo a miembros de su propia especie. La forma de algunas conductas de galanteo sugiere que la motivación del animal que lo ejecuta incluye un conflicto entre agresividad, temor y comportamiento sexual.

De Diccionario de Etología y Aprendizaje animal.

Paidós, 1991

Otro tanto ocurre con las conductas de agresión. Al fin de cuentas, tanto en unas como en otras, el eje de la situación pasa por enviar un mensaje a un conoespecífico (amenaza, cortejo) para producir una respuesta (huida, cópula) que redunde en un beneficio para el emisor (posesión del recurso, descendencia). Si bien este paralelo entre agonismo y cortejo en cuanto a estructura y mecanismos puede continuarse, no lo haremos aquí.

Un análisis preliminar de la causa de las exhibiciones

En peces y aves, se ha encontrado que el animal que amenaza posee dos tendencias incompatibles: atacar al rival y huir de él. Un animal que corteja posee tres tendencias incompatibles: atacar, huir, y comportarse sexualmente hacia el mismo animal. La naturaleza del comportamiento depende de la fuerza absoluta y relativa de las tendencias en cuestión.

Las distintas especies, difieren en el peso de estas tendencias. En algunas, el macho es sumamente agresivo hacia la hembra durante la estación de cría, mientras que en otras, se muestra temeroso (sic) la mayor parte del tiempo.

En algunos, el macho es dominante al principio de la estación, y la hembra hacia el final. A medida que estas tendencias de dominancia cambian, cambia la forma del cortejo.

En unas pocas especies, las tendencias del macho a huir y atacar son relativamente insignificantes, y el cortejo es básicamente el resultado de la tendencia sexual.

En algunos casos, cada elemento del cortejo está asociado a una de las tendencias.

El origen evolutivo de los movimientos de exhibición

La comparación entre especies emparentadas, lleva al establecimiento de homologías, a considerar ciertos comportamientos como teniendo un origen común. El examen de la diversidad de movimientos homólogos y de sus causas y efectos, permite indicar los orígenes evolutivos de las pautas.

Este método ha mostrado tres orígenes principales para los movimientos de exhibición, a partir de los cuales las conductas se fueron elaborando por la acción de la selección natural sobre la diversidad genética.

1. Movimientos de intención: movimientos preparatorios e incompletos que frecuentemente aparecen al principio de una actividad.
2. Actividades de desplazamiento: son actividades que no parecen relevantes en el contexto en el que se las observa; por ejemplo, restregar el pico y limpiarse las plumas durante el cortejo. Sus causas están pobremente comprendidas, pero hay pocas dudas de que muchas exhibiciones se originaron de ellas.
3. Actividades redirigidas: cuando la expresión del comportamiento hacia un objeto es inhibida, a veces se dirige a otro. Por ejemplo, en el caso de la agresión.

A veces, una postura de exhibición de un tipo, es modificada en otra, secundariamente. Muchas posturas de amenaza, derivadas de movimientos de intención, se modificaron secundariamente para cortejo.

La evidencia de esto es parcialmente comparativa, y parcialmente ontogenética: por ejemplo, la amenaza de un macho a una hembra, gradualmente se transforma en cortejo, en la medida que la tendencia sexual crece.

Elaboración de movimientos de exhibición en la evolución

Cuando el origen evolutivo de los movimientos de exhibición ha sido provisionalmente identificado, se pueden describir los cambios que han tenido lugar en la evolución

Algunos principios están en claro:

1. El desarrollo de estructuras conspicuas está correlacionado con el movimiento de las mismas. Muchos movimientos, muestran estructuras conspicuas. Si bien en muchos casos estructuras distintas en especies cercanas son mostradas por movimientos similares, lo que hace que se piense que el movimiento es anterior a la estructura, probablemente ambos se desarrollen en paralelo.

2. Esquematización del movimiento: usualmente, la propia naturaleza del movimiento cambia en el curso de la evolución. Estos cambios pueden ser:
 - a. Exageración de ciertos componentes del movimiento.
 - b. Cambios en los umbrales absolutos y relativos de los componentes, lo que resulta en la acentuación de alguno frente a los otros.
 - c. Cambios en la coordinación de los componentes.

Estas categorías son sólo una forma de clasificar lo que se observa. Los mecanismos de cambio subyacentes son desconocidos, y probablemente las categorías no tengan mayor validez. Todos los cambios en los movimientos y las estructuras involucradas, pueden entenderse en el sentido de adaptaciones a la función de señal. Hacen al movimiento más conspicuo y a veces lo diferencian de otro. Los cambios genéticos involucrados son sin dudas muy complejos.

Y por último:

3. Emancipación. Se ha sugerido que a veces los cambios de motivación son tan grandes, que el movimiento acaba siendo gobernado por factores causales distintos a los originales.

La función de la exhibición

Una vez que se ha podido describir la posible radiación evolutiva de los movimientos de exhibición, se debe establecer su significado funcional. Se debe considerar la significación biológica de las diferencias entre los movimientos y el movimiento original, y la de las diferencias (y similitudes) entre los movimientos actuales.

Brevemente, estas funciones son:

1. En pelea: reducen la cantidad de combate real y ayudan a limitar las luchas.
2. En cortejo.
 - a) Sincronizan el comportamiento de los sexos, llegando a involucrar cambios hormonales.
 - b) Orientación. Algunas exhibiciones guían (como el canto, o la señalización del nido, o la exhibición de genitales)
 - c) Suprimen las respuestas no sexuales, en especial las agonísticas
 - d) Mantienen el aislamiento reproductivo.

Todas estas funciones requieren que la exhibición sea efectiva en provocar respuestas en el otro individuo. Esto conduce a su progresiva adaptación como señales.

Tinbergen²⁰, en otra publicación, analiza qué cosa es, y como funciona, una señal:

En el esquema de la interacción social, un individuo o grupo de individuos, el Actor, influencia a otro individuo o grupo de individuos, el Reactor. Así, en este proceso reconoce tres factores: el comportamiento del actor, los medios de comunicación, y el comportamiento del Reactor.

Comportamiento del reactor: el movimiento más simple de respuesta es el reflejo, pero raramente es este el comportamiento del reactor; es más complejo. Intervienen las taxias, u orientaciones, respecto de un estímulo exterior. En el reflejo, el estímulo externo es sólo liberador, en la taxia es directivo. Generalmente, ambos actúan con dos mecanismos diferentes y sucesivos. Y estos dos mecanismos son influenciados por el comportamiento del Actor. La prontitud del Reactor a responder depende de varias circunstancias. Por ejemplo, la condición endocrina determina qué respuesta sexual o parental va a dar. También puede variar la situación nerviosa. En muchos casos esta capacidad de responder no es influenciada por aprendizaje (condicionamiento). La relación entre la impresión sensorial y la respuesta específica permanece igual a lo largo de toda la vida. Tal vez exista variación en el patrón de la respuesta, pero no en la relación. En muchos casos, la respuesta puede ser condicionada; esto se averigua obser-

²⁰ Tinbergen, N. (1939). On the analysis of social organization among vertebrates, with special reference to birds. *American midland naturalist*, 21, 210-234.

vando variaciones individuales. Pero se debe ser cuidadoso en esa observación: por ser igual el ambiente puede suceder que todo el grupo aprenda igual, con baja variabilidad individual. Además, a veces, a igual comportamiento de distintos Actores, existen diferentes respuestas, porque el reactor "sabe" que los actores reaccionan distinto al medio. Por ejemplo, en el caso de señales de alarma. A veces, este aprendizaje depende del estado endocrino.

Los medios de comunicación propiamente dichos: Tinbergen los llama "lenguaje". Son altamente diversos. Los clasifica en dos : cuando el Actor induce en el reactor su propia conducta; por ejemplo el que inicia la huida, o el que inicia la comida; o cuando el comportamiento del Actor induce una respuesta en el reactor, tal que el comportamiento del Reactor es distinto del Actor. ¿De qué manera el comportamiento del Actor influencia al Reactor? Distintas reacciones evocadas y dirigidas hacia el mismo objeto en distintas situaciones pueden tener distintos mecanismos. Existen Mecanismos Desencadenantes Innatos en mamíferos, al menos algunos, y el resto de los mecanismos varían en la complejidad de conexiones nerviosas.

Comportamiento del actor: Este comportamiento puede resultar en la estimulación de distintas modalidades sensoriales, a veces, más de una. En algunas ocasiones aunque estimule una modalidad, el estímulo puede ser complicado. Por ejemplo, color y movimiento. Puede suceder que tanto el movimiento como la estructura exhibida sean distintos de los que se emplean en otra actividad, habiéndose especializado para la comunicación. Tinbergen distingue en la señal un "desencadenante" y un "director". Lorenz indica que estas señales tienen dos propiedades: ser relativamente simples y específicas. Esto es, distintas de otras estructuras que existen en el medio del reactor. La simplicidad se relaciona con el sistema innato de reconocimiento, compuesto por unas pocas notas. Aparentemente, estructuras conspicuas y altamente especializadas con función social, pueden ser señales. Una regla general es que el movimiento-señal puede existir sin estructura-señal, pero no al revés. La ceremonia es más vieja que el órgano. Generalmente, los "movimientos preparatorios" tienen función de señal. Existen también "actividades simbólicas", comportamientos incompletos, con función de "lenguaje". Una tercera categoría son los "movimientos substitutivos" de otros ciclos funcionales. Por lo general, sucede que la "señal real" es provocada fuertemente, pero está bloqueada, generalmente por antagonismo de motivaciones. O porque se agotó la respuesta correcta. A veces, esa pauta se formaliza, relacionándose con el nuevo contexto, y transformándose en "señal".

Así, los mecanismos propuestos para el cambio evolutivo del comportamiento vía selección natural implican una serie de modificaciones dentro de una estructura sumamente organizada. Es por esto que hablamos de emancipaciones, cambios de umbrales o cambios de conductas al interior del sistema.

Aquí, más que en otros dominios del cambio biológico (pero que quede claro que en esos otros dominios la situación es la misma) es evidente que poco (o nada) ocurre *ex nihilo*.

No debemos entonces imaginar el cambio, la mutación de uno o más genes como operando en el vacío, generando un elemento nuevo.

Este cambio ocurre en el interior de una compleja trama metabólica y de regulación que puede actuar homeostáticamente, o sinérgicamente. Y a su vez, la alteración producida no necesariamente implica la aparición de algo nuevo. Puede tratarse sólo de cambios en algo anterior.

Mencionemos aquí, para no olvidarla, la otra propuesta, la lamarckiana, en la que los cambios ocurrían por cierto impulso en los individuos que los llevaba a forzarse para obtener determinadas metas, de forma tal que sus cuerpos van cambiando al influjo de ese "impulso interno".

Estos cambios, a su vez, operarán sobre el resto de la estructura existente, someténdola a presiones diferentes de las anteriores.

Así, a la pregunta ¿cómo ha evolucionado esto que observo? sucederán respuestas basadas en comparaciones, sobre cambios ocurridos en vastas escalas de tiempo, hasta el extremo que podrían haberse iniciado en otras especies, ancestros de la que estoy estudiando.

Un ejemplo de esto es la forma en que las aves se limpian las alas: K. Lorenz propone que en verdad mantienen la coordinación motora de sus ancestros tetrápodos no alados.

"El hecho curioso es que la mayoría de los pájaros (así como virtualmente todos los mamíferos y reptiles) se rascan exactamente con el mismo movimiento. Un pájaro también se rasca con la pata trasera y al hacerlo baja el ala, alargando su pata hacia adelante a la altura del hombro... no vemos cómo explicar esta torpe acción a menos que se admita que es innata. Antes que el pájaro se rasque, debe reconstruir la vieja relación espacial del antepasado cuadrúpedo común que lo relaciona con los mamíferos"

Nuestra forma de desfilarse, muestra la misma estructura y regulación que la así llamada marcha diagonal de los tetrápodos, es decir...es anterior a los primates. Y ahí sigue, con similar estructura y función.

Los cuernos y su evolución

Veamos una investigación más reciente, en la línea de lo analizado por Tinbergen et al en la publicación comentada antes, sobre como la intensidad de la selección sexual permite predecir qué tipo de cuernos tendrán los machos de bóvidos.²¹

Lo más interesante aquí, es ver cómo se investiga la evolución relacionada con el comportamiento.

Darwin propuso que los cuernos de los bóvidos machos eran principales candidatos a haber sido moldeados a través de sus efectos en el éxito en el apareamiento.

²¹ Bro-Jørgensen, J. (2007). The intensity of sexual selection predicts weapon size in male bovids. *Evolution*, 61(6), 1316-1326.

Juegan un papel en los combates intrasexuales, y las preferencias de las hembras también podrían modificar ese rasgo. Otros, han insistido en el impacto de la selección natural en ellos. Defensa contra los predadores, habría sido el principal factor para la presencia de cuernos en hembras.

También se pierde calor corporal a través de sus núcleos, por lo que pudieron ser seleccionados como reguladores de temperatura, con los climas cálidos favoreciendo cuernos grandes para disipar el exceso de calor corporal, y los climas fríos favoreciendo los cuernos pequeños para conservar el calor.

Suele no tenerse la información requerida sobre el éxito reproductivo a lo largo de la vida. El número medio de hembras copuladas por cada macho (el tamaño del harem) brinda una aproximación confiable a la varianza en el éxito reproductivo de los machos.

Sin embargo, el cuidado continuo de la pareja es demandante, y las diferencias interespecíficas en la ecología han llevado a diferentes estrategias de los machos, que probablemente influyen la capacidad de los machos de monopolizar un grupo de hembras. Una distinción central es entre especies territoriales y no territoriales, y esta dicotomía es pronunciada en los bóvidos.

La principal estrategia de los machos en el 63% de las especies de bóvidos es la territorialidad, mientras que en el restante 37% son predominantemente no territoriales con defensa de la hembra.

En estas últimas especies, los machos directamente siguen a las hembras, y su posición en la jerarquía de dominancia típicamente determina el acceso a las hembras en esto.

Muchos machos ganan acceso a las hembras mediante la defensa de un área, debido a que en ella hay un recurso o un lugar atractivo, por ejemplo, en un lek.

En los sistemas territoriales los grupos de hembras típicamente se mueven por los territorios de varios machos, y estos son incapaces de retener a las hembras contra su voluntad.

El autor propone que el número medio de cópulas de los machos de alto rango en las especies con defensa de las hembras (es decir, no territoriales) es más cercano al tamaño del grupo de reproducción que en las especies territoriales. En estas, el promedio de cópulas se reduce a una fracción del grupo, proporcional al tiempo que las hembras pasan en los territorios de cada macho.

Como consecuencia de compartir los grupos de hembras, se propone que los machos territoriales tienen menos varianza en el éxito reproductivo, atenuando la intensidad de la selección sexual.

En estos estudios se emplea la comparación. Para evitar pseudo explicaciones del mismo evento evolutivo, sólo se comparan las diferencias de rasgos filogenéticamente independientes.

Si el largo de los cuernos es influenciado por la selección sexual, se predice que su magnitud debe covariar con los factores que se proponen que afectan el número medio de copulas por macho, esto es, el tamaño del grupo y la territorialidad. Se predice que el tamaño de los cuer-

nos debe aumentar con el tamaño del grupo, y deberían ser relativamente más cortos en las especies territoriales que en las no territoriales.

El autor también investigó cuándo esos factores explican la variación en otro rasgo que se cree se halla bajo selección sexual: el dimorfismo en el tamaño corporal, que sería una clave determinante del éxito en las peleas.

Asumiendo que la longitud de los cuernos de las hembras se halla más bajo selección natural que sexual, el autor usó este rasgo como una aproximación a los efectos de la selección natural en los cuernos de los machos.

Examinó la presunción subyacente poniendo a prueba cuando la longitud de los cuernos de las hembras está realmente no correlacionada con los factores relativos al éxito reproductor: tamaño de grupo y territorialidad.

También examinó la hipótesis de la termorregulación, analizando las correlaciones entre el tamaño de los cuernos y la latitud para ambos sexos.

Tomó 135 especies de bóvidos de la literatura, en los taxones en los que la evolución no fue fuertemente influenciada por la domesticación (se excluyeron *Bos taurus* y *Ovis aries*, y para *Bos grunniens*, *Bubalis bubalis*, y *Capra hircus*, se incluyeron *B. g. mutus*, *B.b. arnee*, y *C. h. aegagrus*, respectivamente).

Debido a la insuficiencia de la información, los datos finales se redujeron a 91 especies.

Las variables incluidas fueron para los adultos de ambos sexos: masa corporal promedio y longitud promedio de los cuernos; tamaño promedio de los grupos de reproducción; latitud del centro de la distribución de la especie; y si la estrategia principal del macho es defensa de la hembra (0) o del territorio (1).

El autor decidió emplear los valores promedios porque proveen una medida conservadora del impacto de la selección sexual, asumiendo que el desvío por el tamaño es mayor en especies con una fuerte competencia entre machos. La descripción dicotómica de los sistemas de cópula coloca a las especies con lek junto con las que tienen territorios solamente basados en recursos.

El dimorfismo corporal sexual se calcula dividiendo la masa corporal de los machos por la masa corporal de las hembras.

Para la latitud, se tomó la distancia, en grados, desde el ecuador.

Antes del análisis, la masa corporal y el tamaño del grupo sufrieron transformación logarítmica, mientras que para los cuernos se hizo $\log(x+1)$, porque las especies sin cuernos tenían $x:0$.

Se realizaron comparaciones.

Se empleó un programa para calcular los contrastes independientes de las variables, teniendo en cuenta las relaciones filogenéticas.

Como en estas relaciones, representadas en un dendograma, la longitud de las ramas afecta la divergencia en los valores esperados de los rasgos entre los taxones, no se puede emplear estadística paramétrica.

Se analizaron las medidas y se llegó a la conclusión de que podía presumirse que se estaba ante un modelo de evolución por equilibrio puntuado.

Se desarrollaron modelos separados para la longitud de los cuernos y la masa corporal, por sexo. Inicialmente todas las variables independientes se incluyeron en el modelo, y se fueron eliminando secuencialmente según su menor correlación parcial con P menor que 0.05.

El tamaño corporal correlacionó positivamente en ambos sexos con el tamaño de los cuernos. Los factores relacionados con el sistema de apareo correlacionaron con los cuernos de los machos, pero no con las hembras.

En machos, los cuernos correlacionaron positivamente con el tamaño del grupo de apareo, y para cualquier tamaño corporal, los machos de especies territoriales tenían cuernos más cortos que los no territoriales.

La longitud de los cuernos de las hembras, que se usó como indicador de la selección natural, correlacionó negativamente con la longitud de los cuernos de los machos. En ningún sexo la latitud tuvo ninguna relación significativa con la longitud de los cuernos.

Entonces, tanto la longitud de los cuernos de los machos como el dimorfismo del tamaño corporal en bóvidos se hallan bajo selección sexual.

Cuando ambos rasgos se controlan respecto de la filogenia, se correlacionan positivamente con el tamaño del grupo de reproducción, a medida del potencial para la poliginia a través de las especies.

Estos resultados sostienen la hipótesis de que en sistemas territoriales la competencia entre machos es menos efectiva en realizar el potencial para la poliginia asociado a un determinado grado de agrupamiento de las hembras.

Los hallazgos indican que la competencia entre machos es menos efectiva en monopolizar las hembras en los sistemas territoriales que en los no territoriales.

Sin embargo, es posible que otro mecanismo de la selección sexual, como la elección de las hembras, juegue un papel relativamente más grande en los sistemas territoriales. En los no territoriales, el resultado del combate es todo lo que importa porque los machos dominantes típicamente impiden a los subordinados que copulen.

Al moverse entre territorios, las hembras en las especies territoriales podrían ejercer una selección de otros rasgos relacionados con la calidad genética, más que con los asociados a la habilidad de pelear, o las hembras podrían preferir rasgos que reflejan compatibilidad genética o beneficios directos.

La longitud de los cuernos de las hembras, que se usó como indicadora de las fuerzas de la selección natural, se correlaciona negativamente con la de los machos.

Así, en especies con hembras de cuernos largos, la selección natural de cuernos como arma antipredador efectiva puede impedir que los machos evolucionen cuernos demasiado elaborados mediante selección sexual.

Los mayores costos de los cuernos extremos, seleccionados sexualmente, confirman la importancia de los costos seleccionados naturalmente para explicar la diversificación de rasgos que son principalmente producto de la selección sexual.

En bóvidos poligínicos, donde la selección sexual probablemente es relativamente fuerte, la forma de los cuernos es más variable y elaborada que en los monógamos, donde tienden a ser simples y rectos. Mientras que la selección natural debería favorecer cuernos apropiados como armas contra predadores, la selección sexual debería seleccionar formas complicadas incluyendo arcos de enganche para combate y varias elaboraciones usadas como señales.

El dimorfismo sexual del cuerpo aumenta con el tamaño del grupo, y decrece con la territorialidad, lo que confirma que estos factores son predictores útiles de la intensidad de la selección sexual a través de competencia masculina.

No sólo la intensidad, sino también el estilo de pelea ejercen presión de selección sobre la forma de los cuernos.

Al colocar todas las estrategias territoriales en una categoría, se enmascaran variaciones pronunciadas entre especies, respecto de las características espaciales y temporales de la territorialidad.

En la investigación anterior, se empleó el tamaño de los cuernos de las hembras a manera de control. ¿Cómo es que han evolucionado esos cuernos?

Comentaremos aquí el trabajo de Stankowich y Caro²².

Las hembras tienen cornamentas en unas pocas especies de cérvidos, y la presencia de estos cuernos es altamente variable entre especies.

Podrían haber evolucionado debido a la competencia por recursos alimentarios, lo que da evidencia de que la presencia en hembras se correlaciona con el aumento en el tamaño de grupo.

O como una forma de mimetizarse con los machos para impedir que agredan a las crías; existe una tendencia general en la que las hembras de especies que forman grupos mixtos es más probable que tengan cuernos que las de especies en las que los sexos permanecen separados.

²² Stankowich, T., & Caro, T. (2009). Evolution of weaponry in female bovids. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1677), 4329-4334.

O por defensa contra predadores, visto que las hembras de especies pesadas tienen más probabilidad de tener cuernos.

Otros autores lo ven como un carácter no adaptativo, que persiste por pleiotropía; un cambio genético a una condición sin cuernos podría llevar a la esterilidad.

Los cuernos están correlacionados con el peso del cuerpo.

La fuerza puede ser importante en la defensa antipredador. Los cuernos de las hembras son rectos y orientados hacia atrás, con las puntas hacia el centro del cráneo, pareciendo especializados para apuñalar predadores más que para bloquear los golpes de los cuernos de un oponente.

Más aún, hay muchos relatos de hembras de bóvidos defendiéndose ellas o sus crías contra ataques de predadores usando sus cuernos como armas.

Las defensas antipredación son por crípsis, o por defensa contra los ataques, pudiendo estas ser activas, o pasivas, como en el caso de los animales aposemáticos.

La crípsis se desarrolla en especies que pueden ocultarse incluso en pastos bajos, y en especies que viven en hábitats forestados, donde la vegetación permite un efectivo ocultamiento.

Las especies conspicuas que son visibles a los predadores desde grandes distancias se benefician más del armamento porque es más probable que sean detectadas y cazadas, que las pequeñas, o las que viven en zonas forestadas.

La hipótesis de la conspicuidad predice que si los cuernos funcionan como defensa antipredador, las especies conspicuas (animales grandes que viven en hábitats abiertos donde no pueden ocultarse de los predadores) se deberían beneficiar de usar estructuras morfológicas en defensa activa, mientras que las no conspicuas (especies pequeñas o que viven en hábitats cerrados) no deberían invertir en desarrollar armamento energéticamente costoso.

En algunas especies, los cuernos de las hembras podrían ser favorecidos porque estas combaten entre sí por territorio.

La selección los habría favorecido en aquellas especies en las que las hembras marcan y defienden territorios contra conespecíficos.

Se investigó la presencia o ausencia de cuernos en hembras de 117 especies de bóvidos. Si cualquier miembro hembra de la especie presenta cuernos, se marcó a la especie como teniendo los.

Se hicieron distintas regresiones múltiples corregidas para la filogenia.

a) Tamaño corporal

Las especies grandes son más capaces de defenderse a sí mismas contra predadores, y deberían beneficiarse más de tener armamento defensivo que las pequeñas que se basan en esconderse y escapar rápidamente. Se tomó la altura de los hombros y la masa corporal. La altura tiene alto impacto en la conspicuidad, porque las especies altas deberían ser más visibles a los predadores desde larga distancia, mientras que la masa corporal tiene impacto en reducir la velocidad de escape.

Se registró el punto medio del rango de altura de los hombros, y la masa corporal mínima.
Se aplicó transformación logarítmica para alcanzar la normalidad.

b) Apertura del hábitat

Se empleó un puntaje de apertura. Foresta densa, pantano: 0,001; foresta leve: 0,1; Matorrales 0,1; pasturas: 0.75; rocoso: 0,9, y tundra o desierto: 1.

Esto se puntúa teniendo en cuenta qué cobertura relativa, y desde qué tan lejos el animal puede ser visto en cada ambiente.

c) Territorialidad

Las hembras que compiten con adultos del mismo sexo por acceso a territorios se beneficiarían más de los cuernos que las no territoriales.

Se analizaron publicaciones y reportes on line.

Se las denominó territorial si participan activamente de marcaje y defensa del territorio contra específicos. No se toman en cuenta los machos.

d) Tamaño del grupo

A más alto número, más agonismo intraespecífico y competencia por los recursos.

1: sólo solitarios; 2: solitario y grupos de tamaño intermedio; 3: sólo grupos de tamaño intermedio; y 4: grupos de tamaño intermedio a grande.

Especies relacionadas tienden a parecerse entre sí en la tendencia de las hembras a tener cuernos.

e) Usaron una medida compuesta de conspicuidad, que simultáneamente tiene en cuenta la altura de los hombros y el nivel de apertura del ambiente. La llamaron exposición, y surge de multiplicar el \log_{10} de la altura a los hombros por la apertura media (0-1).

Se realizaron dos análisis.

Primero, se estudió la altura a los hombros, masa corporal, apertura del hábitat, territorialidad de las hembras, y tamaño del grupo, contra cada uno, para probar su poder relativo para explicar la presencia de cuernos en hembras.

Se encontró que la apertura del hábitat tiene el mayor efecto en la presencia de cuernos, dado que las hembras de especies que viven en ambientes más abiertos es más probable que tengan cuernos.

La territorialidad tiene un efecto significativo en la presencia de cuernos en hembras, porque las que activamente marcan el territorio, tienen cuernos. También, las hembras de mayor masa corporal.

Con la masa corporal puesta al final del modelo, la altura a los hombros no tiene efecto.

El tamaño del grupo no afecta.

Luego, se analizaron las hembras de especies altamente expuestas, y se encontró que es mucho más probable que tengan cuernos, que las especies menos expuestas.

¿A qué conclusiones llegaron los autores?

La conspicuidad y la territorialidad explican la mayoría de los casos de presencia de cuernos en hembras de bovinos (80, de 82 especies).

Los animales más pesados son menos capaces de basarse en una huida rápida para escapar de los predadores.

Los cuernos probablemente evolucionaron varias veces en las hembras de bóvidos, para defensa (bovinos, antilopinos, caprinos, hippotragus, y alces) y una sola por combate intrasexual (cephalofinos).

En especies con hembras territoriales, donde solo en ciertas poblaciones las hembras presentan cuernos, estas tienden a tener niveles de territorialidad más altos, lo que sugiere que en las diferencias entre poblaciones de la misma especie, la ecología tiene un impacto significativo en la selección natural, favoreciendo la evolución de cuernos en hembras.

Las hembras de Bongos (*T. eurycerus*) son grandes, no territoriales, y viven en forestas densas, pero usan sus cuernos en interacciones agresivas en grupos de hembras para establecer una jerarquía con las de cuernos chicos, siendo estas desplazadas por las de cuernos grandes. Las hembras de montaña de *Bubalus quarlesi*, que tienen cuernos, pero son monógamas, defienden el territorio.

El antílope tibetano o chiru (*Pantholops hodgsonii*) no tiene cuernos, tiene cuerpo grande, vive en desiertos abiertos y pasturas, y parece estar altamente expuesto a los predadores en el paisaje. Es decir, según este modelo, las hembras deberían tener cuernos. Pero sucede que hacen pozos (de unos 30 cm) para echarse, y ocultarse de los predadores, probablemente reduciendo el nivel de exposición.

Estas dos investigaciones están aquí, con dos objetivos. Primero, mostrar una forma de investigar evolución, cuando lo que importa, el comportamiento, no deja fósiles. Y segundo, como corolario de lo anterior, para recordar que muchos órganos (¡tal vez todos!) tienen sentido biológico a partir de una o varias conductas.

Los cuernos en sí no son lo que evoluciona: es la conducta de usarlos de cierta manera específica, la que abre el escenario para que ciertos cambios en la estructura de los cuernos, y no otros, se difundan en la población. Como diría Lorenz: primero es la ceremonia, luego el órgano.

¿Por qué sucede, en términos de Ontogenia?

Existe otra respuesta que podemos dar a por qué determinado individuo realiza tal o cual conducta.

Decir que el nido del hornero ha evolucionado desde el de ciertas otras aves que empleaban paja embarrada no explica de qué forma este ser, que en algún momento fue un embrión sin pico ni patas reconocibles, realiza esa conducta.

A ese proceso, mediante el cual los individuos, no los linajes, construyen las conductas que luego utilizan, lo llamamos ontogenia.

Aquí no nos ocupamos de como apareció el gen o conjunto de genes que produjo la conducta (si esta pregunta fuera posible) y como cambiaron a lo largo de la historia del grupo, sino de cómo, a través de la vida del individuo, esos determinados genes operan para producir la pauta en cuestión.

Seguiremos una revisión, que se orienta específicamente a este tema.²³ Tinbergen, las preguntas sobre causación inmediata, supervivencia y evolución las toma de Huxley; posteriormente, el surgimiento de la sociobiología, la ecología comportamental, y la ecología evolucionista eclipsaron la investigación sobre desarrollo, interés que está resurgiendo.

Este ensayo propone que los procesos comportamentales pueden jugar un papel más grande que el supuesto en el desarrollo y mantenimiento de la variación individual en un gran conjunto de tendencias fenotípicas, incluso morfológicas, fisiológicas y comportamentales.

Este interés renovado se relaciona con tópicos e investigaciones en plasticidad fenotípica. Por ejemplo, peces que comen presas duras como juveniles, desarrollan una musculatura mandibular mayor que los que comen presas blandas; efectos así de impactantes en la dieta temprana han sido descritos en primates, insectos y aves. Así, empezamos a entender que los patrones comportamentales no son necesariamente más plásticos que los morfológicos. También han despertado el interés en esta temática los efectos de los cuidados parentales, en los cuales un patrón fenotípico de los padres afecta los patrones de desarrollo de los descendientes. Muchos efectos parentales involucran explícitamente procesos comportamentales. Además, pueden contribuir a la "herencia extragenética": la transmisión de caracteres de una generación a otra por mecanismos que no involucran la transmisión de material genético.

Para que tengamos una idea de cómo funciona esta vía: crías de ratas separadas de la madre 3 minutos, una vez por día, los 20 primeros días, resultaban más activas. Y los hijos de estas ratas (los nietos de las madres iniciales) también eran más activos²⁴

²³ Stamps, J. (2003). Behavioural processes affecting development: Tinbergen's fourth question comes of age. *Animal Behaviour*, 66(1), 1-13.

²⁴ Denenberg, V., ; Rosenberg, K.M.(1967) Nongenetic transmission of information. *Nature*, 216, 549.

También colabora a incentivar este tipo de investigaciones la comprensión creciente entre biólogos evolutivos y comportamentales de que la evolución suele favorecer diversidad fenotípica, antes que un único fenotipo óptimo.

Por ejemplo, una araña grande, que ataque vigorosamente presas y conoespecíficos, tendrá ventajas en ambientes cerrados; en ambientes abiertos, las perdedoras (pequeñas y “tímidas”) ganan, pues no son tan predadas.

Así, debemos dirigir nuestra atención a procesos comportamentales que favorecen el desarrollo y mantenimiento de diferencias inter-individuales en caracteres comportamentales, fisiológicos y morfológicos.

Se impone aquí establecer una serie de definiciones:

Rasgo (*trait*): cualquier variable que puede ser medida para determinado individuo en un determinado momento. Pueden ser morfológico (largo de ala), fisiológico (concentración de testosterona en sangre) o comportamental (tasa de producción de amenazas).

Diferencias individuales: rasgos que varían entre individuos pero que son consistentes (medidos repetidamente, arrojan el mismo / muy similar valor) en cada individuo.

Síndrome de rasgos (*trait syndrome*): correlaciones de distintos rasgos entre individuos en una misma población. Estudios recientes muestran que son comunes en animales. Por ejemplo, la sociabilidad en primates, un síndrome de rasgos que refleja correlaciones positivas de medidas de comportamientos sociales. Arañas rápidas para atacar intrusos, también tienen baja latencia para salir de su refugio luego de un ataque simulado de predador, y una mayor tendencia a matar presas sin necesidad.

En ciertas aves, individuos que exploran nuevos ambientes rápida y superficialmente atacan conoespecíficos más rápidamente, es más probable que ganen encuentros agonísticos, y es menos probable que respondan a cambios en ambientes familiares.

El autor emplea en su trabajo la definición de ontogenia de Tinbergen: cambios en la maquinaria comportamental durante el desarrollo. Esta definición hace énfasis en los sistemas fisiológicos y morfológicos responsables de producir rasgos comportamentales en determinado momento. Y no dice nada de la duración o reversibilidad de estos rasgos, reflejando la opinión de los primeros etólogos respecto de que la división de los cambios en de corto y de largo plazo es arbitraria.

Es más general que la definición de maduración, o el logro de la función “adulta”.

Los cambios en la maquinaria comportamental no cesan cuando se llega a la adultez, ni los rasgos comportamentales de los juveniles son preparación o práctica para la conducta adulta.

En vez de eso, han sido moldeados por fuerzas de selección que afectan a los juveniles, durante los períodos en que esos rasgos se expresan.

Por ejemplo, las crías de mamífero, que obtienen su alimento de la madre, deben ser vistas más como muy especializados parásitos, que como adultos incompletos.

Recíprocamente, si un rasgo tiene la misma forma en adultos y juveniles, no hay razones para suponer que ha sido moldeado por selección actuando en la etapa adulta.

Ciertas serpientes de agua tienen un color polimórfico que se expresa en neonatos, y continúa en adultos. Experimentos a campo han mostrado que estos colores sirven a neonatos y juveniles para bajar su riesgo de ser cazados... pero no a adultos.

Lorenz menciona también otra posibilidad: comportamientos que en otro momento de la historia de la especie fueron útiles, y ya no, permanecen, a manera de relictos, como nuestro apéndice vermicular, o las muelas del juicio.

Antes de analizar cómo los procesos comportamentales contribuyen a desarrollar y mantener la variación fenotípica, primero debemos considerar cómo factores experienciales (no sólo los relacionados con comportamiento) afectan el desarrollo de rasos de comportamiento y de otro tipo.

Para eso, estudiaremos “normas de reacción”: el conjunto de fenotipos que pueden ser producidos por un genotipo individual cuando es expuesto a un rango de condiciones ambientales. A su vez, por “genotipo” entendemos a todos los genes en un determinado individuo, no sólo a un gen determinado. Es por eso que el efecto de un gen en el desarrollo, varía en función de otros genes en el mismo individuo; es así como individuos con un mismo gen en un determinado locus, pero con diferente entorno genético, desarrollan diferencias en las mismas condiciones ambientales.

Aquí, estamos hablando de un doble entorno. El que se refiere al espacio físico y relacional del individuo, y el que se refiere al conductual: las pautas que se dan antes y después de la estudiada, a manera de medio ambiente. Esto puede aplicarse, a su vez, a la noción de cultura.

No existen “universos paralelos” para hacer los estudios ideales de las normas de reacción. Los estudios se basan en sistemas modelo, en los cuales los individuos destinados a ser criados en ambientes diferentes, deben ser lo más genéticamente similares que se pueda (clones, partenogénéticos, cruzamientos híbridos endogámicos, gemelos). Mediante este procedimiento, pueden criarse individuos diferentes con genotipos comparables, en medios diferentes.

Dependiendo del estudio, “ambiente” puede referirse a un único factor (temperatura) o a localidades que difieren en un número de aspectos, siendo sólo algunos de ellos evidentes al investigador. En forma similar, “fenotipo” puede referirse a un sólo rasgo comportamental, o a una variable compuesta que refleja un conjunto de rasgos correlacionados.

Una investigación de una norma de reacción que considere las reacciones experienciales a los ambientes actuales, puede descuidar lo que ocurrió a los ancestros, y los potenciales futuros.

Una consecuencia de la variación inter individual en la posición y forma de las normas de reacción es que la proporción de varianza fenotípica que puede atribuirse al genotipo y al ambiente varía como función de los genotipos y de los ambientes incluidos en el estudio.

Estudios con *Mus domesticus* criados en laboratorio, han mostrado que para la reacción a campo abierto de 60 cm de diámetro, los genes relacionados con la actividad motora, están en los cromosomas 1, 4, 12 y 15. En esta misma especie, otro híbrido, probado en un campo abierto de 42 por 42 cm. permitió situar los genes relacionados con la actividad motora, en los cromosomas 1, 10 y 19.

¿A qué se deben estas diferencias? ¿A los distintos medios de crianza, los distintos laboratorios, los distintos diseños experimentales, las diferencias genéticas?

Por supuesto, este grado de variación es inaceptable; los investigadores típicamente concentran sus esfuerzos en unos pocos genotipos, mantenidos en condiciones rígidamente controladas y estandarizadas. Esto, claro, quita generalidad a los resultados.

Además, a veces se supone que los ambientes permanecen constantes desde la gestación. Esto es una sobresimplificación. Y presenta al menos dos problemas. Primero, los investigadores casi siempre inician los tratamientos experimentales bastante después de la concepción, después de que una serie de factores en el huevo, el útero o el ambiente post natal han tenido oportunidad de desviar las trayectorias de desarrollo de los individuos.

En los mamíferos, los embriones comienzan con una masa de tejido sexual primordial. Que esa masa derive en testículo u ovario, depende de la activación de ciertas señales genéticas, y luego, los activadores hormonales actuando sobre el embrión controlarán el sexo de los genitales. Los testículos producen cantidades de andrógeno, que inducen la formación de conducto deferente, pene y escroto; en ausencia de los andrógenos, el embrión adquiere útero, clítoris y labios vaginales.

Aparentemente, muchos componentes de la sexualidad adulta dependen del entorno hormonal durante el desarrollo embrionario. Se ha obtenido evidencia de esta situación, en especies que producen camadas de muchas crías. En entornos como estos, las hormonas producidas por las gónadas de un feto pueden influir en las estructuras neurales y accesorias en desarrollo en el feto vecino.

Este entorno hormonal uterino se ha estudiado en roedores (ratones, gerbillos y ratas). Los embriones femeninos que tienen por vecinos embriones machos (hembras 2M), están expuestos a niveles más altos de testosterona, que los que se desarrollan sin machos vecinos (0M). Estas hembras, al madurar, poseen una anatomía masculinizada, son más agresivas, y atraen menos a los machos. El efecto opuesto se da en los machos 2F.

Y estamos hablando de estudios donde varía un único elemento: la concentración de hormonas en la cercanía del embrión.

La hiena manchada muestra otro caso de encauzamiento de la sexualidad adulta por las hormonas fetales. Las hembras presentan muchas características normalmente consideradas de macho. Son mayores y pesan más que ellos; los dominan en las peleas y ganan el acceso a los recursos. Sus genitales externos están masculinizados: no tienen vagina externa, y los labios están fusionados, formando un saco escrotal con dos almohadillas de grasa que semejan testículos. El clítoris es grande y eréctil. Lo emplean en exhibiciones de saludo e interacciones de dominancia, tal como hacen los machos de otras especies.

Esta masculinización se debería al alto nivel de androstenodiona en sangre materna durante la gestación. Este compuesto es inactivo, pudiendo transformarse en estrógeno, o en testosterona. En la placenta de la hiena, se transforma en estrógeno una pequeña cantidad, con lo que aumenta el nivel de testosterona en el feto. De allí, los rasgos masculinizantes.

Aparentemente, los esteroides producidos en el embrión de mamífero, ayudan a organizar la sexualidad del cerebro, actuando directamente sobre neuronas específicas, organizadas en circuitos, que generarían los estímulos que producen los distintos comportamientos.

Muchos de estos factores son producidos por los padres, por lo que los investigadores deben controlar el efecto de los padres cuando realizan estos estudios.

Además, desde un punto de vista conceptual, los efectos de la experiencia están ligados al estado de los individuos cuando la experiencia ocurre, y, a su vez, este estado depende de la interacción genotipo- experiencias anteriores.

El enfoque clásico de norma de acción, asume que la experiencia afecta al individuo, pero que la inversa no es cierta: el individuo no influencia su propia experiencia. Sin embargo, todo etólogo sabe que los animales no son organismos meramente pasivos a merced de fuerzas externas. En vez de eso, frecuentemente seleccionan sus propios ambientes, o los modifican a través de sus acciones. Por supuesto, la selección ambiental y las modificaciones ambientales, son procesos comportamentales con vastos efectos en los patrones de variación fenotípica.

A través de los años, los ecólogos comportamentales han documentado muchas situaciones en las que los individuos seleccionan los ambientes que van a experimentar en el futuro, incluso a nivel de microhábitats en los que desarrollar determinadas conductas.

En muchos animales, el ambiente social es tan importante como el físico: el grupo, la pareja o los vecinos afectan el comportamiento social por largos períodos.

La selección no es la única forma a través de las cuales los animales influyen el ambiente al que se someten: pueden modificarlo. Y este control no se refiere sólo y trivialmente al ambiente físico, sino al social. Esta "construcción social" ocurre cuando un individuo influye su futuro ambiente social, iniciando determinado tipo de interacciones sociales con conoespecíficos con los que interactuará en el futuro.

Supongamos un individuo que tiende a atacar vigorosamente a los conoespecíficos que entran en su área. Si los atacados tienden a no regresar, el poseedor del territorio acabará generando

un sistema con poco o ningún solapamiento. A través de agonismo, habrá construido territorio. Lo mismo, cuando establece una jerarquía de dominancia, evitando las interacciones de este tipo para el futuro. Tal es el caso que describió Goodall²⁵ para un macho adulto subordinado, Mike, que uso de latas de parafina para abalanzarse sobre otros machos, y ganar así un lugar dominante en la jerarquía del grupo.

Incluso es posible detectar en qué momento se forma esa jerarquía. Meese y Ewbank (1973)²⁶ estudiaron esta estructura en 44 grupos de cerdos, de entre 8 y 30 semanas. Tenían por lo general más de 8 individuos, incluyendo machos castrados y hembras inmaduras. Cuando en uno de esos grupos se introducían animales, ocurría lo que los autores describen como luchas vigorosas, que cesaban a las 24 horas. A las 48 horas, ya se podía distinguir una jerarquía entre los animales. El sexo o el peso no se correlacionaban con el lugar ocupado en la jerarquía. Los autores anotan que los animales dominantes dirigían la mayoría de sus agresiones directamente al individuo inmediatamente por debajo de él. Los mismos autores (Meese y Ewbank, 1972)²⁷ en un estudio anterior habían mencionado que las jerarquías podían presentar cambios espontáneos de rango, y que el nivel de agresión observado mostraba fluctuaciones de día en día, en los episodios registrados durante la alimentación.

Otro tanto vale para el comportamiento afiliativo.

Estas habilidades para seleccionar o modificar sus ambientes tienen implicancias en el desarrollo y mantenimiento de la diversidad fenotípica en las poblaciones naturales.

Así, determinados individuos (genotipos) eligen determinados ambientes, y expresan fenotipos resultantes de la interacción de sus genotipos con ese ambiente. En un experimento esta asignación se hace al azar.

No es necesaria variación genotípica en los casos de selección o construcción de ambientes; los procesos comportamentales solos pueden propiciar el desarrollo y mantenimiento de fenotipos alternativos dentro de la misma población.

Esta formación de ambientes vía comportamiento, de forma tal que dicho ambiente actúa sobre el desarrollo de esos individuos, puede verse en las ratas topo desnudas²⁸. Revisemos este caso.

La eusociabilidad se define por tres características: superposición de generaciones, división reproductiva del trabajo, y cría cooperativa de los jóvenes. Tradicionalmente, esto se hallaba en

²⁵ Goodall, J. (1986). En la senda del hombre. Barcelona, España. Biblioteca Científica Salvat.

²⁶ Meese, G. B., & Ewbank, R. (1973). The establishment and nature of the dominance hierarchy in the domesticated pig. *Animal Behaviour*, 21(2), 326-334.

²⁷ Meese, G. B., & Ewbank, R. (1972). A note on instability of the dominance hierarchy and variations in level of aggression within groups of fattening pigs. *Animal Production*, 14(3), 359-362.

²⁸ Sherman P. W., Eusociality in vertebrates. *Neurobiology and Behavior*, Cornell University and E. A. Lacey, Museum of zoology, University of Michigan.

himenópteros, y se elaboraron explicaciones focalizadas en la genética y evolución de estos grupos.

El autor cuestiona esa ortodoxia, y presenta evidencia de que la rata-topo es eusocial, con nuevos datos sobre la organización de la colonia y el delicado balance entre cooperación y conflicto entre colonias. Por fin, argumenta que estos roedores, si bien excepcionales, no son únicos, y que la eusociabilidad ocurre en muchos mamíferos y aves. La convergencia en lo que se refiere a sociabilidad compleja entre vertebrados e invertebrados sugiere que la eusociabilidad evoluciona debido a un juego entre factores extrínsecos (ecológicos) que promueven la vida grupal e intrínsecos (genéticos) que modifican las interacciones sociales entre grupos.

Las colonias de rata-topo (*Heterocephalus glaber*) van de 6 a 275 individuos. En 48 colonias (3673 ratas-topo) el 97% era no reproductor, el 1% reproductor hembra, y el 2% reproductor macho. Las colonias son familias extendidas, con individuos altamente emparentados. El sistema de túneles de una colonia tiene un radio de más de 3km. Los no reproductores más pesados atacan a las serpientes (defensa) y a su vez, toman poco alimento, como los reproductores. Los más livianos limpian y traen comida, y los más pesados cavan y pelean. Si un individuo varía en su peso, entonces varía en su función. Esta variación se da al aumentar la edad y con ella el peso. Al remover los pesados, rápidamente otros engordan y los reemplazan. Si se aísla una pareja, aumenta la frecuencia de los comportamientos de reina en la hembra. El autor vio una "fisión" de colonias en laboratorio, aparentemente por edad y por parentesco. Propone un continuo: animales que reproducen y se separan, que reproducen y se quedan un tiempo, o que reproducen y se quedan para siempre.

La regulación dentro de las colonias, es vía comportamiento agonístico²⁹. El grupo reproductor está formado por una hembra reproductora (la "reina") y de uno a tres machos. La agresión, bajo la forma de empujones y contactos nariz-nariz se observa con frecuencia en colonias en cautiverio. Se ha sugerido que tienen por función suprimir la reproducción de subordinados, o incitar a los "helpers" para que trabajen.

Resultó que estos empujones estaban estrechamente relacionados con la situación reproductora. La mayoría de las agresiones eran realizadas por la reina y unas pocas por los machos reproductores. Las hembras que están por entrar en estadio reproductivo, al ser retirada la reina, dirigen más ataques a individuos que podrían competir con ellas, hasta que establecen su dominancia. Entonces este agonismo inhibe la reproducción y mantiene el orden social, tal vez incluso incita el comportamiento de los "obreros"; todo esto, aumenta el éxito reproductivo de la reina.

Siguiendo con el trabajo de Stamps, puede esperarse el desarrollo y mantenimiento de rasgos o síndromes de rasgos diferentes cuando:

²⁹ Clarke, F. M., & Faulkes, C. G. (2001). Intracolony aggression in the eusocial naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Animal Behaviour*, 61(2), 311-324.

1. Una población vive en un ambiente heterogéneo.
2. Cada individuo elige un ambiente que emplea por un largo tiempo.
3. La experiencia en un tipo particular de ambiente afecta el desarrollo mejorando el desempeño posterior en ese ambiente.
4. Los individuos prefieren permanecer o regresar a ambientes en los que se desempeñaron con éxito.

Si estas cuatro condiciones son satisfechas, una elección inicial tal vez hecha al azar propicia el desarrollo y mantenimiento de rasgos o síndromes de rasgos que involucren aspectos comportamentales, fisiológicos y morfológicos.

Cada individuo se desarrolla en un ambiente influenciado de algún modo por sus padres. Uno de los mecanismos es el aprendizaje social. Pero existen otras vías. Por ejemplo, “estilos maternos” que influyen ciertos síndromes de rasgos en las crías de ratas. Crías más lamidas por sus madres y que maman con fácil acceso a los pezones, son menos temerosas y menos sensibles al estrés cuando adultos y tienen más resistencia a ciertos patógenos que los criados por madres que los lamen menos y les dificultan el acceso a los pezones.

La inversión de recursos de los padres también influye el desarrollo; y a su vez, esa inversión puede ser función de las características de la pareja.

Esta inversión puede llegar a, por ejemplo, distinto nivel de testosterona en los huevos, según la pareja sea más o menos atractiva. Estos distintos niveles de hormona afectan qué tanto piden comida las crías, el nivel de agresión y las tasas de crecimiento en el nido

Se trata de una ruta no genética que influye el desarrollo, incluso en especies que no tienen contacto con los hijos.

Este tipo de herencia extragenética ocurre cuando hay una correlación entre rasgos fenotípicos de padre e hijos por razones diferentes de la transmisión de material genético entre ambos. Esta definición negativa, refleja la suposición de la herencia de rasgos se debe casi por completo al material genético.

Por ejemplo, los efectos parentales, pueden ser subsumidos en el paradigma de la herencia genética, incluyendo los genes que afectan los rasgos de los padres.

Se asume entonces que los genes gobiernan la herencia, pero ahora hablando de dos conjuntos de genes, en padres e hijos respectivamente, estimando los efectos de los primeros sobre los segundos. Las normas de acción pueden acomodarse sobre el mismo paradigma, asumiendo que la plasticidad implicada tiene bases genéticas.

Este tipo de herencia es más bien vista como una curiosidad, proponiéndose en su lugar el aprendizaje social. Sin embargo, sólo unas pocas especies y situaciones satisfacen las condi-

ciones para el aprendizaje social, y hay poca evidencia que apoye la idea de herencia cultural en animales.³⁰

Dos condiciones deben satisfacerse para la herencia extragenética:

1. Requiere efectos parentales: un rasgo X, fisiológico, comportamental o morfológico, en los padres, afecta directamente el desarrollo del rasgo Y en sus descendientes.
2. Deben existir mecanismos en los descendientes que incrementen la probabilidad de que individuos que desarrollan el rasgo Y temprano en la vida, expresarán el rasgo X más adelante, cuando ellos mismos maduren y sean padres.

La transmisión cultural provee una versión simplificada de este escenario, donde $X = Y$. Lo mismo ocurre cuando los padres transmiten sustancias a los hijos, por ejemplo, ciertos sabores en la leche que orientan la preferencia alimentaria. La cuestión crítica, es por qué los individuos que aprenden preferencias o patrones motores temprano en la vida de sus padres, los expresan más tarde, cuando a su vez tienen hijos.

Para la fecha de este artículo se empezaban a estudiar casos de herencia que no fuera vía aprendizaje social.

Un caso de particular interés es el del comportamiento materno (lamer las crías, posiciones de amamantamiento) en el desarrollo de un síndrome de rasgos en roedores, que involucra reactividad al estrés.

El comportamiento de las madres influencia el comportamiento de las hijas.

Pero este tipo de herencia, no desarticula el paradigma genético para aquellas especies en la que los padres no cuidan a los hijos. A menos que en estas especies aparezca algún mecanismo extragenético, este tipo de herencia permanecerá como una curiosidad, poco relevante.

Sin embargo, todos los animales realizan cierto comportamiento que potencialmente posee profundos efectos en la conducta de las crías: las hembras eligen el lugar donde ponen los huevos, y a sus parejas. Este hábitat elegido, provee a las crías de una serie de influencias durante el desarrollo embrionario.

Sería herencia extragenética si la elección del ambiente por la madre, produce/influencia la elección del ambiente por su cría, a la hora de reproducirse. En algunos casos, se habla de “troquelado ambiental”.

Este caso se denomina inducción de preferencias.

Hasta ahora, la evidencia apunta a que la inducción de preferencias puede contribuir a la herencia extragenética en muchos animales, incluso en los casos en los que los padres no cuidan a las crías.

³⁰ Aunque, claro, suficiente para generar una línea de pensamiento, especialmente en primates: ver, por ejemplo: Pi, J. S. (1978) El chimpancé y los orígenes de la cultura. Barcelona, España. Promoción Cultural S. A.

El enfoque de la norma de acción implica que cualquier cambio dramático en factores ambientales durante el desarrollo, puede generar cambios igualmente dramáticos en rasgos y síndromes de rasgos comportamentales, y que estos cambios se expresan dentro de tiempos muy cortos (tan cortos como una sola generación).

A su vez, si se expone a los animales a condiciones nuevas durante el desarrollo, pueden mostrar “neofenotipos comportamentales”: rasgos comportamentales o síndromes de rasgos nunca antes observados para miembros de esa especie.

Lo neofenotipos comportamentales son esperables cuando los individuos se encuentran a sí mismos en un nuevo hábitat que se diferencia en un número de aspectos de otros hábitats usuales para la especie, y que permite al menos modestos niveles de supervivencia y reproducción. Muchos ambientes de encierro reúnen esas características, y a veces surgen neofenotipos comportamentales en laboratorio.

En la naturaleza esto ocurre, por ejemplo, cuando se produce una colonización o invasión de nuevos ambientes.

Veamos un ejemplo de cómo el comportamiento puede generar nuevos nichos vía un neofenotipo, que, a su vez, dispara nuevas secuencias evolutivas: las ratas que se creen ardillas³¹.

La rata negra, uno de los roedores más comunes y ampliamente distribuidos, exhibe una estrategia alimentaria oportunista, y es este tipo de alimentación uno de los factores preponderantes en su distribución. En los años recientes, estas ratas invadieron los relativamente jóvenes bosques de pinos, *Pinus halepensis*, de Jerusalén. Las ratas anidaron en los pinos, y se alimentan de las piñas, llenando entonces un nicho usualmente ocupado por las ardillas arbóreas, el ratón de la madera, y otros animales en otras partes del mundo. Pero en Israel, ningún otro mamífero explota este hábitat, tanto en cuanto a espacio como a alimento, por lo que las ratas no tuvieron competencia en el consumo de los conos de pino, su principal fuente de alimento. En laboratorio, las ratas alimentadas con semillas de pino permanecían saludables, daban a luz y criaban hasta el destete. Hasta este estudio, este género no estaba incluido en los que usaban estas semillas como alimento.

Las ratas a veces bajan de los pinos al suelo. Obtienen sus semillas directamente de los conos, en las ramas. Los conos, si se abren, dispersan las semillas al viento, y no son accesibles como alimento.

La invasión y población de este hábitat, ha abierto una serie de interrogantes sobre los medios mediante los cuales estos roedores se manejaron para sobrevivir y establecerse en estos bosques.

La explotación de las semillas, un alimento rico en energía, de los conos cerrados, requiere una serie de complejos patrones de conducta. Los conos están cubiertos por escamas rígidas y duras. La rata, sistemáticamente quita estas escamas una por una, siguiendo el orden espiral

³¹ Aisner, R., & Terkel, J. (1992). Ontogeny of pine cone opening behaviour in the black rat, *Rattus rattus*. *Animal Behaviour*, 44(2), 327-336.

alrededor del eje, hasta que lo desnuda. Esta habilidad de quitar las escamas en forma espiral y la obtención de las semillas puede ser la pista para la exitosa explotación del nuevo hábitat.

El objetivo de este estudio fue investigar la ontogenia de la apertura del cono de pino, y la transmisión de este comportamiento de una generación a otra.

Los autores localizaron las áreas de actividad de las ratas por las pilas de piñas desnudas a los pies de los árboles, y realizaron capturas en las ramas entre 3m y 15m sobre el suelo. Los machos y hembras capturados, ya debían poseer la habilidad de "desnudar" los conos; se capturaron también ratas de ciudad, que supuestamente no sabían hacerlo.

Se planearon experiencias para tratar de establecer:

1. Si las ratas de ciudad aprendían a desnudar los conos por ensayo y error, o aprendiendo de las del bosque.
2. Si las crías nacidas y criadas por padres de ciudad, aprendían como las crías nacidas y criadas por las ratas de bosque, el mecanismo de apertura de los conos.
3. Si la apertura de los conos y la extracción de las semillas es de base genética, transmitida de una generación a otra, o adquirida por un proceso de facilitación social del aprendizaje.
4. Si las ratas de ciudad adquieren el hábito cuando se las provee de conos parcialmente abiertos.

Para hacer breve este comentario, obviaremos la descripción de los dispositivos experimentales, meticulosamente expuesta en la publicación, y nos concentraremos en los resultados y la discusión.

Ninguna de las ratas de ciudad aprendió a abrir los conos por ensayo y error; la presencia de ratas que sí supieran hacerlo (ratas de bosque) no mejoró la habilidad de las "ignorantes" para aprender; en tres meses, ninguna de 18 había aprendido a hacerlo.

Ninguna de las crías nacida de las ratas de ciudad alimentadas con conos de pino, tuvo éxito en aprender a "desnudarlos"; se debilitaban, y debían ser socorridas para impedir que murieran.

Probadas a los tres meses de edad, 31 de 33 crías nacidas y criadas por ratas de bosque eran capaces de abrir los conos y alimentarse con las semillas. Sólo dos no lo lograron, y los "desnudaban" al azar.

Las crías nacidas de ratas de ciudad, criadas por ratas de ciudad no aprendieron el método; en cambio, las criadas por ratas de bosque, no importa cuales fueran sus padres biológicos, si lo aprendieron.

Si se suministraba a las crías conos abiertos de manera que tuvieran acceso a semillas, es decir, que asociaran alimento con el cono, no mejoraba su capacidad de adquirir la técnica: seguían sin hacerlo.

Del total, 35 de 51 animales, aprendieron a abrir los conos si se les daban ya empezados a descamar en el sentido de la hélice; los demás no interactuaron con los conos, o los "desnudaron" al azar.

18 de 20 ratas que por el procedimiento anterior aprendieron a terminar de descamar los conos, aprendieron a abrir conos intactos. 2 fueron incapaces de hacerlo.

Así, esta habilidad no se transmite genéticamente, sino mediante un proceso de aprendizaje facilitado socialmente, que ocurre tempranamente en la vida de la cría. Posiblemente, esto ocurre porque la presencia de un adulto facilita la alimentación social.

Los autores notaron que mientras la madre activamente abre conos, quitando las escamas y exponiendo las semillas para alimentarse de ellas, los jóvenes en desarrollo, se acercan a la boca de la madre y tratan, con relativo éxito, de obtener semillas. A medida que crecen comienzan a robarse conos enteros, parcialmente descamados por la madre. Los apartan a un rincón de las cajas de crianza, y tratan de continuar la labor comenzada por la madre.

Varios años de trabajo en el bosque de pinos, permite a los autores afirmar que allí casi no hay posibilidades de que un adulto encuentre conos parcialmente abiertos.

Cuando ya son adultas, las ratas no pueden bastarse con los conos que obtienen de sus madres, y acuden a los cerrados. Queda pendiente la cuestión de cómo se abrió el primer cono, es decir, como se inició esta cadena.

Nótese que se cumplen los dos presupuestos de la herencia no genética.

En un trabajo posterior³² se pudo establecer que el factor que más influenciaba el aprendizaje de la técnica, era la edad a la que se los separaba de la madre, más que el sexo, el tamaño de la camada o la edad a la que eran expuestos a la primera piña. Ninguna de las crías expuestas a piñas secas pudo abrirla; las expuestas desde el nacimiento, no aprendían a arrancar las escamas siguiendo el ciclo; las expuestas entre los 20 y 30 días de nacidas, desarrollaban la técnica de espiral.

Lo que tenemos es una población de ratas anidando en los pinos, y alimentándose de ellos. No hay reportes de que eso suceda en otros lugares.

Pero no son sólo ratas en ramas. Ahora, estos animales están metidos en un nicho que no es uno de los tantos en los que han evolucionado. Es decir, las presiones de selección, son otras; pero la población en cuestión ya está acoplada al ambiente, obtiene alimento y refugio, sin que haya habido mutaciones o cambios distintos de la conducta transmitida socialmente.

³² Zohar O., & Terkel, J. (1996). Social and environmental factors modulate the learning of pine-cone stripping techniques by black rats, *Rattus rattus*. *Animal behaviour*, 51(3), 611-618.

Byrne³³ avanza un poco más intentando desentrañar qué tipo de aprendizaje social daría cuenta de la adquisición de esta conducta, y propone que el procesamiento de piñas podría surgir por imitación a nivel de programa mediante análisis de cadenas (*string parsing*). En este aprendizaje el observador detecta patrones recurrentes en el flujo conductual de un modelo, es decir es capaz de ver el comportamiento del otro como una secuencia de unidades, y construye un croquis estadístico de la estructura jerárquica subyacente para extraer patrones regulares. Así, copia la organización del comportamiento sin depender de la comprensión de las intenciones de otros agentes o de la física cotidiana de los objetos, sino sólo de eventos observables.

Entonces, las nuevas conductas de animales que están colonizando un hábitat, no necesariamente reflejan cambios genéticos como consecuencia del principio del fundador o de fuerte selección direccional.

Retomando a Stamps, muchos biólogos aplicados, incluyendo conservacionistas y de manejo integral de plagas, buscan establecer poblaciones en nuevos ambientes usando individuos criados en cautividad o en ambientes naturales de otro tipo. Según este enfoque, al haberse formado una norma de acción en un ambiente, si los individuos son pasados a otro, podrían tardar en ajustarse a él. Sin embargo, la propuesta indica que en vez de tratar de cambiar el comportamiento de adultos o sub adultos antes de soltarlos, conviene proveerlos con comida y refugio luego de liberarlos. Suponiendo que son capaces de sobrevivir y reproducirse, sus crías serían expuestas al nuevo ambiente, desarrollando fenotipos acordes a él.

Los procesos comportamentales pueden favorecer el desarrollo y mantenimiento de patrones predecibles y estables de diferencias individuales en el comportamiento, y conjuntos estables de rasgos correlacionados. Así, este tipo de patrones no debe atribuirse necesariamente a cambios genéticos.

A su vez, esto permite explicar por qué a veces conductas observadas en cautiverio desaparecen en libertad, y alerta sobre extrapolar conductas de un ambiente a otro.

Además, las técnicas usuales para estimar heredabilidad se basan en que las correlaciones se deben a genes, no a influencias del ambiente.

En conclusión, estudios en procesos comportamentales que afectan el desarrollo no son sólo interesantes por sí mismos, sino que esta línea de investigación puede echar luz sobre cuestiones y temas que conciernen al trabajo científico en disciplinas relacionadas. En este punto, los estudiosos del comportamiento animal sólo han comenzado a estudiar ciertos procesos comportamentales con gran efecto potencial en el desarrollo de diferencias individuales y síndromes de rasgos. Entonces, si el pasado reciente indica algo, es que la pregunta de Tinbergen referida a la ontogenia debe atraer la atención de los estudiosos del comportamiento animal en muchos de los años por venir.

³³ Byrne, R. W. (1999). Imitation without intentionality. Using string parsing to copy the organization of behaviour. *Animal Cognition*, 2(2), 63-72.

¿Por qué sucede, en términos de Mecanismos de Regulación?

Sobre la noción de Umwelt

En nuestra Cátedra de Etología empleamos un marco conceptual donde hablamos de la conducta como la expresión del nexo entre un organismo y su ambiente. Y hemos hablado también de uno de los errores más usuales en el estudio de la conducta: la antropomorfización.

Es decir, el interpretar lo que vemos, como si lo realizara un humano, una persona, o, aún peor, nosotros mismos. Explicamos lo que vemos, de la misma manera que lo haríamos si nosotros lo protagonizáramos.

Incluso cuando hablamos del nexo individuo-entorno, podemos estar deslizándonos ese error en nuestra descripción. Porque en una descripción, entorno es entorno percibido.

Percibido por nosotros.

¿El objeto de estudio percibe igual?

Y si no percibe igual, ¿podemos estar equivocando nuestra explicación al atribuir ciertos cambios en la conducta a ciertos cambios en el ambiente? Porque como ambiente, en este caso, es ambiente percibido, se trata de cambios percibidos, no por nosotros, sino por el individuo en estudio.

Un análisis meramente anatómico, revela que las formas de percepción son especie-específicas, incluso tal vez con determinadas características individuo-específicas. Así, ese entorno percibido es propio, característico del tipo de individuo. Este mundo sensorial y perceptual propio, característico, se denomina *Umwelt*. El etólogo que propuso esta distinción, y le dio ese nombre, von Uexküll, incluía en él las respuestas, musculares y glandulares, del animal. Tinbergen llamó *Merkwelt* al mundo perceptual, pero con el tiempo, el concepto de *Umwelt* quedó reducido al de *Merkwelt*, y nosotros aceptaremos esa restricción.

Antes de seguir adelante con el análisis, notemos algo.

Muchas veces, al introducir el tema de *Umwelt*, suelen mostrarnos dos dibujos (por ejemplo, Thorpe, 1982³⁴). En uno, una serie de flores, y en otro, como vería esas flores la abeja.

Pero resulta que eso implica una traducción, de una *Umwelt* a otra: de la de la abeja, a la nuestra. Y, en realidad, equivale a decir de qué manera una abeja percibe el mundo real, que, casualmente, es el nuestro. Y en este plano argumental, no hay una *Umwelt* privilegiada. Y para colmo, el dibujo es percibido, es decir, estamos simulando que vemos de qué manera ve una abeja. Pero seguimos viendo nosotros.

Básicamente, no hay manera de traducir los contenidos de una *Umwelt*, a otra. Porque se trata de cualidades.

³⁴ Thorpe, W. H. 1982 Breve historia de la Etología. Madrid, España. Alianza Editorial. Sección : Humanidades, nº 902.

Hagamos un ejercicio *dentro* de una misma Umwelt. ¿Es posible oír un color? ¿Oler un sonido? ¿Tocar un sabor?

Así que no se trata solo de dibujar flores de distinto color, o segmentar la imagen como si la viésemos a través de un colador. Los sentidos diferentes son eso: diferentes.

Conocemos un sustrato fisiológico para los sentidos: son los órganos que responden a determinadas calidades del entorno.

Así que, en un primer paso, tratemos de establecer qué modalidades sensoriales encontramos en los seres vivos.

Tomemos para eso la clasificación que presentan Grier & Burk, 1992³⁵, basándose en la forma de energía involucrada.

1. Mecanoreceptores

- a. Tacto, presión
- b. Propioceptivos (internos) estiramientos, torsiones.
- c. Intersticiales /equilibrio estatocitos u otros detectores de peso o movimiento.
- d. Vibraciones / oído amplia variedad de estructuras, en algunos casos incluyen ampli-
ficaciones.

2. Fotoreceptores: visión y detección de la luz.

3. Termoreceptores: calor y luz infrarroja.

4. Electrorrecepción: sentidos eléctricos.

5. Magnetoreceptores: campos magnéticos.

6. Quimiorreceptores: detección química o molecular.

- a. Gusto
- b. Olfato

En cada uno de estos sistemas, reconocemos tres atributos:

Sensibilidad: la capacidad del sentido de detectar, para un determinado estímulo, su presencia o ausencia. Debemos considerar la magnitud de intensidad y la resolución, la capacidad de notar diferencias, y si esta capacidad de detectar diferencias es absoluta, o relativa. El ejemplo usual de esta última, es la forma en que percibimos la temperatura de un objeto según lo toquemos con la mano fría, o caliente.

Capacidad de localizar la fuente del estímulo, es decir, de ubicar el objeto desde donde proviene la energía que activa el receptor. Algunos individuos sólo pueden moverse siguiendo un gradiente, como en nuestro caso si nos guiamos por el calor, o el olfato. En

³⁵ Grier, J. W. Burk, T., & Bradley, B. (1992). *Biology of animal behavior*, (2ª ed.) Dubuque, USA..Wm. C. Brown Publisher.

otros, el sentido opera según órganos pares, separados entre sí, de manera que una comparación de la percepción en los órganos permite establecer una dirección para el objeto.

Discriminación de patrones: envuelve aspectos espaciales y temporales.

¿Pero cómo accedemos a entender la Umwelt?

A través de caminos indirectos, que analizan ya sean los cambios de conducta que siguen a ciertos cambios en el ambiente, o los cambios en los órganos.

1. Potenciales evocados; registro de actividad de las neuronas sensoriales. Usando microelectrodos insertados directamente en los axones de las neuronas sensoriales, o externos, colocados cerca, de forma que puedan medirse las frecuencias de los impulsos, y asociarlas a distintos estímulos.

2. Interrupción, bloqueo o remoción de los órganos sensoriales o de sus conexiones nerviosas. Por ejemplo, cubrir el órgano sensorial, o desconectarlo del resto del sistema nervioso.

3. Respuestas aprendidas en conjunción con ciertos estímulos sensoriales. Tal vez la técnica más utilizada. Se enseña a los sujetos experimentales a responder a una señal, y luego esta se aumenta, o se disminuye, o se presenta mezclada con otras, para determinar, a partir de la respuesta del sujeto, si la está percibiendo o no.

4. Respuestas naturales, en conjunción con ciertos estímulos experimentales. En este caso, no se le enseña una respuesta, sino que se observan las respuestas no condicionadas. Por ejemplo, colocando al sujeto en un cilindro rotatorio con patrones dibujados en su interior, para observar cómo responde a su desplazamiento. ¿Orientan la cabeza de alguna manera hacia las marcas que pasan?

Por supuesto, estas investigaciones no son tan sencillas como parecen. Al fin de cuentas, estamos hablando de que usamos nuestro mundo perceptivo, para analizar el de otros seres vivos.

Un ejemplo que ilustra lo complejo de estas búsquedas, es la forma en que von Frisch dilucidó si las abejas veían o no los colores (van der Kloot, 1971)³⁶.

Allá por 1910, se publicó un trabajo que afirmaba que no eran capaces de distinguir los colores. Esto desconcertó a von Frisch, un zoólogo que aceptaba que muchas flores habían evolucionado

³⁶ Van der Kloot, W. G. (1971) Comportamiento. México, Rep. de México. C. E. C. S. A.

nado, en cuanto a forma y color, para atraer a los insectos que las polinizaban. ¿Qué sentido tenía entonces tanta profusión de color, si era invisible a las abejas?

Notemos que esta pregunta, sólo es posible en el marco de la teoría de la evolución.

Colocó una mesa cerca de una colmena, y en ella, un plato con agua azucarada, sobre un cuadrado de cartón azul. Al rato, las abejas llegaron al plato, y comenzaron a acarrear el agua azucarada a la colmena. Tras repetidos viajes, el agua fue quitada, lo mismo que el cartón. Otros dos cuadrados del mismo material fueron colocados allí: uno azul, y uno rojo. Y resultó que la mayoría de las abejas que llegaban a la mesa, se posaban en el azul.

¿Alcanza esto para decir que las abejas distinguen los colores, ya que pudieron aprender a asociar uno, el azul, con comida? ¿O podrían estar emulando la distinción del color, mediante la percepción de una gama de grises, como hace un daltónico?

Para despejar esta duda, colocó sobre la mesa una tarjeta azul, entre una gran cantidad de tarjetas grises, que iban desde el casi blanco, al negro. Puso un plato sobre cada una, pero sólo el que estaba sobre la tarjeta azul tenía agua azucarada. Después del período de entrenamiento (cuando, se supone, las abejas aprenden), se colocó sobre la mesa una serie de tarjetas nuevas, para evitar que pudieran haber sido marcadas odoríferamente por las abejas, y se les puso un vidrio encima, para el caso de que la tintura azul pudiera ser distinguida por el olor. Las abejas se posaban sobre la tarjeta azul, no sobre las grises. Así, distinguían los colores.

Se las pudo entrenar para que distinguieran los colores naranja, amarillo, verde, violeta y púrpura. Pero no el escarlata: lo confundían con el gris oscuro. No pueden distinguir el naranja del amarillo o el verde: para ellas, es un solo color.

Esto se complica aún más, si tenemos en cuenta que las abejas pueden ver el ultravioleta: muchas flores absorben o reflejan diferencialmente en esta longitud de onda, de forma tal que muchas flores rojas a nuestra visión, en realidad son vistas por sus reflejos en el ultravioleta.

En resumidas cuentas, las abejas distinguen, dentro de cierto rango, determinadas discontinuidades en las cualidades de los objetos que nosotros identificamos como colores diferentes; lo que está muy lejos de afirmar que las abejas ven los colores tal como lo hacemos nosotros.

Incluso es posible elaborar diseños para evaluar qué distinciones intervienen y si hay diferencias en cuanto a su relevancia en el reconocimiento de determinados objetos. En un experimento sobre aprendizaje³⁷ se realizaron pruebas para ver cómo las abejas recuerdan las flores. Se observó que aprenden ciertas características florales antes que otras, y aún más, que las distinciones operan a dos niveles: uno instintivo, guiado por determinadas cualidades (ej. obje-

³⁷ Gould, J. L. y Marler, P. (1987). Aprendizaje instintivo. *Investigación y Ciencia* (126).

tos pequeños, de colores vistosos, con elevada relación de bordes respecto a zonas no fragmentadas y con centros oscuros), para reconocer en forma general los objetos floriformes; y el otro aprendido, para reconocer los rasgos específicos de un tipo de flor. En este último, las señales que recuerdan acerca de la flor no se fijan con la misma intensidad, existe una jerarquía (olor- color- forma) en la organización de la memoria.

Pero a veces no alcanza sólo con determinar si el sistema sensorial responde o no a cierta gama de energía.

Puede ocurrir que sea sensible, en especial, a ciertos patrones.

Un ejemplo muy popular es el de los sapos: sus ojos están configurados de manera tal que captan ciertos movimientos. Un gusano muerto no es atacado, mientras que un palillo moviéndose sí. Y esto ocurre a nivel del ojo mismo.

La sinestesia

Unas palabras sobre la sinestesia, el “caso” que muestra el procesamiento sensorial, a partir de un desorden en el mismo³⁸.

Tal como lo define Sagiv³⁹ el término sinestesia (griego, syn = juntos, anestesia = sensación) se ha utilizado para describir una amplia variedad de fenómenos. Más comúnmente, se utiliza para denotar una condición en la cual la estimulación en una modalidad sensorial también da lugar a una experiencia en una modalidad diferente. Los estímulos productores de sinestesia (“inductores”) no parecen estar restringidos a una simple entrada sensorial. Típicamente los inductores son unidades significativas tales como letras, dígitos, palabras o la tonalidad de una nota musical. En algunos casos, sin embargo, conceptos más abstractos, como unidades de tiempo o personalidades, pueden servir como inductores.

Cuando cierto individuo prepara hamburguesas con sus manos, experimenta un intenso sabor amargo. Una muchacha percibe su entorno de un color azulado si escucha un “do” al piano; el resto de las notas le evocan distintos colores. Las teclas de su piano están codificadas mediante colores para que, aprovechando su peculiar facultad, progrese en la ejecución de piezas musicales. Ante números impresos en negro, otra persona los ve de diferentes colores. Estos tres “casos” pertenecen al reducido grupo de personas que padecen sinestesia. Para ellos los sentidos tacto, gusto, oído, vista y olfato no permanecen separados, sino mezclados.

El término sinestesia entonces denota la rara capacidad de oír los colores, saborear las formas o experimentar otras fusiones sensoriales igualmente extrañas cuya calidad parece difícil de imaginar para el resto de nosotros. Por ejemplo, una voz no es sólo algo que se oye, sino que

³⁸ Ramachandran & Hubbard, (2003). Escuchar colores, saborear formas. *Investigación y ciencia*, (322) 20-27

³⁹ Sagiv, N. (2005). Synesthesia in perspective. *Synesthesia. Perspectives from cognitive neuroscience* (pp. 3-10). Oxford University Press.

también se siente, se ve, o se saborea. Las percepciones poseen una curiosa extensión espacial y dinamismo, y son involuntarias, automáticas y estables en el tiempo. Actualmente se sabe que la sinestesia sigue un patrón hereditario consistente con la transmisión dominante ligada al cromosoma X; predomina en mujeres en una relación 3:1; los sinestésicos son preponderantemente zurdos para la escritura; y poseen un nivel alto de inteligencia y muy buena memoria, pero sus características cognitivas son desiguales, por ejemplo, presentan deficiencias matemáticas para la transcodificación léxico-a-dígito, o aloquiria (confusión derecha-izquierda).⁴⁰

Marks y Odgaard⁴¹ realizan una distinción entre dos clases de sinestesia, en relación a la correspondencia entre el inductor y la sensación (o concurrente).

- 1- Intramodal o transdimensional: el inductor y la sensación pertenecen a dimensiones diferentes de la misma modalidad; por ejemplo, las palabras, letras o números visualmente presentados (inductores visuales) producen colores específicos y a menudo únicos (sensaciones visuales). Estaría mediada por la coactivación de regiones neurales del mismo modo que sucede en la percepción no sinestésica, pero con atributos perceptuales a menudo continuos en tiempo y espacio.
- 2- Intermodal o transmodal: el inductor y la sensación pertenecen a diferentes modalidades; por ejemplo, los estímulos acústicos (inductores acústicos) producen sensaciones visuales. Las regiones neurales que median inductores y sensaciones serían coactivadas con menor frecuencia, y si lo fueran, de todos modos serían espacialmente discontinuas.

La clasificación utilizada por Day⁴² se basa en dos conjuntos relacionados de estados cognitivos.

1. Sinestesia propiamente dicha: los estímulos para un sentido, como el olor, son percibidos involuntaria y simultáneamente por uno o más sentidos adicionales, como la vista y / o el oído. Por ejemplo, sonido-color: los sonidos de los instrumentos musicales harán ver ciertos colores, y cada color específico y consistente con el instrumento particular que suena; sabor/olor-color: el sabor del café expreso hace ver un charco de líquido verde oscuro.
2. Sinestesia cognoscitiva: ciertos conjuntos de cosas que las culturas individuales nos enseñan a agrupar y categorizar de una manera específica (como letras, números o nombres de personas) sufren una adición sensorial, como olor, color o sabor. La forma más común involucra letras escritas, números, unidades de tiempo y notas o claves musicales, coloreadas.

⁴⁰ Cytowic, R. E. (2002). *Synesthesia: A union of the senses*. MIT press.

⁴¹ Marks, L. E., & Odgaard, E. C. (2005). Developmental Constraints on Theories of Synesthesia. *Synesthesia: Perspectives from cognitive neuroscience*, pp. 214-238. Oxford University Press.

⁴² Day, S. (2005). Some demographic and socio-cultural aspects of synesthesia. *Synesthesia: Perspectives from cognitive neuroscience* (pp.11-33). Oxford University Press.

El autor comenta casos de sinestésicos famosos, por ejemplo, Franz Liszt, quien cuando comenzó como maestro de capilla en Weimar asombraba a la orquesta diciéndoles: "¡Por favor, caballeros, un poco más azules!", o "Esto es violeta profundo", o "No tan rosa". En principio creían que bromeaba, luego se acostumbraron al hecho de que el músico veía colores allí donde ellos solo escuchaban tonos. También Nikolai Rimsky-Korsakov tenía claves musicales sinestésicamente coloreadas. Richard Feynman, ganador del Premio Nobel de Física en 1965, veía las letras y números de colores. Mientras observaba la función de Bessel, comentaba que veía a la J en un tono tostado suave, la N en violeta azulado, y la X en marrón oscuro volando alrededor; y se preguntaba cómo la observarían sus estudiantes.

La ciencia se acercó por vez primera a la sinestesia en 1880, año en que Francis Galton, primo de Charles Darwin, publicó un artículo sobre ella en *Nature*. Pero quienes se siguieron ocupando del fenómeno, la minusvaloraban por considerarla una impostura o resultado del abuso de drogas (el LSD y la mescalina producen efectos similares); a lo sumo, se trataría de una rareza singular.

Desde hace unos cuantos años, sin embargo, se comenzaron a descubrir procesos cerebrales que podrían explicar la sinestesia. Durante el estudio también se hallaron nuevas claves para comprender algunos de los aspectos más misteriosos de la mente humana, como la aparición del pensamiento abstracto, la metáfora y, quizás, el lenguaje.

Según la explicación al uso, las personas sinestésicas se limitaban a recordar y asociar experiencias vividas en la infancia. En coherencia con ello, un individuo que al observar el número 5 lo ve de color rojo pese a estar impreso en negro, habría jugado de niño con figuras imantadas, entre las que había un 5 de color rojo y un 6 de color verde, por ejemplo. Pero tal hipótesis no explica por qué sólo algunas personas retienen en su memoria recuerdos sensoriales tan intensos. Se puede pensar en la sensación de frío cuando se observa una fotografía de un cubito de hielo, pero no se sentirá frío, cualesquiera que hayan sido las vivencias relacionadas con la nieve y el frío experimentadas durante la adolescencia.

Para otros, los sinestésicos empleaban un lenguaje metafórico, cuando hablan de una nota do "roja" o del sabor "puntiagudo" del pollo, del mismo modo que las personas normales califican un queso como fuerte o dicen que un vestido es "chillón". Nuestro lenguaje ordinario está plagado de metáforas relacionadas con los sentidos. Los sinestésicos estarían especialmente dotados para ello.

Maurer y Mondloch⁴³ proponen que los recién nacidos y niños de corta edad realizan integraciones intermodales (*cross-modal integrations*) que resultan de percepción sinestésica. Se parecen a los adultos sinestésicos en que la estimulación de una modalidad sensorial evoca un percepto no solo

⁴³ Maurer, D., & Mondloch, C. J. (2005). Neonatal synesthesia: A reevaluation. *Synesthesia: Perspectives from cognitive neuroscience* (pp. 193-213). Oxford University Press.

en esa, sino también en una segunda modalidad. Lo relacionan con la evidencia anatómica de presentar conexiones corticales transitorias que luego sufrirán un proceso de poda, y/o la posesión de un sistema límbico muy desarrollado en comparación con una corteza aún inmadura. Así, el bebé es incapaz de diferenciar los perceptos reales de los sinestésicamente inducidos. La forma débil de su hipótesis sostiene que los bebés no diferencian estímulos de distintas modalidades pero en su lugar responden a la energía total sumada entre modalidades. El bebé es consciente de cambios en el patrón de energía y reconoce algunos patrones que experimentó con anterioridad, pero no es consciente de la modalidad que produjo el patrón.

El uso de técnicas de neuroimagen ha aportado evidencias de sinestesia neonatal; se ha observado la activación de la corteza somatosensorial y visual a partir de estímulos auditivos, o de la corteza auditiva al recibir estímulos visuales. Estos resultados sugieren una menor especificidad de áreas corticales durante la infancia temprana, que se irá incrementando a partir del tercer año de vida.

En la opinión de Cytowick⁴⁴ los sinestésicos son metafóricamente "fósiles cognitivos". Así, la sinestesia puede ser considerada vestigial si se acepta la hipótesis de Maurer de que todos los neonatos son sinestésicos, y la conclusión evidente de que la mayoría crece fuera de ella. De acuerdo con esta óptica, la sinestesia es más mamífera que sapiente. Dicho en otras palabras, asignar significado semántico de alto nivel a las cosas no es típico de la categoría de los mamíferos, mientras que la percepción sinestésica sí lo es.

En 1999 se comenzó a investigar si la sinestesia constituía una experiencia genuinamente sensorial. Se comenzó preguntando directamente a los propios pacientes: "¿Lo reconoce como un recuerdo o ve el color como si lo tuviera delante?" No se obtuvieron resultados satisfactorios. Aunque varios respondieron "Lo veo perfectamente", la reacción mayoritaria era: "En cierta manera, lo veo y no lo veo". O también: "No, no es como un recuerdo. Veo el número en rojo pero sé que no lo es, sé que es negro. Así que supongo que debe tratarse de un recuerdo".

Para determinar si una experiencia guarda relación directa con la percepción, la psicología emplea el test de segregación. Si se observa un conjunto de líneas en el que las inclinadas se hallan repartidas en un bosque de verticales, las líneas inclinadas destacan sobremanera.

		/								
			/							
				/						
					/					
						/				
						/				
						/				

⁴⁴ Cytowic, R. E. (2002) (pp.10-11)

Resulta muy sencillo separarlas del fondo y agruparlas para formar, por ejemplo, un triángulo. Algo similar sucederá si observamos un fondo de puntos verdes y se nos pide que detectemos las figuras rojas; éstas destacarán. Pero un conjunto de números dos (2) negros diseminados entre cinco (5) del mismo color resultarán casi indistinguibles. Cuesta discernir los dos de los cinco sin proceder a una inspección número a número, aunque cada figura, en sí, difiera de la contigua tanto como una línea inclinada respecto de una vertical. Podríamos concluir, pues, que sólo determinadas características primitivas o elementales, así el color y la orientación de las líneas, permiten una distinción inmediata. Con otras formas más complejas, los números por ejemplo, no sucede lo mismo.

¿Qué ocurriría si se mostrara la representación de números impresos en negro a un grupo de sinestésicos que percibiesen los cinco de color rojo y los dos de color verde? Se distribuyeron los dos (2) de suerte tal que, en el cuadro de números, dibujaran un triángulo. Si la sinestesia fuera un fenómeno genuinamente sensorial, los individuos no tendrían dificultades en identificar el triángulo, ya que para ellos los números estarían teñidos de color (aquí presentados en negrita)

555555555555	555555555555
555525555555	5555 2 55555555
555252555555	555 25 25555555
552555255555	55 2555 25555555
522222255555	5 22222 25555555
555555555555	555555555555
555555555555	555555555555
555555555555	555555555555

Al realizar estos tests de segregación con voluntarios, el resultado no pudo ser más elocuente. Los sinestésicos distinguieron la figura formada por el grupo de números en un 90 por ciento de los casos (exactamente igual que los individuos normales cuando los números aparecen coloreados). Estos resultados demuestran que los colores inducidos son de carácter sensorial y que los sinestésicos no fingen. En otro ensayo, de resultado sorprendente, se colocó ante una pantalla de ordenador a un sinestésico que percibía el número cinco de color rojo: no podía distinguir una variación de color de negro a rojo del número hasta que se aplicaba un tono encarnado intenso; pero detectaba inmediatamente el cambio si se añadía un tinte verde.

Ensayos apoyados en técnicas de formación de imágenes cerebrales han recabado pruebas provisionales de la activación local del área del color V4 que respaldan la teoría de la sinestesia por activación cruzada. Al presentar números en blanco y negro a sinestésicos, se apreció activación cerebral no sólo en el área numérica, sino también en el área del color. Se observó, asimismo, diferencias entre tipos distintos de sinestésicos. Uno de los sujetos con sinestesia inferior mostraba mayor activación en los pasos iniciales del procesamiento del color que los

sujetos control. Por el contrario, los sujetos con sinestesia superior evidenciaban menor activación en esas fases iniciales.

Booth⁴⁵ señala que la sinestesia consiste en una norma inusualmente configurada que se adquiere tempranamente. Ni una base neural ni una base cultural pueden explicar por sí solas su desarrollo; siendo que tanto la expresión neurogénica como la educación lingüística interactúan seleccionando diferencias entre la asequibilidad (*affordance*) material y simbólica de las entidades ambientales. Dentro del sistema biológico subyacente a una mente, las conexiones excitatorias entre las neuronas en la corteza cerebral son inicialmente aleatorias en un ambiente universalmente inhibitorio. A medida que la corteza crece, las conexiones sobreviven o se vuelven menos inhibidas, y son seleccionadas por los patrones de contracción muscular o estimulación de los receptores sensoriales, y las correlaciones motor-sensoriales. Existe evidencia que apoya esta base neural para la formación de asociaciones color-forma a los 2-3 meses de edad.

Dentro del sistema cultural en la base social de una mente, si analizamos el desencadenante léxico, es sencillo adivinar por qué un nativo de habla inglesa puede ver color amarillo (*yellow*) en la letra Y, y un francés en la J (*jaune*), o ambos ver color azul en la B (*blue – bleu*, respectivamente); ahora bien, es mucho más difícil descifrar por qué pueden ver marrón en la D, sin conocer los antecedentes del sinestésico en particular. Esta importancia del entorno se evidenciaría claramente en los casos de sinestesia a nivel familiar. No obstante, las palabras cambian de uso sin confusión sobre los conceptos. Como resultado de tales cambios a nivel individual, el funcionamiento y la fenomenología de las ideas y las percepciones se vuelven cada vez más específicos e integrados para distinguir características diferentes. Por ejemplo, si todos los objetos comestibles anaranjados tuviesen el olor, sabor y textura de una naranja; y todos los objetos dulces y ácidos, con olor y textura de cítrico, fuesen de color anaranjado, entonces el color anaranjado podría saber ácido y dulce; del mismo modo, cualquier cosa que supiese dulce y ácido podría verse de color anaranjado. Este resultado sería modulado por la exposición prolongada a alimentos. Cabe destacar que es este tipo de experiencia la que está en la base de la mayoría de los casos de sinestesia color-sabor y color-olor.

Así, este “mundo sensorial”, esta Umwelt es efectivamente una construcción, no algo dado, y fijo, transferible.

El reconocimiento de patrones: un ejemplo desde la visión en los vertebrados

Si bien podemos trazar vías en el sistema nervioso, debemos tener presente que estas vías no son autopistas, que en ellas, diferentes neuronas filtran y modifican los mensajes, lo que conduce al llamado principio de abstracción: abstraer significa, literalmente dibujar desde. Diferentes neuronas en la vía abstraen distintos bits de información de los impulsos entrantes, y en

⁴⁵ Booth, D. A. (2013). How a mind works. *Parts I, II and III*. Historical and methodological roots of a fundamental theory. Working Paper. ResearchGate online archive. 55-58. DOI: 10.13140/RG.2.1.1479.6569.

conjunto pueden producir una figura generalizada. Cierta polilla, con sólo seis neuronas en su sistema auditivo, puede identificar la señal de un murciélago de entre el desorden de sonidos ambientales. Esto se debe a que, además de estas seis neuronas sensoriales, hay interneuronas. Algunas transmiten la señal sin modificarla, otras sólo se activan cuando los pulsos caen dentro de ciertos rangos emitidos por los murciélagos, y otras, marcan la duración de la emisiones. Tomadas en conjunto, *significan* murciélago. Esto destraba determinados patrones motores, que ponen a la polilla a salvo.

Para entender el problema, pensemos cuando un objeto, por ejemplo la letra A, es observado. La imagen proyectada en la retina no pasa simplemente al cerebro intacta y sin alteraciones, como una imagen de televisión a la pantalla. Para que un sistema como este permita algún tipo de abstracción, la imagen debe ser procesada. Si ojo y objeto se acercan o se alejan, la imagen caerá sobre distintos receptores, sin embargo el sistema la sigue reconociendo, pese a rotaciones y cambios de tamaño aparente. Pensemos ahora en la N, que rotada se asemeja a la Z, o en la W, que invertida es una M. En otros casos, el sistema debe ser capaz de reconocer un insecto, e incluso de distinguir insectos comestibles de los que no lo son. Y todo debe ocurrir a diferentes distancias, en diferentes posiciones, en diferentes entornos, con diferente intensidad de luz; así, la abstracción involucra mucho más que sólo pasar la imagen.

En vertebrados, la vía visual comienza en la retina. Esta es, en realidad, una extensión del cerebro, deriva embriológicamente del tubo neural.

Por lo tanto, es más compleja que una simple estructura sensorial, y más sencilla que el cerebro. La retina, tan frágil y delgada como una telaraña, está compuesta por cinco tipos de neuronas, ordenadas en capas.

1. Células sensoriales conos y bastones de varios tipos.
2. Células horizontales, que llevan información a través de la retina entre células sensoriales vecinas.
3. Células bipolares, que realizan cierto grado de integración y la llevan a la capa siguiente.
4. Células amácrinas, que también integran horizontalmente, pudiendo detectar información direccional cuando la información cruza el campo visual en una dirección pero no en otra.
5. Células ganglionares, que sintetizan cualidades, o abstraen de las células anteriores y la envían hacia el cerebro vía el nervio óptico.

El grado en el que las diferentes especies procesan información inicialmente en la retina, depende de la relación con el ambiente y su estilo de vida. Los sapos poseen un alto grado de procesamiento temprano, con cierta categoría de información sintetizada en las células ganglionares antes de que los impulsos se envíen al cerebro.

Las áreas, solapadas, de células sensoriales cubiertas por una particular célula ganglionar, se denominan campos receptivos. Las células ganglionares se clasifican según el tipo de información que detectan. Las hay capaces de reaccionar a sombra, movimientos de grandes objetos, movimientos de pequeños objetos, grandes bordes, y brillo, especialmente en la sección azul del espectro. La salida de esas células, va a distintas regiones del cerebro. Todos estos procesos son luego integrados, incluyendo la ocurrencia de modificaciones ocurrida por el aprendizaje, hasta que se genera la respuesta motora. Pero mucha de la abstracción ocurre directamente en la retina del sapo. Esto parece funcionar bien: los sapos no son precisamente un grupo de poco éxito evolutivo.

Otros vertebrados, como los mamíferos, poseen sistemas similares, con algunas modificaciones. Tienen, básicamente, células que captan brillo y células que captan sombra, con pocas células ganglionares respondiendo a estructuras más complicadas. Por ejemplo, en conejos y ardillas sólo el 34% de las fibras nerviosas ópticas llevan información compleja, en gatos, sólo el 8%, mientras que el 92% son células on/off, es decir, detectan luz y oscuridad.

En otras palabras, los gatos y en cierto grado otros mamíferos, incluidos los primates, se apoyan menos en los procesos retinales de la información, pasando más trabajo al cerebro en sí mismo, en el que hay una mayor capacidad de abstracción.

La mayor parte de la información va a los cuerpos geniculados dorso laterales, y de allí, a la corteza visual.

Hay dos categorías básicas de información nerviosa de las células ganglionares, generada por los patrones de encendido / apagado de los campos receptivos: centro on / periferia off, y centro off / periferia on. Es decir, algunas células ganglionares responden a una de estas configuraciones, y otras, a otra.

En la corteza visual, hay células simples, complejas e hipercomplejas, y a medida que el impulso pasa por ellas, van siendo abstraídos distintos tipos de información.

Cuando la información acaba por ser elaborada en la corteza visual, los impulsos van a otras áreas de la corteza, donde, combinados con otra información, producen una salida muscular y, por fin, un comportamiento.

Entonces, resulta que no es el ojo el que ve, sino el cerebro. Así, las respuestas son dadas por un sistema aún más complejo. Se ha encontrado⁴⁶ que el sistema visual reacciona más, y distinto, a escenas reales (paisajes, por ejemplo) que a patrones al azar, o puntos proyectados en una pantalla. La explicación es casi obvia: todo el sistema ha evolucionado en acople con su ambiente. Así que los picos de reacciones están donde ese acople individuo-ambiente se realiza. Difícilmente un animal vea puntos al azar. Más bien, ve figuras, que de alguna manera debe separar del fondo. Y el sistema evolucionó para eso, por lo que es ante esas configuraciones que da las respuestas óptimas.

⁴⁶ Barinaga, M. (1998). Researches go natural in visual studies. Science, 282, 614-616.

Y hasta aquí, sólo hablamos de sistemas sensoriales que perciben energía que viene del exterior. Resulta que los hay que emiten, y captan la forma en que esa energía cambia en su interacción con el medio. El ejemplo más conocido son los casos de ecolocación. Vampiros y murciélagos emiten secuencias de sonidos, y por el eco determinan la posición de objetos a su alrededor. En los delfines, la situación es diferente: el sonido se refleja al pasar de un medio de una densidad, a otro medio de densidad distinta. Pero los seres vivos son, básicamente, agua. Así que el sonido rebota en los huesos, o burbujas de aire que se encuentran en la vejiga natatoria, o en los intestinos. En cierta forma, perciben el interior de los seres que los rodean. Algo distinto ocurre con los seres que utilizan campos eléctricos: algunos peces, y el ornitorrinco, por ejemplo. El campo eléctrico se deforma según envuelva objetos conductores o aislantes. A su vez, al menos en peces, la frecuencia de los pulsos aumenta cuando el individuo percibe algún cambio brusco en su ambiente: en cierta manera, “ilumina” su entorno para mejorar la percepción del mismo.

Hemos hablado de la forma en que operan los sentidos por separado.

Pero esto no ocurre así. No sólo operan simultáneamente, sino que en algún lugar del sistema nervioso se integran.

Así que a la diferencia de los órganos sensoriales, debemos agregar ahora la de los sistemas nerviosos, para aproximarnos a un entendimiento de lo radicalmente diferentes que son las *Umwelt* diferentes de seres diferentes.

Porque al menos en los vertebrados que se han estudiado, la corteza cerebral presenta un mapa sensorial. Puede leerse ese mapa, tocando la superficie de la corteza con un electrodo. Al menos en seres humanos, el propio sujeto indica que está percibiendo una determinada sensación, en determinado lugar. A ese mapa en la corteza se lo denomina *homúnculo sensorial* y tiene una contrapartida, el *homúnculo motor*. Es decir, el cuerpo está representado en una parte de sí mismo, generando percepciones o respuestas motoras. Pero en este homúnculo sensorial, no se conservan las proporciones del cuerpo: las distintas áreas tienen un tamaño proporcional a su importancia sensorial. Las manos y la cara son en conjunto más grandes que todo el resto del cuerpo.

En cierta forma, este homúnculo, y el tamaño de las distintas áreas del cerebro, nos informan del estilo de la *Umwelt*: el grado de procesamiento de las señales está en relación directa con el grado de compromiso que el comportamiento tiene con el sentido involucrado.

Esta integración de sentidos, por ejemplo, a la hora de determinar que es “arriba” en un pez, combina su peso como indicador de la gravedad, con la presencia de luz de la superficie, por lo que produce redundancia, de manera tal que fallas o falencias no necesariamente son fatales.

Entonces, la noción de *Umwelt* nos conecta con seres vivos que acoplan con el ambiente, en términos de flujo de información, de manera diversa a como lo hacemos nosotros.

Dejando de lado las decisiones, recortes y marcos conceptuales que operan a la hora de observar, a nivel fenoménico este contacto con lo externo es distinto del nuestro.

Y esa diferencia implica que nosotros podemos saber, dentro de nuestra Umwelt, que conducta percibida se relaciona con qué entorno percibido por nosotros; pero no tenemos manera de saber qué conducta realizada acopla con qué entorno percibido por el individuo objeto del estudio.

Pero la problemática de la Umwelt, o la problemática a la que la Umwelt alude, no se agota aquí.

La parábola de la ventana

Casi todas las revisiones sobre el tema de percepción y órganos de los sentidos, utilizan la imagen de *ventanas al mundo exterior*.

Es decir, que dentro del individuo, hay algo que mira a través de los sentidos hacia lo que es no-individuo.

Como diría Skinner, lo que hacemos es decir que la percepción es producida por algo que, a través de la vista, mira. Es decir, no resolvemos nada. Porque al explicar la percepción de esta manera, lo que hago es trasladar el problema a explicar de qué manera percibe ese *individuo interior*.

Otra de las maneras de explicar la percepción, es suponer que los sentidos son una estructura que traslada el exterior al interior. Que de alguna manera construye un modelo, una imagen del *afuera*, en el *adentro*.

Abandonando la inocencia

¿Es así?

Por lo pronto, los sentidos no *toman* lo que hay fuera, sino que reaccionan a determinadas cualidades. Un órgano de los sentidos *interacciona* con el medio, y en él se producen cambios de estado, que son traducidos a impulsos nerviosos. Estos cambios de estado, son función covariante del ambiente, y de la estructura del órgano.

Así, los cambios de estado de un ojo, son reacciones a cambios en la luz intrínsecamente determinados por la estructura del ojo. Las vibraciones de la membrana timpánica, a las ondas en el aire, y así.

Los cambios de estado no son, necesariamente, *isomorfos* con los cambios en el ambiente. Su reacción equivale al paso analógico/digital. Es decir, lo que es continuo es transformado en discontinuo: en el ojo, la reacción a una mancha de color se produce en un número discreto de neuronas, como si cuadriculáramos ese contorno.

No es este el único cambio que sufre el *afuera* en su camino hacia *adentro*. Porque inmediatamente a continuación de los elementos que operan el cambio de estado, y que transforman ese cambio en un impulso nervioso, están las neuronas.

Una visión ingenua las plantea como meros transmisores del impulso.

La realidad está bastante lejos de eso.

Entre la sensación y la percepción

Para empezar, ya sabemos que la relación elementos sensibles/neuronas no es 1/1.

Es decir, las neuronas no son meros cables que llevan un impulso por cada elemento que ha reaccionado a algún lugar del cerebro, donde estructuran una imagen equivalente. Esta metáfora, equivale a aquella de la *ventana*, con el cambio de que la imagen no es "perfecta".

Las neuronas responden a algo más que la simple activación.

Conectadas con varios elementos, responden a *estructuras*. Por ejemplo, en determinados ojos, responden a movimientos del centro hacia afuera, o a bordes, o a determinadas formas.

Así, lo que sigue *neuronas abajo*, no es una *imagen* de lo que ha interactuado, sino un *análisis* de esa imagen. No se trata de meros filtrados (por ejemplo, cada sistema auditivo posee un rango de vibraciones a los que es sensible; cada sistema ocular, un rango de longitudes de onda; y así para todos los sentidos) sino de elaboraciones, es decir, de cambios referidos a la estructura de cambios. A los cambios uno (c1), producto de la interacción sentido/ambiente, siguen los c2, donde las neuronas que transmiten los impulsos los elaboran.

Antes de seguir buscando donde está la *imagen* de lo percibido, conviene dos pequeñas digresiones.

Primero, respecto de la interacción entre el órgano de los sentidos y el ambiente. No es sólo *recibir* algún tipo de agente, y cambiar en consecuencia.

Los órganos están estructurados para activamente adaptarse a esos agentes. Los ojos pueden graduar la cantidad de luz que entra a ellos; el oído de los mamíferos puede regular el movimiento de los huesecillos durante la recepción.

Y por otro lado, no existe la posibilidad de traducir entre esquemas sensoriales. Por más esfuerzos que hagamos por ver cómo sería la percepción de un campo eléctrico, eso está más allá de nuestras posibilidades: lo que hagamos será más cercano al arte que a cualquier forma de descripción científica.

Las vías nerviosas, entonces, inician una serie de integraciones.

Y en estas integraciones, la correlación entre los impulsos y el cambio inicial se altera.

No es sólo un cambio respecto del estímulo.

Cuando a una cucaracha se le toca una antena, determinadas neuronas se activan. Pero si es la misma cucaracha la que se toca esa antena con una de sus patas... dicha activación no se produce. De alguna manera, sabe que ese contacto es ella misma.

En estas integraciones entonces la señal inicial acaba construyendo, con otras, un conjunto de señales nuevas. En el ejemplo de la cucaracha, la emisión de los propioceptores de la pata, anula la de los mecanoreceptores de la antena.

Y luego, claro, están los sistemas de coordinación, que preparan una respuesta al *input* sensorial.

Vuelta al principio

¿Pero dónde quedó nuestra imagen de una imagen interna?

Por lo pronto, como es la estructura de los órganos sensoriales la que determina en gran parte la interacción con el medio, el *mundo perceptivo* de cada animal le será propio, e intransferible. Será Umwelt.

Es desde y hacia ese mundo que el individuo se comporta. Es ese entorno, el *entorno percibido*, el que debe entrar en la explicación.

Y si se sienten tentados de hablar de un entorno real, sugerimos que recuerden que por lo general, llamamos así a *nuestro entorno percibido*. Un eco de antropocentrismo.

Así, la comprensión de la conducta requerirá, como correlato, la comprensión de los sentidos del individuo objeto.

Pero por otro lado, al describir, hablamos de esa, nuestra percepción del entorno.

Buena parte de la tarea de K. Lorenz fue defender nuestras percepciones, en términos de Gestalt, como base del conocimiento científico.

La descripción de lo que resulta en nuestros sentidos de la interacción con el ambiente, sin pasarlo necesaria y fatalmente por la cuantificación.

Porque existe la suposición, a veces explícita, de que la cuantificación (es decir, la medición) sí expresa el mundo real.

Y Lorenz tiene un interesante desarrollo sobre la percepción, vinculándola con la evolución.

La otra cara del espejo

Así se llama el texto de donde tomamos estos aportes de Lorenz.⁴⁷

Según el autor, cada adaptación, implica haber asimilado una medida de información sobre las condiciones de referencia. En la morfogénesis surgen imágenes del mundo exterior: la aleta, se origina en las propiedades del agua. Lo mismo con los órganos de los sentidos.

Todo lo que sabemos, se lo debemos a los dispositivos de formación antropogénica para recoger datos de hechos. Nada llega a nuestra percepción por otros caminos.

Esta actitud se basa en la certidumbre de que nuestro propio dispositivo receptor es un elemento de la realidad, que ha evolucionado por selección natural. Y que refleja ese entorno que actuó como presión para su selección.

En esta certidumbre estriba la convicción de que todo lo que nuestro aparato receptor nos comunica sobre la realidad externa, corresponde a algo real.

La cosa en sí es incognoscible. Solamente logramos distinguir sus apariencias, que (*sensu* Kant) deben interpretarse como resultante de la cosa misma y de nuestro dispositivo receptor. Así pues, tales apariencias obedecen a una especie de interacción entre la cosa en sí y nosotros.

Percepción y comportamiento

En los últimos años, en el contexto de los desarrollos sobre bienestar animal, se ha profundizado la reflexión sobre la relación percepción-comportamiento.

Una autora, F. Wemelsfelder, de propuestas profundamente innovadoras, hace una re-lectura de este binomio⁴⁸.

Propone que el comportamiento no es el resultado, sino la fuente de la percepción; lo que se percibe del ambiente externo depende de las capacidades comportamentales y las opciones disponibles.

Toma de Gibson el término asequible (*affordance*) para indicar la naturaleza relativa al comportamiento de la percepción.

Según Mace⁴⁹ el concepto de *affordances* de Gibson - la información que especifica el valor adaptativo de objetos o eventos para los organismos - es el resultado de considerar que los sentidos operan como sistemas perceptuales, en lugar de hacerlo como canales sensoriales descoordinados. Esta noción no sólo permite describir al ambiente desde el punto de vista de la observación, sino que lo hace con respecto a un observador particular, teniendo en cuenta las características de ese observador. Se trata de la distinción de un entorno con un organismo en

⁴⁷ Lorenz, K. (1979). *La otra cara del espejo*. Plaza & Janes S.A., Editores

⁴⁸ Wemelsfelder, F. (1997). Life in captivity: its lack of opportunities for variable behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 54(1), 67-70.

⁴⁹ Mace, W. M. (1977). James J. Gibson's strategy for perceiving: Ask not what's inside your head, but what your head's inside of. *Perceiving, acting, and knowing*, 43-65. Lawrence Erlbaum Associates.

mente, en lugar de, la distinción del medio ambiente en términos de flujo de energía y a partir de propiedades independientes del observador, tal como lo asumía la física clásica.

Por ejemplo, nuestra respuesta al agua depende de cada situación (baño, barrera a cruzar, bebida). Lo que percibimos, en el sentido más directo de la palabra, no es sólo agua, sino lo que el agua nos permite hacer.

Entonces, no son las propiedades específicas del estímulo lo que cuenta, sino lo que le permite hacer a un animal. La percepción de variabilidad y complejidad no es automática, sino que depende del compromiso activo del animal con su ambiente.

Este comportamiento va descubriendo la variabilidad inherente al medio. Esta interacción debe ser voluntaria. Es sólo cuando se le da la oportunidad de moverse libremente, que los animales pueden explorar los distintos aspectos del entorno.

Cuando se los introduce a la fuerza en un ambiente, es más probable que la respuesta sea de retirada o huida.

Sugiere, entonces, que no es estrictamente cierto decir que toda estimulación "es" variable.

Que lo sea o no depende de la perspectiva comportamental del animal. En otras palabras, la organización del comportamiento es más de naturaleza respuesta-estímulo, que estímulo-respuesta.

Para el diseño de ambientes de cautiverio, para producción, experimentación, conservación, o lo que sea, lo anterior implica que el diseño debe ser basado en el comportamiento, y no en los estímulos. No podemos saber qué significan para un animal los distintos aspectos del ambiente. Todo lo que necesitamos, es saber qué aspecto de ese entorno le permite funcionar creativamente (sic).

Un ambiente exitoso se estima por variables como exploración, juego, interacciones sociales y vivacidad general.

Esto deja abierta la posibilidad de que elementos artificiales sean tan efectivos y satisfactorios como estructuras puramente naturales.

La norma en este campo es el estudio del punto de vista del animal y sus intereses, y el diseño de las condiciones de alojamiento a partir de estos elementos

El legado de la psicología de la forma

Rock & Palmer ⁵⁰, al referirse a la percepción de formas, inician su exposición con una historia del movimiento de teóricos de la Gestalt, y su interacción con otras corrientes.

Quizás la afirmación central es que la capacidad de percibir objetos ha de deberse a una organización efectuada por el sistema nervioso central. Esta organización puede explicarse en base a leyes de agrupación: se tienden a agrupar juntos aquellos elementos que están próximos, que se parecen, y que forman un contorno cerrado o se mueven en la misma dirección.

A estas leyes debe agregarse el contraste fondo/forma, y el "principio de pregnancia": se percibe la forma más simple que concuerde con la información disponible.

Entonces las leyes son:

1ª) Ley de la pregnancia (o ley de la buena figura o de la simplicidad): Todo patrón estimular va a tender a percibirse con la forma resultante más simple de todas.

2ª) Ley de la similitud o semejanza: Los estímulos que son semejantes tienden a percibirse como formando parte de la misma percepción.

3ª) Ley de la buena continuación o buena dirección: Tendemos a percibir como formando parte de una unidad todos aquellos estímulos que guardan entre sí una continuidad.

4ª) Ley de la proximidad o cercanía: Los estímulos que están próximos tienden a percibirse como formando parte de la misma unidad ej. I I I I I.

5ª) Ley del destino común: Tendemos a percibir como formando una misma parte de una unidad perceptual todos aquellos estímulos que se mueven a una misma dirección y a una misma velocidad.

6ª) Ley del cierre o de clausura: Cualquier figura incompleta tiende a percibirse como a una figura completa.

Los autores proponen dos leyes de agrupación más.

- La de inclusión o región común, que indica que un observador tiende a agrupar los elementos situados dentro de lo que se percibe como una misma región.

⁵⁰ Rock, I. & Palmer, S. (1991). El legado de la psicología de la forma. *Investigación y Ciencia*, 173, 50-57.

- La de cohesión o conexión, referida a la fuerte tendencia del sistema visual a percibir toda región uniforme y conectada (un punto, una línea, un área) como una sola unidad.

Experimentos recientes parecen indicar que estas leyes de agrupación (las primitivas, y las dos propuestas) operan según la orientación de los objetos percibidos: en un plano, se llenaban tres regiones. Una con letras "L", otra con letras "T", y la tercera con letras "T" inclinadas. La línea de separación entre las dos áreas con letras "T" era más clara que la línea entre "L" y "T", lo que parece indicar que la orientación de los elementos es un factor más poderoso que la forma que tengan.

Una serie de experimentos sencillos se realizaron para probar si el conjunto se percibía antes que las partes: se utilizaban letras grandes formadas por letras pequeñas, (por ejemplo, una H formada por H, o una H formada por S, y así) y se midió el tiempo necesitado por cada observador para identificar las letras grandes y pequeñas. Si se percibe primero el todo, no habría diferencia en la velocidad de percepción de las letras consistentes (Por ejemplo, una H formada por H) o en conflicto (una H formada por S).

Los resultados muestran que se percibían las letras grandes, fueran o no consistentes. Experiencias posteriores han mostrado que esa velocidad depende de, entre otros factores, el tamaño absoluto y relativo de las letras.

Otros desarrollos sobre la "bondad" de las configuraciones, indican que las "buenas" contienen poca información, y las "malas" mucha. Las "buenas" se perciben más deprisa, se recuerdan mejor y se describen más concisamente.

Los autores exponen también algunas de las explicaciones fisiológicas que se postularon para cada una de las leyes de agrupación, y de las consecuencias en el comportamiento cognitivo que bien o mal se dedujeron de ellas.

Es mucho más lo que puede decirse aquí; pero entra en el campo de lo que generalmente se entiende por psicología comparada, o fisiología del comportamiento. Lo expuesto alcanza para entender el tipo de problemática que se enfrenta al investigar en este campo.

¿Qué efectos tiene en la supervivencia y la reproducción?

Esta suele ser una de las preguntas más formuladas.

Casi todos los diseños experimentales que se publican se relacionan con medir estos efectos. Es cualitativamente distinta de las otras tres, y está en el corazón de la teoría de la evolución: al fin de cuentas, es mediante comportamiento que los seres llamados animales logran su "éxito reproductivo diferencial no aleatorio".

Este éxito se puede alcanzar de dos formas: sobreviviendo, para aumentar las probabilidades de reproducirse, o mediante la así llamada selección sexual.

Esta selección sexual era para Darwin un problema. En la actualidad con la propuesta de Zahavi⁵¹ podemos ordenar mejor mucho de lo que se ve en contexto de elección de pareja.

En este apartado, nos concentraremos en la supervivencia.

Y daremos una mirada a la historia de cómo fueron las investigaciones para determinar el valor de supervivencia de los ocelos de las alas de ciertas polillas.

¿Por qué es un problema de comportamiento?

Porque estas mariposas tienen un comportamiento que consiste en mostrar esos ocelos en las alas cuando determinadas actividades del entorno activan, de cierta manera, su sistema sensorial.

Otra vez, el órgano tiene sentido en el contexto del comportamiento que lo utiliza.

Este ejercicio, además, nos mostrará cómo en estos asuntos, la forma de formular la pregunta, sobredetermina el proceso de responderla.

Usaremos para esto la publicación de Stevens, Hopkins, Hinde, Adcock, Connolly, Troscianko & Cuthill⁵².

Se cree que estas marcas tienen una gama de funciones, incluyendo la prevención de ataque mediante la intimidación, asustar al depredador que inició un ataque y así dar a la presa tiempo para escapar, mejorar el aprendizaje por aversión en presas difíciles de digerir y desviar los ataques de los depredadores a otras regiones del cuerpo. Una propuesta alternativa es que los ocelos pueden funcionar en la selección sexual

El experimento clásico sobre cómo funcionan ocelos, realizado por Blest⁵³, mostró que las aves fueron sobresaltadas y claramente alarmadas por la súbita exposición de dos pares de ocelos (uno en cada ala).

El aparato que utilizó consistía en una caja de cartón, 20 x 12 x 7 cm, pintada de marrón, con una tapa desmontable que poseía una ranura para colocar y sostener en el interior de la caja un portaobjetos de microscopio de 7.50 X 3.75 cm. La caja contenía una lámpara de 25w o 40w.

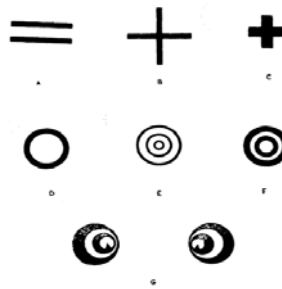
Los modelos fueron dibujados como una imagen negativa en tinta china, de cuatro a ocho veces el tamaño lineal. Estos patrones fueron fotografiados en película de 35 mm, de forma que la imagen positiva en el negativo fotográfico se ajustara al tamaño exacto necesitado

Estos son los dibujos, tomados de la publicación original.

⁵¹ Zahavi, A., & Zahavi, A. (1997). *The handicap principle: A missing piece of Darwin's puzzle*. New York. Oxford University Press.

⁵² Stevens, M., Hopkins, E., Hinde, W., Adcock, A., Connolly, Y., Troscianko, T., & Cuthill, I. C. (2007). Field experiments on the effectiveness of 'eyespot' as predator deterrents. *Animal Behaviour*, 74(5), 1215-1227.

⁵³ Blest, A. D. (1957). The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. *Behaviour*, 11(2), 209-258.



Este autor, argumentó que las aves eran sobresaltadas por la mancha mostrada porque perciben los ocelos como los ojos de un potencial enemigo; este es uno de los principales argumentos en cuanto a porqué estos ocelos son eficaces para prevenir la depredación.

Sin embargo, la evidencia de que estas manchas son mímicas de ojos, es pobre en el mejor de los casos, y la eficacia de los ocelos igualmente podría explicarse por la teoría de que círculos concéntricos son sumamente eficaces para estimular los sistemas visuales de depredadores.

Es decir, según la 'psicología del receptor', estos ocelos han evolucionado para explotar el contraste visual, en lugar de una errónea clasificación como los ojos de los depredadores.

Volvamos a Stevens y compañía.

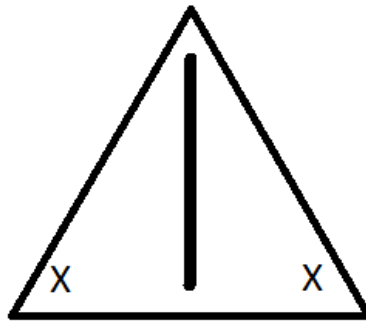
Los colores brillantes asociados con muchos ocelos y su patrón, también pueden promover las respuestas de neofobia, generalización de presa aposemática o un simple fallo al clasificar el elemento como parte de la dieta habitual. Estos mecanismos podrían explicar los resultados de Blest, independientemente de la propuesta de "mímica de ojo"

Los autores desean determinar la eficacia relativa de los ocelos en sí mismos, el efecto de contraste, del arreglo de los componentes de la mancha, y el efecto de la forma de la 'mancha' (circular, diamante o triangular).

Se calculó el tipo de fotón capturado por los conos dobles en la zona de la retina utilizada para mirar adelante en los estorninos, *Sturnus vulgaris*, bajo una iluminación típica de bosque.

El experimento en sí es, como todo experimento natural, sencillo.

Se construyeron "polillas, de cartulina, triángulos en cuya bisectriz vertical se colocaba un gusano que hacía las veces de cuerpo de la polilla, (la barra negra en el esquema) y donde están las X, se colocaba el tipo de ocelo que se quería poner a prueba.



Sencillo de utilizar: una impresora, pegamento, y listo.

Cada bloque de pruebas, con tipos de ocelos diferentes, consistió en una transecta no lineal, cada una en diferente región del bosque y en una fecha diferente, de 1-2 km de longitud y 20 m de ancho, utilizando al menos el 5% de los árboles a lo largo de cada transecta, en cada bloque. Los tratamientos fueron asignados al azar a los árboles convenientes, definidos por tener poca o ninguna cubierta de líquenes y una circunferencia de tronco de más de 0,9 m.

La depredación se determinó por la desaparición de todos o la mayoría de los gusanos del objetivo. Otras formas de depredación dejaron señales obvias: las babosas dejaron senderos de baba, y las arañas los exoesqueletos huecos después de succionar los fluidos internos. Las últimas dos ocurrencias, la desaparición completa de un objetivo, o la 'supervivencia', fueron tratadas como valores para el análisis de supervivencia.

Nótese que nunca vieron el acto de predación; de hecho, dejaban los señuelos, y pasado el tiempo, volvían y contaban los gusanos sobrevivientes.

Experimento 1

El objetivo del experimento 1 fue determinar si simples manchas que constan de un solo componente podrían producir una reducción efectiva en la depredación en comparación con el control uniforme gris.

Los objetivos entonces fueron

1. Establecer si hay una diferencia en la supervivencia conferida por poseer puntos más claros o más oscuros que las 'alas'.
2. Determinar si habrá algún aumento en el valor de supervivencia conferido por tener manchas con un mayor contraste de luminancia contra el fondo.

Este experimento tuvo cinco tratamientos, todos con un fondo gris:

- (a) manchas negras altamente contrastantes con el fondo del ala
- (b) manchas blancas altamente en contraste con el fondo del ala
- (c) manchas oscuras con la mitad del contraste del tratamiento 1
- (d) manchas grises con la mitad del contraste con el fondo de ala como en tratamiento 2
- (e) un uniforme gris control.



Mostró un efecto significativo del tratamiento en la supervivencia, que refleja las diferencias en la depredación promedio en diferentes partes de los bosques en diferentes fechas. En todos los modelos con manchas, se sobrevivió significativamente mejor que los controles gris uniforme. Es decir, encontraron más gusanos que en el tratamiento E.

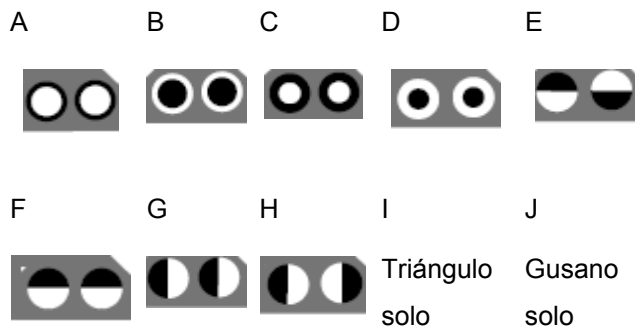
No hubo diferencias en la supervivencia entre los tratamientos blanco y negro para cualquiera de las manchas contrastantes; sin embargo, los tratamientos altamente contrastantes sobrevivieron significativamente mejor que los de bajo contraste.

Experimento 2

El objetivo fue investigar los efectos de los arreglos que poseen dos elementos. El objetivo principal era determinar si manchas que constan de dos componentes concéntricos confieren una mayor supervivencia que puntos con áreas equivalentes de blanco y negro pero dispuestas no concéntricamente (como semicírculos) y si el componente específico del punto dentro de cualquiera de estos patrones es importante.

Hubo dos controles: un uniforme gris claro (sin puntos) y el otro simplemente un gusano clavado en un árbol (sin alas). El tratamiento de gusano sólo se incluyó para confirmar que las alas realzan el objetivo.

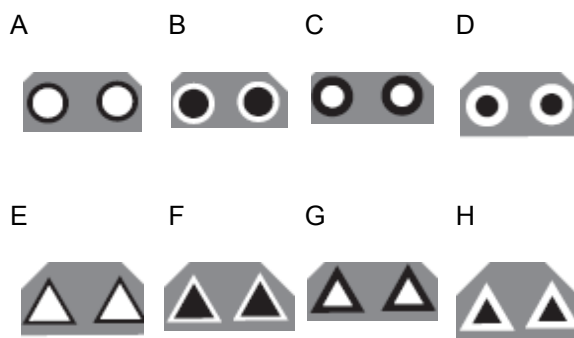
En los casos en que las manchas no tenían una simetría circular, en cada extremo del triángulo se colocó una de las imágenes especulares del ocelo a investigar.



Todos los círculos concéntricos sobrevivieron mejor que los semicírculos. No hubo diferencias en la supervivencia entre los tratamientos con un centro blanco o negro. Hubo una tendencia significativa para círculos concéntricos de igual anchura para sobrevivir mejor que círculos concéntricos de igual área. También hubo una tendencia significativa de semicírculos simétricos a sobrevivir mejor que semicírculos asimétricos.

Experimento 3

El objetivo del experimento 3 fue determinar si existe una diferencia en el valor de supervivencia conferido por un esquema circular en comparación con manchas triangulares. Es posible que los ocelos sean generalmente circulares simplemente porque esta forma puede ser genéticamente más fácil de producir.



El análisis para este experimento consistió en un diseño factorial 2x2x2 con contrastes lineales entre los tratamientos circulares y triangulares ('forma'), el efecto de tener negro o blanco en el centro de la Mancha ('color') y la comparación entre la supervivencia de las manchas con área igual o equivalente a lo ancho ('dimensión'). No hay interacciones significativas entre estos factores y el modelo fue simplificado de manera gradual hasta que quedaron sólo los efectos principales.

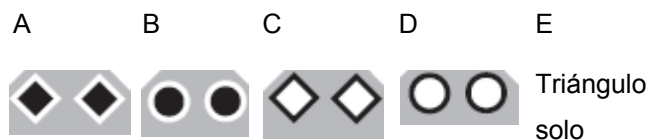
No hubo diferencias de supervivencia entre los tratamientos con manchas con un centro negro y blanco envolvente o el arreglo opuesto. Sin embargo, las manchas con igual anchura tuvieron

una sobrevivencia mejor que aquellas con igual área, y las manchas triangulares tuvieron peor sobrevivencia que las manchas circulares

Experimento 4

Este ensayo tuvo como objetivo determinar si la presencia de marcas en forma de diamante o en círculo difieren en su eficacia para reducir la tasa de predación aviar. Los diamantes eran iguales en área que los círculos, así que fueron diseñados para presentar un estímulo de consideramos de similares, pero obviamente menos similar a un ojo en el aspecto.

En segundo lugar, los autores buscaron una diferencia en la supervivencia entre los objetivos que poseen las marcas que tenían un centro con un anillo blanco en comparación con el arreglo inverso. Emplearon un triángulo sin marcas como quinto tratamiento.



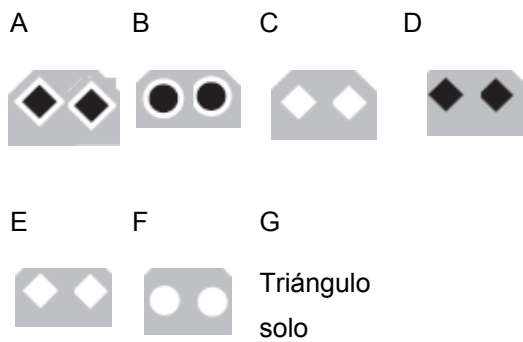
La presencia de ocelos (de todo tipo) proporcionó una ventaja de supervivencia significativa sobre el tratamiento de control uniforme gris. No hubo diferencias en la supervivencia entre los diamantes y los tratamientos circulares.

Sin embargo, los tratamientos con la región central negra, rodeado por el anillo blanco sobrevivieron significativamente mejor que los tratamientos con el arreglo opuesto.

Experimento 5

El objetivo de este ensayo fue en primer lugar, determinar si puntos simples que constan de un solo componente podrían ser eficaces en la reducción de la predación en comparación con los controles gris uniformes y comparados con blancos con manchas de dos componentes.

En segundo lugar, se intentó determinar si habría alguna diferencia en la supervivencia conferida por tener manchas negras o blancas.



No hubo diferencias en la supervivencia entre la marca circular y marcas con dos componentes o con el diamante (por ejemplo, diamante negro versus círculo negro).

Los autores encontramos una considerable ventaja en poseer marcas con dos elementos concéntricos sobre poseer marcas con un solo componente; marcas que eran negras tuvieron sobrevivencia significativamente mejor que las marcas que eran blancas (diamantes negros versus diamantes blancos)

La discusión final integra todos estos resultados.

Puntos que contrastan relativamente más con el 'ala' fondo confiere una mayor probabilidad de sobrevivir que aquellos que tenían un contraste relativamente bajo.

Las marcas de control uniforme gris sobrevivieron significativamente peor que el tratamiento del gusano solo, confirmando nuestra valoración subjetiva de que todos los tratamientos con alas en el estudio eran altamente visibles contra el fondo de la corteza.

Tratamientos con manchas triangulares sobrevivieron peor que aquellos con manchas circulares.

El experimento 4, a diferencia del experimento 3, no mostró efecto mensurable de la forma de la mancha (es decir, circular o diamante).

El concepto de que los ocelos pueden reducir el riesgo un ataque depredador basado en un efecto sorpresa está relativamente bien sostenido.

Hay una posible interpretación de los resultados del experimento 2 desde la propuesta de Zahavi de la simetría como indicador de calidad, pero no lo profundizaremos aquí, entre otras cosas, porque los autores no lo hacen.

Preguntas finales y proximales

Existe otra forma de encarar estas cuatro preguntas, dividiéndolas según el tipo de causas a las que apuntan: proximales y finales. Repasaremos aquí el análisis a este respecto que hace Alcock⁵⁴, con un doble objetivo: reencantar las cuatro preguntas, esta vez como formando dos bloques, y mostrar ejemplos de cómo este paradigma opera en la actualidad.

Preguntas acerca del comportamiento

Las preguntas cómo (how) son acerca de los mecanismos próximos que causan el comportamiento; las preguntas por qué (why) son acerca de los mecanismos últimos o razones evolutivas del comportamiento.

Las *Cómo*, se refieren a cómo un individuo realiza un comportamiento, requieren explicaciones acerca de los mecanismos internos desarrollados y de cómo causan que el animal se comporte de cierta forma. En contraste, las *por qué* responden por qué evolucionó el mecanismo que subyace en esas acciones.

Niveles de análisis en el estudio del comportamiento animal	
Causas próximas (<i>¿Cómo?</i>)	Causas últimas (<i>¿Por qué?</i>)
<ol style="list-style-type: none">1. Mecanismos genéticos de desarrollo<ul style="list-style-type: none">- Efectos de la herencia en el comportamiento.- Desarrollo de sistemas sensorio-motores por interacciones gen-ambiente.	<ol style="list-style-type: none">1. Vías históricas que dieron lugar a un rasgo comportamental actual<ul style="list-style-type: none">- Eventos que ocurrieron a lo largo de la evolución desde el origen del rasgo hasta el presente.
<ol style="list-style-type: none">2. Mecanismos sensorio-motores<ul style="list-style-type: none">- Sistemas nerviosos para la detección de estímulos ambientales- Sistemas hormonales para ajustar la sensibilidad a estímulos ambientales- Sistemas esquelético-musculares para llevar a cabo las respuestas.	<ol style="list-style-type: none">2. Procesos selectivos que moldearon la historia de un rasgo comportamental<ul style="list-style-type: none">- Utilidad presente y actual del comportamiento en la promoción del éxito reproductivo.

Tomado y traducido al español de Alcock (Op. Cit)

⁵⁴ Alcock, J. (2001). An evolutionary approach to animal behavior. En *Animal behavior. An evolutionary approach*, 7ma edición, Massachusetts. Sinauer Associates, Inc.

Preguntas “cómo” acerca de causas próximas

Consideremos el caso de la polilla *Automeris* sp, que ante un toque exhibe dos figuras en sus alas, que simulan ojos.

Las preguntas *cómo* son del tipo:

¿Cómo los músculos de la polilla mueven sus alas, y qué controla esos músculos?

¿Cómo sabe la polilla que ha sido tocada?

Las comidas que la polilla comió cuando era oruga, ¿influyen su conducta como adulta?

¿La polilla heredó su comportamiento de su madre o padre?

Lo que tienen en común, es que se orientan a los mecanismos internos. Se pueden dividir en dos grandes grupos: uno que se refiere a los efectos interactivos de la relación herencia-ambiente en el desarrollo de los mecanismos subyacentes, y el otro grupo de preguntas se refiere a cómo el mecanismo fisiológico completamente desarrollado opera cuando ocurre el comportamiento.

El lado del desarrollo, se refieren a cómo los genes de la polilla producen el sistema nervioso desde el huevo fertilizado hasta el adulto; las preguntas operacionales, a cómo ese sistema nervioso detecta ciertas cosas y responde con otras.

Preguntas “por qué” sobre causas últimas

Son del tipo:

¿Qué ganan las polillas, si ganan algo, exhibiendo las manchas oculares?

Este comportamiento, ¿ha cambiado en tiempo evolutivo?

Si los hubo, ¿cuáles fueron los comportamientos contemporáneos de esta respuesta?

Si el comportamiento cambió, ¿qué causó ese cambio?

La idea es que si esta exhibición asustaba a predadores, la evolución contribuyó a la persistencia de los mecanismos próximos que producen ese comportamiento.

El plan de desarrollo, y por lo tanto las habilidades comportamentales de cada miembro de la especie, es el resultado de las diferencias entre individuos en su éxito reproductivo en el tiempo evolutivo.

Se debe estar en condiciones de distinguir ambos tipos de cuestiones.

Las hipótesis de ambos tipos son complementarias, no se excluyen mutuamente. El análisis completo de cualquier comportamiento, implica contestar ambas preguntas, próximas y finales, es decir, *cómo* y *por qué* sucede.

Resumiendo

Pregunta	Abarca	Responde a	Se puede dividir en	4T
¿Cómo?	Mecanismos próximos que causan el comportamiento	Como un individuo realiza un comportamiento, requieren explicaciones acerca de los mecanismos internos desarrollados y de cómo causan que el animal se comporte de cierta forma.	- Efectos interactivos de la relación herencia/ambiente en el desarrollo de los mecanismos subyacentes - Cómo el mecanismo fisiológico completamente desarrollado opera cuando ocurre el comportamiento.	- Mecanismos de control - Ontogenia
¿Por qué?	Mecanismos últimos o razones evolutivas del comportamiento.	Por qué evolucionó el mecanismo que subyace en esas acciones.		- Filogenia - Efecto en la supervivencia y la reproducción.

Contestando preguntas próximas y últimas acerca del comportamiento

En este apartado, el autor se refiere al uso del método científico para responder estas preguntas. Utiliza ejemplos de estudios de Tinbergen, uno sobre cada tipo de pregunta.

Comportamiento de almacenamiento

Phyllanthus triangulum, la avispa-lobo, caza abejas. Las hembras transportan las abejas a un nido subterráneo donde se almacenan en celdillas. Cada vez que salen del nido lo tapan, y cuando vuelven, a veces una hora después, trayendo otra abeja, van directamente al nido. Marcando las hembras, se vio que cada una regresa a su nido, aprovisionando uno por vez.

¿Cómo es que encuentran el nido con facilidad?

Cuando los abandonan, en especial la primera vez del día, hacen un lento vuelo circular sobre el nido. Después de unos segundos, abruptamente giran y se alejan, en línea recta, hacia sus campos de caza, a cerca de un kilómetro de distancia. Tinbergen sospechó que en ese vuelo

tomaban señales del ambiente. Es decir, memorizan marcas del paisaje, y encuentran la entrada del nido a partir de ellas.

Tinbergen comprendió que si esta hipótesis era correcta, cambiar las marcas haría que la avispa se perdiese. Esos fueron sus “experimentos naturales”. Si se removían las marcas mientras estaba cazando, al regresar la avispa se perdía; si se cambiaban de lugar esas marcas, aterrizaba en otro sitio.

Si analizamos el proceder de Tinbergen, encontramos que se puede organizar en una serie de pasos:

1. Empezó con una pregunta causal sobre un fenómeno natural.
2. Desarrolló una hipótesis para explicar lo que vio.
3. Basado en ella, generó predicciones o resultados esperados.
4. Realizó una prueba para esas predicciones.
5. Alcanzó una conclusión científica.

Además, rechazó hipótesis alternativas (por ejemplo, que en lugar de orientarse por pistas visuales lo hiciesen por medio de señales odoríferas) que eran mutuamente excluyentes.

Gaviotas y remoción de cáscaras de huevos

Tinbergen observó que las gaviotas sacaban del nido las cáscaras de huevos, poco después de que nacieran las crías. Resulta que en las colonias hay muchos predadores, y las gaviotas, cuando dejan el nido, dejan a sus pichones indefensos; sin embargo, Tinbergen sospechó que debían obtener algún beneficio reproductivo. Explicación reforzada por el hecho de que otras aves hacen lo mismo.

Tinbergen asumió que algún ancestro no removía las cáscaras del nido. Cuando apareció el primero en hacerlo, por ejemplo, por una mutación genética que influenció el sistema nervioso, debió reproducirse más exitosamente que los otros. Si los descendientes del mutante seguían teniendo éxito, el comportamiento se extendería; si no, no.

La pregunta de tipo finalista que nos hacemos es: ¿qué puede haber causado la difusión de este comportamiento en una población en la que al principio fue poco frecuente?

No podemos viajar en el tiempo; así que debemos tratar de medir los efectos de estas conductas en la actualidad.

La propuesta fue que las cáscaras atraían de alguna manera a los predadores. Para probarla, sacó huevos de los nidos y los puso en las dunas, por donde patrullaban comedores de huevos. Junto a algunos, colocó huevos rotos; junto a otros, puso las cáscaras rotas lejos. Cuanto más cerca estaba un huevo de una cáscara rota, más probable fue que lo predaran.

Distancia cáscara/ huevo	Huevos comidos	Huevos no comidos	% comidos
15	63	87	42
100	48	102	32
200	32	118	21

Así, esto podría haber motorizado la evolución del comportamiento.

La teoría darwiniana y las hipótesis últimas

La explicación de Darwin de los cambios de los seres vivo se basa en tres observaciones:

1. Variación
2. Herencia
3. Reproducción diferencial

El cambio es inevitable cuando estas tres cosas ocurren.

La lógica darwiniana y el estudio del comportamiento

Alcock la aplica al infanticidio entre langures. Estos primates viven en bandas, que por lo general consisten en un macho reproductivo grande, y un grupo de pequeñas hembras adultas y sus crías.

De tanto en tanto, el macho es desplazado por otro, usualmente tras mucho agonismo. Después de estos reemplazos, aumenta la mortalidad de los infantes. Si bien su causa no es clara, el nuevo macho es el principal sospechoso en muchos casos, y en algunos se lo ha visto matándolos.

¿Por qué un langur que ha pasado días combatiendo, se arriesgaría a ser herido por las hembras que ganó, al tratar de matarles las crías? Formulado de otra manera: ¿de qué forma el infanticidio mejora el éxito reproductivo del macho? Porque este comportamiento podría ser una patología producida por la sobrepoblación. En condiciones de alta densidad, los encuentros serían tan frecuentes que las peleas serían comunes, con machos hiperagresivos atacando no sólo a rivales, sino a lo que se les cruce.

De hecho, esa hipótesis no evolutiva fue la primera que se propuso para explicar el infanticidio.

Pero resulta que se puede proponer que lo que ocurre es que el macho vencedor está matando las crías del macho desplazado, dejando a las hembras libres para producir otras con él. Y en este caso, la conducta si podría difundirse y fijarse por selección natural.

Barnard⁵⁵ analiza el infanticidio en leones no solo a partir de las ventajas en el éxito reproductivo de los machos, sino también de las hembras. Los machos que logran desplazar a los residentes, y hacerse de la manada, permanecerán un tiempo relativamente corto (2-3 años) antes de sufrir la misma suerte. Esperar a que las hembras vuelvan a la condición receptiva implicaría renunciar a una parte sustancial de su producción reproductiva potencial y, peor aún, beneficiar a la descendencia de machos rivales. En este sentido, el infanticidio elimina la competencia, permite que las hembras vuelvan al estro rápidamente y, lo que es aún más importante, en forma sincrónica. La sincronía importa porque asegura que los cachorros machos maduren juntos y formen mejores coaliciones cuando finalmente abandonen el grupo. El beneficio para los machos resulta claro, pero ¿qué ganan las hembras? Es evidente que la pérdida de un cachorro es costosa, parecería lógico que siempre elijan defenderlo, sin embargo en el mejor de los casos, es decir, si efectivamente lo logran, los cachorros rara vez sobrevivirán más de unas semanas después de una toma de posesión. Por lo tanto, a las hembras les conviene reducir sus pérdidas abandonando a los cachorros existentes y transfiriendo su inversión a las crías de los nuevos machos. En este escenario, el infanticidio es una estrategia ventajosa que maximiza la paternidad al asegurar que la competencia por los recursos femeninos se elimine, y los recursos se destinen únicamente a sus propios hijos.

El problema de la selección grupal

Otra explicación se propuso para este fenómeno. Que los machos asesinos hayan evolucionado para prevenir la sobrepoblación, que destruiría los recursos alimentarios. En ese caso, el mecanismo no es darwiniano: aquí el beneficiado no es el macho matador, sino la comunidad a la que pertenece. Las diferencias que operan no son entre individuos en cuanto a su éxito reproductivo, sino entre grupos. Por eso se habla de selección grupal. Según Wayne Edwards, sólo aquellos grupos o especies que poseen mecanismos de regulación de la población pueden haber sobrevivido hasta el presente; los que los hayan perdido, deben haber desaparecido por agotamiento de los recursos.

Este autor propone que el cambio evolutivo ocurre por la existencia de individuos que se sacrifican, lo que en su momento afecta las posibilidades de supervivencia del grupo.

Eso fue refutado por la afirmación de que la supervivencia de alelos alternativos ocurre por diferencias reproductivas entre individuos, no entre grupos.

Sucede que la selección darwiniana sigue operando: los machos que matan infantes correrían riesgos que los machos que no lo hacen no, y por pequeña que fuera la diferencia reproductiva producida por esto, alcanzaría para sacar del sistema a los matadores, y generalizar a los otros.

⁵⁵ Barnard, C. J. (2004). *Animal behavior: mechanism, development, function, and evolution*. Pearson Education, 495.

La selección grupal puede existir, habida cuenta de que los grupos existen, con diferencias genéticas entre ellos. Pero no podría funcionar contra la individual, que aparece como más fuerte.

Y esto es lo que estaríamos viendo en el langur.

La hipótesis de la patología por sobrepoblación, y de la selección grupal llevan a la misma predicción: deberíamos ver infanticidio sólo en áreas de alta densidad.

Pero resulta que se ve a densidad moderada, e incluso baja.

Poniendo a prueba hipótesis alternativas

Esto no significa que la hipótesis darwiniana de la eficiencia reproductiva sea cierta.

Sucede que el aumento de la eficiencia reproductiva no es la única hipótesis darwiniana aplicable a este caso. Por ejemplo, podría canibalizar a las crías, con lo que obtiene ventaja en la supervivencia; lo que a su vez, mejora sus expectativas de reproducción. Así, debemos también poner a prueba esta hipótesis, cuyo rechazo nos haría confiar más en la de la eficiencia reproductiva.

Estas dos hipótesis conducen a la misma predicción: el infanticidio ocurriría después de los cambios de dominante. ¿Cómo ponerlas a prueba, entonces? En el caso de la eficiencia reproductiva, esperamos que deje de matar cuando ha nacido la primera de sus crías; en el segundo, cuando ha recuperado su energía⁵⁶. Que el infanticidio se limite a un período inmediatamente después del reemplazo, no nos permite decidir entre ambas.

Pero si el canibalismo es la explicación, deberíamos ver de tanto en tanto un macho comiendo una cría muerta. Y no hay registros de esto⁵⁷. Deberíamos demostrar que esta ingesta no existe, para poder rechazar la hipótesis.

La hipótesis de un aumento en la eficiencia reproductiva permite generar varias predicciones:

1. Los machos atacantes no deberían matar sus propias crías
2. Las madres de las crías muertas deberían copular con los machos matadores

Estas dos predicciones han recibido confirmación observacional. Al comparar el ADN, los matadores no estaban emparentados con las crías muertas; y las hembras entraron rápidamente en estro, y sus crías tenían ADN que permitía afirmar que eran hijas de los matadores.

Si estos infanticidios se producen para mejorar la eficiencia reproductiva de los machos, entonces deberíamos verlos en más grupos.

⁵⁶ Además, ¿por qué mataría sólo crías? ¿Por qué no débiles, enfermos, viejos?

⁵⁷ Ausencia de evidencia no es evidencia de ausencia. Además, podría ocurrir que la ingesta tuviera otra función: por ejemplo, no atraer carroñeros.

Y en varios grupos en los que los machos desplazan a los dominantes se encuentra el infanticidio: leones, por ejemplo, con la variante de que las hembras tratan de proteger a sus crías.

También podemos predecir que las hembras matarían crías en aquellas especies en las que el factor limitante es el acceso al macho.

Y esto sucede en las chinches de agua gigantes, en las que los machos cuidan los huevos. Las hembras los atacan, y destruyen los huevos. Después de esto, la hembra copula con ese macho.

Incluso en roedores, se ha observado el llamado efecto Bruce, en el cual la presencia de un macho extraño hace que las hembras aborten, o que falle la implantación del embrión; de este modo ahorran en inversión y estarán listas para aparearse con el nuevo macho en un corto tiempo.

Es decir, otra vez, como cuando hablamos de crianza, la explicación que damos de por qué ciertas conductas existan o no, es su efecto en la reproducción, el hecho de que permitan a un individuo termine teniendo más crías que otro que no realiza esa conducta.

Si el macho (o la hembra) que asume la dominancia en un grupo no mata las crías del dominante anterior, entonces durante un tiempo sus esfuerzos serían invertidos en propagar los genes de otro, y no los propios. A su vez, la hembra (o el macho) de ese grupo que no cría, estaría dejando menos descendencia que quienes lo hacen. Infanticidio de por medio, la explicación de la fijación y difusión de estas conductas, es la misma: favorecen la reproducción diferencial.

La canción de las aves como ejemplo de aplicación

Este ejemplo está también en Alcock⁵⁸.

A nivel de explicaciones próximas, un ave canta por la forma en que su sistema nervioso opera, lo que es función del proceso de desarrollo de ese sistema nervioso. A su vez, el desarrollo y la fisiología del ave tienen una historia evolutiva, y a partir de ella podemos explorar las causas finales del canto; ambas causas se complementan de forma compleja.

Canciones diferentes y sus causas próximas

No solo cada especie tiene un canto diferente, sino que cada ave canta de manera distinta. En muchas especies, los machos cantan y las hembras no. Si bien los machos de determinada especie tienen cantos con un patrón común, los de determinada región pueden tener una versión de ese patrón distinta de los de otra zona. En algunos casos se ha comprobado que estos dialectos perduran, con pocos cambios, durante décadas, creando un mosaico geográfico estable de tipos de canto.

⁵⁸ Alcock, J. (2001) Proximate and ultimate causes of behavior: how and why birds sing. En *Animal behavior. An evolutionary approach*, (7ª ed), (pp: 23-49) Massachusetts. Sinauer Associates, Inc.

Dos causas próximas pueden explicar la existencia de dialectos. Por un lado, los grupos pueden ser genéticamente diferentes, lo que se refleja en diferencias en las conexiones nerviosas que controlan el canto. Por el otro, diferencias en el canto pueden no deberse a diferencias genéticas, sino en que los machos jóvenes de una de las poblaciones pueden haber aprendido su canto de machos que usaban ese dialecto, y los de la otra, de machos que usan el otro (se parece bastante al principio de fundador).

Peter Marler y colaboradores trataron de averiguar cuáles de estas dos causas daban cuenta de los dialectos de ciertas aves.

Tomaron huevos, y los desarrollaron en laboratorio. Algunos en cámaras a prueba de sonido, tuvieron pichones que cantaron canciones con solo una similitud vaga con las canciones de los adultos de su especie. Siguieron cantando hasta ser ellos mismos adultos, pero su canto nunca alcanzó la riqueza y complejidad de los animales libres.

Algo crítico se perdió en este ambiente, tal vez la oportunidad de oír cantar a machos adultos. Si esto fuera cierto, animales aislados en las mismas cámaras a prueba de sonido, pero expuestos a grabaciones de las canciones, deberían ser capaces de desarrollar la canción.

Y esto fue exactamente lo que pasó.

Y la canción que imitaban era la que habían oído, con independencia de su origen genético.

Esto apoya fuertemente la idea de la influencia ambiental. Las aves almacenarían el canto que oyen de los adultos, luego ajustarían el suyo a ese modelo.

Otros trabajos de laboratorio, condujeron a Marler a las siguientes conclusiones:

1. Reconocimiento de canciones: Un macho está predispuesto a aprender la canción de su especie, no la de otra, especialmente durante un período crítico que se halla entre los 10 y los 50 días de vida. Aislados de sus conespecíficos durante ese lapso, y expuestos a grabaciones de cantos de otra especie, desarrollan canciones aberrantes, que se parecen a las de las aves que no oyeron ninguna canción en absoluto. Sin embargo, si oyen grabaciones de dos especies, desarrollan la canción de la suya.
2. Práctica de canción: si un pollo oye la canción de su especie entre los 10 y 50 días de vida, no necesita experiencia acústica extra para cantar una “subcanción exploratoria” a la edad de 150 días. Si son capaces de escucharse a sí mismos, terminan logrando la canción de su grupo. Si se les causa sordera, no logran emparejar su canción con el modelo, y el resultado es muy anormal.
3. Cristalización de la canción: Una vez que un ave a generado canciones durante su fase de práctica, puede seleccionar una que se empareje con la del tutor. Por cantarla repetidamente acaba por cristalizarla, de forma que se vuelve su canción de adulto. En la naturaleza, cantan lo que han oído.

Experiencia social y desarrollo de la canción

Marler interpretó los resultados de estos trabajos con grabaciones en el sentido de que a medida que se desarrolla el cerebro en estas aves, adquiere los mecanismos neurales, altamente especializados, para aprender su canción. Los juveniles tienen la capacidad de almacenar las canciones escuchadas. Si esta interpretación es correcta, podemos predecir que un ave jamás aprenderá la canción de otra especie. Sin embargo, ocasionalmente se ha escuchado a aves silvestres cantando las canciones de otra especie ¿Qué otros factores pueden haber intervenido para esto? Los experimentos de Marler, se hicieron privando a las aves de contacto social con adultos. Tal vez este tipo de estímulo afecte el aprendizaje.

Otro autor puso a prueba esto, colocando aves criadas por su equipo en jaulas, desde las que podrían ver e interactuar con aves de dos especies (la propia y otra). Estos individuos aprendieron la canción de sus tutores, no importa la especie, aunque haya oído, pero no visto, a los suyos. Además, cuando tenían más de 50 días, podía aprender la canción del tutor “extraño”.

Esto del contacto físico se ha investigado en otras especies. Por ejemplo, los trabajos de Gottlieb con patos⁵⁹. El autor formó cuatro grupos de patitos:

- Con los ojos tapados y en grupo
- Sin los ojos tapados, en un envase con agujeros
- Entre patitos disecados; en grupo
- Aislados

Si les pasa el canto de una gallina, los que no están táctilmente aislados, acaban respondiendo (prefiriendo) el canto de la gallina. Es decir, el contacto del grupo facilita que aprendan el canto de una falsa madre... aunque el “grupo” sean patos disecados.

Ciertas aves que imitan la voz humana, lo hacen sólo si son criados por humanos.

Así, en término proximales, ¿por qué existen los dialectos en aves? A nivel del desarrollo, están causados por diferencias ambientales en los sonidos que oyen, y en la experiencia social que han tenido con otros machos cantores. Estos factores hacen efecto sólo porque la estructura del cerebro posee redes de neuronas que están extraordinariamente especializadas en aprender canciones.

Al nivel fisiológico, este aprendizaje es posible porque dichas redes pueden almacenar tipos específicos de información de machos con los que se interactúa socialmente. La información obtenida, se emplea para alterar la propia emisión vocal.

En realidad, estas redes neuronales están tan especializadas que propician que aprendan el dialecto de su grupo. Dos tercios de los animales aprenden el dialecto de su grupo y no el de otro situado lejos, cuando se le hacen escuchar ambos dialectos.

⁵⁹ Gottlieb, G. (1995) Social induction of malleability in ducklings: sensory basis and psychological mechanism. *Animal Behaviour*. 45, 707-719.

El sistema de control de la canción de las aves

En algunas aves, se han identificado los centros nerviosos, llamados núcleos, involucrados en el canto. Se trata de colecciones discretas de cuerpos neuronales. Los núcleos se conectan entre sí por fibras nerviosas, haces de axones.

Se han puesto a prueba varias hipótesis sobre el funcionamiento de estas estructuras.

Para ello, se destruyen centros o cortan vías, a fin de determinar su función. Por ejemplo, si el centro nervioso llamado IMAN se destruye antes de que el ave adquiera la canción madura, nunca lo hace⁶⁰. Se ha hallado que las aves que cantan pero no aprenden la canción, tienen centros IMAN pequeños.

Si determinados centros están relacionados con el canto, es de esperar ver cambios en ellos, antes de que se empiece a cantar; y eso sucede. También se ha hallado que otro centro, el RA, es más grande en el sexo que canta. En los que cantan en ciertas estaciones, los centros cambian en ellas aumentando su tamaño, y reduciéndose al terminar el período.

Estos cambios, pueden inducirse sometiendo los individuos a condiciones que imiten las del medio en la época de canto. Por ejemplo, duración del fotoperíodo.

Otras neuronas, sufren cambios adelantándose a ciertos eventos, de manera que cuando estos ocurren, pueden reaccionar a ellos; hasta se han medido cambios en la actividad de los genes, como preparación. Es decir, se reestructura la bioquímica de las células.

Incluso se han localizado los genes involucrados. Se ha detectado, en algunas aves, cierta interacción entre un gen, ZENK, y cierto tipo de estímulos acústicos.

Diferencias de canto entre los sexos

Todo este esquema explicativo puede ponerse en acción para dar cuenta de las diferencias de canto entre sexos. ¿Se deben estas diferencias en el comportamiento a diferencias genéticas?

En la especie en que se realizó el trabajo, los machos tienen dos cromosomas Z, y las hembras, uno Z y uno W.

El W tiene menos genes que el Z; machos y hembras son genéticamente diferentes. Los testículos son los que producen testosterona, que formará parte del ambiente de desarrollo del resto del embrión, incluso de las neuronas involucradas en los circuitos del canto.

Las gónadas no son ni las únicas ni las más importantes fuentes de hormonas involucradas en el desarrollo del cerebro. Algunas células del cerebro de los machos de las aves estudiadas producen estrógeno, la hormona "femenina". Incluso láminas de cerebro, cultivadas, producen esta hormona con independencia del resto del organismo.

⁶⁰ Lo cual, en la actualidad, lleva a una reflexión sobre la ética en la investigación. Que no veremos en este volumen, pero que vale la pena tener presente.

Si se exponen láminas de cerebro de hembra al contacto con estas láminas de cerebro masculino que generan estrógeno, en las células femeninas se desarrollan las vías químicas involucradas en el canto. Si se colocan pellets de estrógeno bajo la piel de hembras que están anidando, estas desarrollan y masculinizan su sistema de control del canto.

Evitando malentendidos

Todo esto nos ayuda a recordar lo que ya discutimos: plantear determinismo genético versus determinismo ambiental es un error.

Las estructuras nerviosas involucradas en el canto requieren la intervención de factores de los dos tipos. Lo mismo puede decirse del origen de las diferencias entre cantos.

Canciones diferentes y causas últimas

Coloquemos ahora la evolución en el cuadro general. ¿Cuál es el origen evolutivo de mecanismos como los antes descritos?

El aprendizaje de la canción, ocurre en 3 de los 23 órdenes de aves: loros, picaflores y passeriformes.

¿Ha evolucionado el equipo nervioso necesario para esto en forma independiente en cada grupo?

Si esta independencia fuera el caso, deberíamos esperar grandes diferencias en los sistemas de control de los tres grupos.

Estudios anatómicos cuidadosos han revelado que los centros nerviosos involucrados se sitúan en lugares diferentes en los cerebros de loros y passeriformes. Pero por otro lado, uno de los loros investigados, tiene el mismo gen ZENK que las aves canoras. Además, este gen se activa en varios momentos de la vida del loro, en los que este escucha sonidos o los vocaliza.

Por lo tanto, a nivel genético hay verdaderas similitudes.

Así, no podemos decidir si estos sistemas provienen de un ancestro común, o se desarrollaron por separado.

La aproximación adaptacionista

Este sistema de control, tiene con seguridad una historia con una serie de cambios, algunos de los cuales fueron retenidos, y otros no, perdidos en el tiempo evolutivo.

El sistema actual es el producto de ese proceso.

Existe más de una hipótesis adaptacionista para dar cuenta de por qué existen diferentes cantos.

Por ejemplo, los tipos de canciones pueden tener que ver con la estructura del ambiente. Efectivamente, las canciones de individuos que viven en ambientes cerrados son de un tipo, y en ambientes abiertos de otros, aún dentro de una misma especie.

Incluso podemos presentar una hipótesis *no adaptacionista*: las canciones diferentes se produjeron en forma accidental, no adaptativa. Se trataría de un subproducto de la evolución.

¿Por qué sólo cantan los machos?

Otra vez, podemos imaginar hipótesis en términos del posible valor adaptativo de que sólo canten los machos, o en términos de consecuencias no adaptativas de la selección. Por ejemplo, podría suceder que el hecho de que las hembras no canten, sea efecto de su maduración sexual, no una adaptación en sí.

Pero sabemos que esto no es cierto; existen hembras que cantan, por lo que la maduración de la parte del sistema nervioso que regula el canto no interfiere, ni es interferida, con la maduración sexual de las mismas.

Un efecto de la canción en machos puede ser la atracción de las hembras, que necesitan información en torno a la especie y el estado del cortejante. También podrían ganar algo comunicándose con otros machos, rivales, por lo que el canto debería informar sobre sus habilidades como luchador.

Ambas hipótesis, pueden ser puestas a prueba experimentalmente.

Causas últimas y próximas son complementarias

Estas diferencias en el canto de las aves han sido muy estudiadas.

Las causas próximas, complejas interacciones gen/ambiente, gen/gen, individuo/ambiente, crean un sistema de retroalimentación en el cual el producto del desarrollo pasa a ser parte del ambiente.

Estas canciones tendrán efectos: la habilidad de cantar de un macho, puede influenciar sus posibilidades de copular y reproducirse.

Aquellos individuos cuyos mecanismos próximos han posibilitado el logro de una eficiencia mayor que otros, por definición contribuyen con más copias de sus genes en la próxima generación, los que a su vez, producirán los mismos mecanismos proximales.

Las 4 preguntas como paradigma

La interrelación de los distintos tipos de preguntas

Los tipos de preguntas no están separados. Para discutir este tema, seguiremos la publicación de Curio (1994)⁶¹, y los ejemplos que emplea en su análisis de esta conexión.

Como ya vimos, las preguntas de Tinbergen pueden dividirse en causales y funcionales. Por lo general, las respuestas a dichas preguntas se persiguen por vías diferentes. Las causales se

⁶¹ Curio, E. (1994). Causal an functional questions: how are they linked? *Animal Behaviour*, 47, 999-1021.

investigan en el campo de la así llamada “neuroetología”, y las funcionales, en disciplinas como la ecología comportamental, o la sociobiología. Los progresos en neuroetología se ven motorizados, básicamente, por nuevas técnicas en neurofisiología, y los progresos en ecología comportamental se producen, principalmente, por innovación conceptual, precedida por una mayor sofisticación en los experimentos sobre tasa de supervivencia y medición de selección natural en libertad. Se han realizado avances al emplearse técnicas como la huella de DNA. Estos dos campos crecieron tanto y tan separadamente, que en 1975, Wilson llegó a predecir en su “Sociobiología, la nueva síntesis”, que la etología desaparecería como tal. Pocos años después, Thorpe (1982)⁶² consideraba que esa predicción ya no se estaba cumpliendo. Lo que sí ocurrió es que en muchos trabajos de neuroetología la etología *sensu Tinbergen* se ha vuelto insignificante o directamente inexistente, hasta el extremo que deberíamos comenzar a hablar de etoneurología. Lo mismo ocurre con los trabajos de ecología del comportamiento: la conducta se vuelve un aspecto casi anecdótico de la investigación ecológica. La propuesta entonces es recuperar el balance entre la descripción y medida del comportamiento, por un lado, y la puesta a prueba de hipótesis funcionales. La ramificación de la etología es un hecho consumado. La distinción lógica entre cuestiones causales y funcionales no ha sido puesta en duda desde que Tinbergen la planteó, salvo para reagrupar las preguntas de otra manera.

El límite entre los dos tipos de cuestiones es estrecho, por lo que es pertinente preguntarse: ¿Puede el enfoque funcional sugerir, exitosamente, investigaciones que caigan en el dominio de la aproximación causal, y viceversa? ¿La investigación en cualquiera de los dos campos requiere aportes innovativos del otro? Antes de seguir con el trabajo de Curio, conviene hacer aquí un alto. Es preciso recordar que la división de los enfoques (funcional y causal) del estudio del comportamiento no significa que existen aspectos causales y funcionales, sino que nosotros procuramos distintos tipos de explicaciones para lo que vemos. Es normal que durante las clases, los estudiantes creen que porque afirmamos que un animal responde con agresión al acercamiento de un conespecífico a sus crías, estamos negando que haya hormonas involucradas, o que ciertos centros nerviosos se activen. Lo mismo si decimos que ciertas descargas en el cerebro de las ratas producen agresión: ¿entonces no se trata de un problema de defensa de recursos? Lo cierto es que las preguntas operan en distintos niveles de organización. La contradicción tiene lugar dentro del mismo nivel, no entre niveles. Un acto puede ser explicado en cualquier de los niveles. Se pueden contestar, respecto de él, cualquiera de las cuatro preguntas. De hecho, debo poder dar respuestas a todas ellas. Otra cosa es que la respuesta sea, por ejemplo “no se detectan efectos en la supervivencia y la reproducción” (lo que nos llevaría a la hipótesis de no selección). La decisión de en qué tipo de respuesta pongo el énfasis es mía, y tiene más que ver con mis objetivos al estudiar, que con el objeto de estudio. Lo que aquí tratamos de mostrar, es que ambos tipos de enfoque (causal y funcional) se complementan.

⁶² Thorpe, W. H. (1982). Breve historia de la etología. Madrid, España. Alianza Editorial.

Divide en	Estudiado por	4T
Causales	- Neuroetología	- Mecanismos de control - Ontogenia
Funcionales	- Ecología comportamental - Sociobiología	- Filogenia - Efecto en la supervivencia y la reproducción.

Siguiendo con la publicación citada, este autor emplea para su análisis investigaciones propias y ajenas sobre comportamiento antipredador en aves.

Para entender tanto las causas como las funciones de las conductas antipredador, es necesario medirlas. Esto ha significado medir los comportamientos de defensa de predadores, de competidores de otra especie, y a veces de cánibales. Como los adversarios emplean distintas estrategias, a su vez las defensas serán diferentes. Para complicar las cosas, especies competidoras pueden transformarse en predadoras, según las circunstancias. Las mediciones a tomar pueden ser de los patrones motores involucrados, o de sus mecanismos causales. Además, distintas estrategias pueden ser provocadas por el mismo tipo de adversario. Por ejemplo, mientras que en una misma especie la mayoría de los individuos realizan acoso colectivo del predador, algunos se ocultan, y otros realizan las llamadas maniobras de distracción.

Tenemos entonces tres estrategias, que pueden a su vez sucederse o mezclarse (por ejemplo, esconderse y distraer). Para dar cuenta de esta diversidad de respuesta, se proponen dos explicaciones mecanicistas. Una sugiere que los estímulos que disparan los patrones más raros en forma más predecible (por ejemplo, los movimientos de distracción) aún no han sido hallados; esto significa que los pocos individuos que realizan esas pautas tienen un bajo nivel de respuesta a estímulos llave que están sólo marginalmente representados por el predador tipo (un búho) pero que pueden existir más completos en otros cazadores. En esta hipótesis, se trata de una diferencia individual en los niveles de respuesta. La otra explicación causal propone que se trata de distintos etotipos (formas, o variantes fenotípicas de comportamiento) que se diferencian en los mecanismos de decodificación de los estímulos. Así, en un tipo, al decodificar los estímulos del predador, la información entra en los comandos motores de acoso y distracción; en otro, sólo en los de distracción. Aceptar esta dualidad en las explicaciones tiene un profundo efecto en el diseño de la investigación. Si la explicación de los niveles de respuesta es correcta, entonces debemos encontrar un animal presa, cuyos estímulos logren evocar la respuesta de acoso; esto requiere conocer los potenciales predadores, y contestar ciertas cuestiones funcionales. Si, en cambio, aceptamos la idea de etotipos diferentes, debemos preguntarnos sobre la naturaleza y diferencia de los mecanismos de decodificación, y sobre las fuerzas de selección que permiten el equilibrio entre ellos, frente a un mismo peligro (un mismo predador).

Así, determinar cuál de los dos modelos de mecanismo del comportamiento antipredador es el correcto requiere una descripción de la conducta, y una clasificación de los individuos como realizadores y no realizadores de una determinada pauta. Hay otros casos de diversidad en la defensa. Por ejemplo, cuando un padre defiende poco vigorosamente a sus pichones, las conclusiones sobre la función se verán poco afectadas por el conocimiento de los factores motivacionales. Ya sea que hablemos de bajos niveles de respuesta, o de conflicto con otra tendencia (por ejemplo, la de huir del predador) la medición de los riesgos que el padre corre no es afectada por estos supuestos. Pero cuando nos encontramos en los extremos de las escalas de motivación, por ejemplo cuando el padre se esconde sin defender, puede estar beneficiando a la camada de una manera diferente: se esconde para no atraer la atención hacia el nido. Esto, incidentalmente, ocurre también con las aves que son parasitadas: el parásito localiza el nido por la actividad de los padres (Clotfelter, 1998)⁶³. Este tipo de defensa tiene otros correlatos. En algunos casos, los padres acosan a las presas más vigorosamente lejos del nido, pues hacerlo cerca puede revelar su posición. Si el predador se encuentra en el borde del territorio, es decir más lejos aún del nido, el nivel de acoso cae otra vez, lo que puede recibir una explicación de tipo económica: la peligrosidad de un predador es proporcional a su cercanía al nido. Se sabe que este esquema es una defensa del nido, pues si el nido se quita, el comportamiento no ocurre. Parece entonces que el acoso se debe balancear con el ocultamiento del nido, y que ambos no son incompatibles, como se creía.

Resumamos aquí lo que Curio dice: en términos funcionales, el nido aparece rodeado por una zona de defensa que podemos modelar como un anillo. Sólo en el anillo, el predador es acosado. Cuando está fuera del anillo, no recibe atención de los padres, y cuando está dentro, no los ve. Así, sólo cuando los ve y se halla cerca del nido es atacado. ¿Pero cuáles son las causas de estas distintas estrategias? El problema es que si dos estrategias de defensa son físicamente compatibles las causas de ninguna de ellas puede medirse separadamente, a menos que aparezcan en forma pura; es decir, que el animal ataque no importa a qué distancia está el predador, o se esconda, no importa a qué distancia está el predador. Pero el hecho de que pase de una a otra puede deberse a un cambio en las causas (una desaparece y la otra aparece) o un desplazamiento en el equilibrio de causas que están siempre presentes (una tendencia comienza a dominar sobre la otra). Otra consecuencia de esta compatibilidad, es que su distribución en la población se vuelve incierta: el pequeño grupo que usa una estrategia en forma pura, es sólo parte del grupo que la usa en mayor o menor grado. La medición de estas conductas se realiza desde una interpretación funcional, es decir, teniendo en cuenta los efectos sobre el adversario, efectos que no pueden medirse, pero sí inferirse (en el caso de no hacer evidente el nido) o considerarse plausibles (en el caso del acoso). Si describo solamente, las propuestas de función no son relevantes. Pero si deseo saber qué mide, por ejemplo riesgo para el defensor, o beneficios para los pichones, la cuantificación es central.

⁶³ Clotfelter, E. (1998). What cues do brownheaded cowbirds use to locate redwinged blackbird host nests? *Animal Behaviour*, 55, 1181-1189.

Así, la completa comprensión de la medición del comportamiento hace necesario conocer su función. Si bien Curio continúa con su revisión del tema, creemos que con lo visto hasta aquí podemos fundamentar sus conclusiones:

- Los enfoques causal y funcional son complementarios. El estudio de las causas está incompleto sin un estudio de las funciones. Conocer la función de una conducta, puede orientar la búsqueda de mecanismos causales que de otra manera permanecerían sin detectar. Por ejemplo, en los casos de crianza, el reconocimiento de las propias crías es crucial. No así en el del infanticidio, pues el que acaba de hacerse con el control del grupo no tiene crías allí.
- Los estudios sobre las causas permanecen incompletos si se ignoran las funciones. Los animales se cuidan de los predadores fundamentalmente de dos maneras: en presencia del predador lo mantienen vigilado, y en su ausencia, rastrean pistas que permitan inferir la posibilidad de un ataque. Los procesos subyacentes al reconocimiento de predadores se han estudiado en términos de análisis de estímulos, análisis motivacional e incluso análisis de hormonas. Conocer al predador, guía en estas investigaciones. En contraste, los indicadores de la presencia o probabilidad de un ataque sólo pueden ser supuestos. Así, al analizar los mecanismos que intervienen en este último proceso, se requiere un potente “pensamiento adaptacionista”.
- Los estudios sobre la función de una conducta generan nuevas preguntas sobre las causas. Los estudios sobre selección de parentesco, aquellos casos en los que las conductas realizadas benefician a animales emparentados igual o más que al actor, lo mismo que los estudios sobre evitamiento del incesto, conducen a preguntarnos de qué manera los animales detectan el parentesco. Sin embargo, estas conductas pueden ser explicadas no en términos de función, sino de mecanismos. Esto se relaciona con las explicaciones próximas, y finales. Una explicación próxima, se refiere a los mecanismos que intervienen en la aparición de la conducta; por ejemplo, el gato que reconoce la curvatura de la nuca de la presa y ataca allí. Una explicación finalista, se refiere a los efectos a largo plazo de esa conducta: alimentarse, y alimentar a las crías.
- Los estudios sobre función se elaboran a partir de presumir la existencia de mecanismos causales. Por ejemplo, al buscar los mecanismos que producen estrategias evolutivamente estables. Por lo general, se suponen:
 - 1) Limitaciones, por ejemplo en las capacidades de los individuos.
 - 2) Variaciones motivacionales.
 - 3) Cambios en la valoración de los recursos.
 - 4) La posibilidad de estimar su propia fuerza y la del contendiente.

En todos estos casos, para poder explicar la función de la conducta, debo presuponer que existen mecanismos para los sucesos arriba enumerados, y otros. Estos mecanismos, implican causas, que producen cambios en la forma en que el individuo responde al ambiente. Estudios sobre las causas sugieren un enfoque diversificado de las funciones. Así, hallar que hay distintos mecanismos para resolver las tareas de laberinto usuales en laboratorio, puede permitirnos entender los usos de diferentes tipos de memorias, y a partir de ellos, reinterpretar las formas en las que, por ejemplo, se responde a distintos predadores según la experiencia inmediata. La idea es que los distintos mecanismos han sido afectados de distinta manera por la selección natural, por lo tanto, deben tener funciones independientes. Lo que ocurre es que la conexión entre los dos tipos de preguntas se hace a través de la teoría global que, por estos tiempos, ordena el conocimiento biológico: la teoría de la evolución. La propia etología, al definirse como el estudio biológico del comportamiento, se inserta en ese marco. Porque si entendemos que lo que observamos debe responder a alguna presión de selección, o tener un impacto tal que ninguna presión actúe sobre él (neutralismo), estamos diciendo que, en el primer caso, cualquier cambio en los mecanismos que propicie ciertos efectos es seleccionado, y en el otro, que no importa qué cambio ocurra, la selección no actuará sobre él. En el primer caso, es la función la que propicia la dispersión de los mecanismos en la población. En el segundo, son los mecanismos que producen el efecto, sin que este tenga ninguna influencia en su perpetuación. Veamos más de cerca esto.

Se suponía que la existencia de helpers, o ayudantes en el nido, obedecía a grandes beneficios en el posterior desempeño como reproductores de estos ayudantes. Pero ahora se comienza a sospechar que no hay tales beneficios, sino que son el subproducto de la tendencia universal a acercarse a las crías e interactuar con ellas. Esto es, que no ha habido una presión de selección sobre estas conductas, sino sobre otras, y el helper es algo así como un efecto de los mecanismos que intervienen en otras conductas. (Mumme, 1992)⁶⁴ Así, la respuesta sobre la función de esta conducta es que no hay tal función; pero que otras funciones, que sí fueron seleccionadas, fijaron mecanismos que, al operar fuera del contexto de selección (la contingencia de selección, *sensu Skinner*) producen ese comportamiento. En otros casos, sin embargo, sí se encuentran conductas con un vasto efecto en la supervivencia y reproducción de los individuos. La dispersión de los mecanismos específicos en la población se explica a través de esos beneficios.

Esto muestra por qué las preguntas están ligadas.

No porque haya en las conductas en estudio un aspecto causal y otro funcional; sino porque nuestro enfoque, que aborda la problemática desde lo causal y desde lo funcional, genera las preguntas desde un único marco explicativo, la teoría de la evolución biológica, que permite esa conexión. Conexión que no existe en los casos de caracteres neutros o no seleccionados; es decir, que la conexión causas función no necesariamente puede ser siempre establecida.

⁶⁴ Mumme, R. (Julio,1992). A bird's eye view of mammalian cooperative breeding systems. Ponencia en Animal Behavior Society Annual Meeting, Ontario, Canadá.

Toda conducta tendrá una causa, al menos en teoría, y un efecto, al menos en teoría. Pero ese efecto no tiene que ser, necesariamente, una función, es decir, un efecto sobre la supervivencia o la reproducción; y la causa no tiene por qué ser propia, puede tratarse del resultado de sistemas causales operando desacoplados (como cuando una perra que ha parido adopta un muñeco) o en contextos diferentes (como cuando un gato rasca un piso de baldosas luego de defecar). Pero esa conexión es posible, y por lo tanto, explorable.

Existe incluso otra situación en la cual una pauta con mecanismos propios no tiene un efecto adaptativo: lo que Lorenz (1974)⁶⁵ llama las pautas disteleológicas. Estas son las que en el curso de la evolución han perdido su función, pero no su estructura. Así, permanecen y se heredan, pero sin que tengan valor actual para la supervivencia.

Además, la comprensión, la reformulación de una conducta implica hablar de lo que la causa y lo que ella causa.

De lo contrario, si sólo nos referimos a los factores causales, o más exactamente, de control, estaremos hablando de un individuo asumido sin ambiente, sin entorno; una entidad desvinculada del resto del universo.

Si sólo hablamos de efectos, pero no de causas, ahora nuestro sujeto de estudio sería una función más del ambiente, no sería un sistema. En cierto sentido los aspectos causales hacen a las funciones entre los relatos, y la función apunta a la frontera del sistema, a la interfase entre lo que es sistema y lo que no es sistema.

Las 4 preguntas como metaparadigma

Hasta aquí, hemos descrito de qué manera las 4T funcionan y se articulan, y su papel en la explicación, casi podríamos decir clásica, del comportamiento.

Pero resulta que en estos últimos años, en cierta forma han ido "desbordando", e invadiendo otras áreas de investigación científica.

¿Es este un caso de reduccionismo?

No, en el sentido de reduccionismo teórico: este esquema conceptual no absorbe y resignifica otros, sino que, desde sí, da cuentas de sucesos tradicionalmente explicados de otra manera, y académicamente considerados el objeto de estudio de otros campos.

Sí lo es, en el sentido más "pedestre" de que, bajo ciertas condiciones, los etólogos se otorgan licencia para hablar de lo que sea, una vez practicado el truco de transformar, ese "lo que sea", en términos de conducta descrita / describible.

Con el riesgo de caer en el "nothingbutelse", esto no es más que. (El hombre no es nada más que un gusano, decían los opositores a Darwin al principio de la disputa con los evolucionistas).

⁶⁵ Lorenz, K. (1974). Etología comparada; El comportamiento instintivo en la filogenia. En Biología del comportamiento (pp. 7 a 18). Siglo XXI Editores.

Pero de todas maneras, es un indicador de la robustez de la propuesta. Y una advertencia, clara, sobre la conveniencia de conocerla. Veamos algunos de los casos en los que las 4T comienzan a operar como paradigma, más allá de su campo inicial y presuntamente específico.

Cognición y 4T

En la charla de apertura de un simposio⁶⁶ sobre cognición, Alan Kamil, de la Universidad de Nebraska, discute el nuevo enfoque que se da a esta problemática. Un enfoque claramente etológico.

Cada organismo posee un conjunto de caracteres adaptativos, que han sido producto de la evolución. Para muchos animales, las habilidades cognitivas son parte de este “arsenal adaptativo”. La habilidad para resolver problemas espaciales y temporales, por ejemplo, puede ser de suma utilidad en la competencia por obtener recursos. Así, la cognición animal debe ser vista como una parte de la biología evolutiva.

Este argumento tiene muchas implicaciones. La más importante, es que define las preguntas que deben contestarse al hablar de cognición animal. Son las mismas preguntas que se formulaba Tinbergen para el total de la etología. Y también, que para contestarlas en el dominio de la cognición animal, se requiere de la amplia integración de disciplinas que Tinbergen invocaba para el estudio de la conducta.

Kamil propone distinguir dos revoluciones, que en el estudio de la biología han operado como grandes agentes de síntesis: la darwiniana a partir de la biología, y la etología cognitiva que se originó de la psicología.

Recuerda que, según Lakatos, el progreso en las ciencias está dado por un programa científico: una hipótesis central, no alcanzable por la experiencia, y otras, alrededor de esta, que sí son experimentales. La tarea básica en ciencias es, dentro del programa, arreglar o cambiar estas “hipótesis protectivas”. Distingue dos tipos de programas científicos: los que generan resultados nuevos, y los que confirman los viejos. Los cambios de paradigma se producen a partir de nuevos hallazgos.

La cognición, implica algún tipo de representación interna del medio externo. Se postulan procesos que organizan la información sensorial en modelos internos, coherentes, de procesos externos. Así, sugiere separarla de la etología, porque incluye relaciones humano/animal.

Desde el punto de vista antropológico, se realiza mucho antropomorfismo. La cognición aplica el programa de la etología: investiga mecanismos fisiológicos, procesos de desarrollo, funciones, en términos de adaptación e historia filogenética de su fenómeno. Para el estudio de la función, aplica tres enfoques: correlaciones, experimental y comparativo, todos tradicionales en la etología.

La correlación no implica causalidad; así, debe pasarse a la experimentación.

⁶⁶ Kamil, A. (agosto, 1996). On the proper aims and methods of cognitive ethology. En A synthetic approach to studying animal cognition: the convergence of psychology and biology in the laboratory and field. Northern Arizona University.

¿Cuándo es adaptativa la cognición? Se trata de un problema costos/beneficios. Existen dos condiciones en las que la cognición “no paga”: máxima variabilidad ambiental, y variabilidad ambiental nula.

Parte del proyecto implica una comparación integrativa de animales y humanos.

Este esquema sintético, es una alternativa al antropocéntrico. Este enfoque surge de Darwin. Es desde esta fundamentación que propone llamar “etología cognitiva” a esta síntesis.

El problema es como identifico la cognición, si existe o no. La búsqueda se orienta hacia procesos centrales de manejo de la información.

Del discurso anterior de Kamil, haremos aquí énfasis en algunos tópicos.

Primero, la insistencia en mantener el estudio de la cognición dentro de la tradición etológica: la invocación del esquema de Tinbergen, las famosas preguntas, fue frecuente en todas las exposiciones de ese simposio. Esto resulta, cuanto menos, sorprendente: básicamente, equivale a anunciar la decisión de evitar el animismo como tal, y mantener el estudio dentro del esquema observacional/experimental.

La idea de la cognición como adaptación, a su vez circunscribe las situaciones en las que esperamos encontrarla.

¿Por qué se excluyen los ambientes de máxima variabilidad, y de variabilidad nula?

Los de máxima variabilidad, porque no tiene sentido construir un mapa, si el territorio será diferente cada vez. Sería un esfuerzo inútil, y costoso.

¿Pero los de variabilidad nula? No necesitamos un mapa para ir de la cama al baño. En la oscuridad podemos hacerlo. De hecho, no necesitamos pensar para hacerlo. Basta un mecanismo tal que a cada objeto que encontremos en nuestro camino, respondamos orientándonos de una determinada manera y realizando unos pocos pasos, hasta encontrar otro objeto, y demos otra respuesta de este tipo: casi a nivel de reflejo. Y se necesita un mapa cuando uno se pierde. Y uno se pierde, cuando hay algún cambio: un giro en la dirección equivocada, una marca del paisaje que no está. Para decirlo de otra manera, un universo sin variabilidad trivializa al sujeto, que entra en órbitas cerradas y estables, determinadas estrictamente por el medio.

Es evidente que aquí, se recorta un campo de las ciencias cognitivas, y se lo remite a la etología. En algún momento de esta reunión, algún entusiasta propuso ver en Tinbergen al primer etólogo cognitivo. Uno de los alumnos de Tinbergen allí presente, Collias, se encargó de poner las cosas en su lugar: de ninguna manera. Tinbergen jamás mencionó el tema.

Es decir, la etología cognitiva en cuanto a ciencia cognitiva, es posterior al desarrollo de la base de la etología.

Y como tal, deja fuera de su esquema (las 4T) muchos aspectos de la definición e investigación de los fenómenos cognitivos.

Pero mientras se mantiene dentro de su propio recorte, funciona.

Antropología y 4T

En la antropología, las así llamadas “Preguntas de Tinbergen” son casi el equivalente del esquema explicativo funcionalista.

Esta conexión es elaborada en forma explícita por Malinowski⁶⁷ en “Sexo e repressão na sociedade selvagem” al caracterizar el comportamiento humano. Caracteriza al ser humano como poseedor de un cuerpo material, viviendo en un sistema social, comunicándose a través de lenguaje y moviéndose por sistemas espirituales. La cultura (que aborda como no pudiendo ser creada en un único momento) surgiría implicando la represión del instinto.

Pero ya el abordaje de la noción de instinto, es muy próximo al que años después realizarían los etólogos: por ejemplo, descarta la existencia de un instinto gregario, y lo caracteriza como “un mecanismo innato más o menos definido por el cual el individuo responde a una situación específica mediante una forma definida de comportamiento en la satisfacción de determinadas necesidades orgánicas”. Existen diferencias con el resto del mundo animal. Por ejemplo, los lazos que unen al hombre a su grupo son todos adquiridos, (el habla-lenguaje) Los animales nunca se comunican, por un código convencional simbólico⁶⁸.

Defendiendo la identidad cualitativamente diversa de la cultura, afirma que la naturaleza no puede dotar al hombre con instintos relacionados con artefactos, códigos tradicionales y sonidos simbólicos, porque estos son externos a esa misma naturaleza. La organización humana se basa en sentimientos, actitudes complejas construidas, no en tendencias innatas. La mayor parte de los instintos desaparecen, siendo sustituidos por tendencias plásticas, ahora dirigidas, que pueden ser moldeadas en respuestas culturales.

Para Malinowski, la familia es el único tipo de agrupamiento que el hombre y los animales no humanos comparten. En su análisis, esta permanencia en grupo entra en colisión con una serie de necesidades individuales que ahora quedan recontextualizadas, y el tabú social es la fuerza que se opone a los instintos que quedan operando, en especial en la esfera de lo sexual. Así y todo, las reglas humanas son moldeadas por la sociedad en la línea dictada por la selección natural.

La cultura depende directamente de la plasticidad de los dones innatos. La cultura, entonces, fuerza al hombre a someterse a la situación natural. Una vez en ella, responde con comportamiento⁶⁹.

Todas las preguntas, entonces, se redireccionan. Ante cada objeto de estudio, ahora cabe inquirir sobre su funcionalidad no sólo en términos culturales, sino biológicos. El análisis de Malinowski de la magia y la religión sigue ese camino. La muerte, el hecho central de la vida⁷⁰, es

⁶⁷ Malinowski, B., & Guimarães, F. M. (1973). *Sexo e repressão na sociedade selvagem*.

⁶⁸ En la actualidad, sabemos que eso no es exactamente así. Si bien existe un amplio debate sobre el tópico, toda una serie de análisis y experimentos están cuestionando que la afirmación de Malinowski pueda ser aceptada sin más. Ver, por ejemplo:

Premack, D. (1971). Language in chimpanzee? *Science*, 172, 808-822;

Mounin, G. (1976). Language, communication, chimpanzees. *Current anthropology*, 17(1), 122.

⁶⁹ En etología animal, se habla de comportamientos apetitivos y consumatorios. Los consumatorios son los que tienen sentido biológico, y los apetitivos, los que colocan al individuo en situación de realizar los consumatorios.

⁷⁰ Más allá de los conceptos de Morin (vivir de muerte, morir de vida), este papel central de la muerte en la vida tiene una expresión clara en las ciencias naturales. Las células de los metazoarios tienen sistemas que provocan su muerte,

el origen de la religión, que protege a la sociedad y al individuo del impacto de ese final, de la conciencia de ese final, y de los efectos sociales de ese final y de su conciencia. Esta visión de lo religioso, colocándolo como una continuación de los mecanismos de supervivencia, tiende un puente entre los dominios tradicionalmente disjuntos de la naturaleza, y la cultura. La propia magia es comprendida como una manera de mejorar la conducta de quien la realiza, a través de aumentar la confianza en sus propios proceder.

Este enfoque nos provee de un hilo, un metafórico hilo sagrado que como todo lugar literario obtiene su sentido efectivo de la conjunción orientada de muchos de sus sentidos posibles.

Por un lado, el hilo de Ariadna, guiándonos a través del laberinto co-construido del objeto de estudio antropológico. La pregunta funcionalista está trenzada en ese hilo, guiándonos en una dirección y un sentido dentro de nuestras percepciones, o más bien de la interpretación de nuestras percepciones. Y plantea a su vez una duda: ¿y si algo no tuviera función? ¿Podríamos distinguirlo? La biología evolutiva, con su hipótesis de no selección, que tiene su origen en la génesis al azar de la variabilidad, sí puede “atrapar” lo no-funcional, y distinguirlo como diverso de los disfuncional. ¿Pero es esto posible en la cultura? Si se generara algún objeto no funcional, ¿podría ser distinguido como tal? ¿Se escaparía a la trampa de atribuirle, o suponerle, funciones, porque eso tiene como axioma el marco teórico?

Las personas ven figuras en el cielo. Trazan líneas entre estrellas, que están a distintas distancias, e incluso, que tal no vez existan y su luz aún nos llega. Ven cosas. ¿Por qué una osa mayor, y no Afrodita quitándose una sandalia? Sucede que en realidad lo que ven, iban a verlo de todas maneras, porque se ven a sí mismos⁷¹.

¿Algo *no* es naturaleza? Y sin embargo, la naturaleza sigue allí. Tenemos hambre, y sed, y deseo, y nos guste o no, todo lo que hacemos tiene efectos en nuestra supervivencia y nuestra reproducción, como propone Tinbergen en sus preguntas de la etología.

¿Y si en realidad la idea de Marx de la cultura/ideología como superestructura de las relaciones de producción pueda, a manera de un fractal, encerrar otra relación autosemejante, donde la cultura (¡incluidas las relaciones de producción!) es la superestructura de la naturaleza humana, más exactamente de la conducta?

Al fin de cuentas, Malinowski⁷² lo propone con claridad: la cultura pone al hombre en situación, y en esa situación, el hombre responde con conducta. Pese, claro, a que el propio autor, en la misma obra, insiste en que nada hay de natural en la conducta.

Revisemos más esto. ¿Puede a cultura hacer algo que va contra la conducta en cuanto emergente de la naturaleza? Puede uno proponer la idea de tabú; la prohibición de realizar

permitiendo su reemplazado, y la maduración y formación de órganos y sistemas de órganos. Si bien en algunos seres acelulares (cuyo cuerpo no está dividido en células) existen mecanismos de este tipo, es en los organismos de mayor complejidad de organización donde su papel es evidente. La maduración del cerebro, por ejemplo, se realiza mediante muerte diferencial de células. Conocemos casos de células que pierden esta paradójica capacidad de destruirse. Terminan siendo disrupciones en el patrón de organización conocidas como cáncer.

⁷¹ Cuando el advenimiento del cristianismo, se extendía por Roma y Asia Menor el culto a Mitra. Un dios que aparecía matando a un toro. En parte, a esta difusión contribuía un cambio en las constelaciones que se veían desde el hemisferio. Algunos autores proponen que ese cambio (la constelación de cazador reemplazaba a la del toro, o algo así) produjo tal angustia, que el cristianismo fue la respuesta invocada...

⁷² Malinowski, B., & Guimarães, F. M. (1973) *Sexo y cultura en la sociedad salvaje*.

ciertas conductas con ciertas gentes objetos por ejemplo (Malinowski otra vez). Pero resulta que en verdad esa prohibición lo que hace es orientar la conducta sobre los objetos propios. Y tiene sus equivalentes *fuera* de la cultura.

Imaginemos una cultura que realmente no es funcional a las finalidades básicas de la conducta tal como la ve la etología: sobrevivir y (para) reproducirse. En poco tiempo, no habría individuos que protagonizaran/ detentaran (¿habitaran en?) esa cultura.

Curiosamente, ya se ha tomado en serio la posibilidad de una cultura de máquinas.⁷³ No en esos términos, sino en la posibilidad de construir máquinas capaces de repararse y existir con independencia de los aportes humanos⁷⁴. En términos de lógica y tecnología posible (no actual) ese horizonte aparece como no contradictorio.

El caso es que eso ya no sería cultura, a menos como la definimos hoy.

Pero volvamos al punto. Resulta que bajo cierto análisis, aún los elementos tradicionalmente considerados como más ligados a la cultura, acaban siendo funcionales a los etológicos... en los términos de estos últimos.

Geertz⁷⁵, propone:

“...el hombre es un animal inserto en tramas de significación que él mismo ha tejido”.

Tendrá pues una estructura, y dentro de la superestructura toda una serie de nuevas entidades, con nuevas relaciones y funciones. Que cumple una única regla respecto de la infraestructura: no impedir su existencia y preservación, ser funcionales, entre otras cosas, a ella.

Esto no es nuevo: los órganos realizan funciones propias, pero no impiden la existencia de las funciones de las células que los componen; los sistemas de órganos se portan así respecto de los órganos, los individuos respecto de los sistemas, y los grupos respecto de los individuos.

Esto no es la relación estructura/superestructura, sino un enfoque sistémico de ese mismo problema.

Psicología Darwiniana y 4T

De momento, en psicología el esquema de las cuatro preguntas está operando bajo la forma de psicología evolucionista.

Básicamente, estudia la conducta humana operando desde una serie de principios⁷⁶:

Principio 1. El cerebro es un sistema físico. Su función equivale a la de una computadora. Sus circuitos están diseñados para generar comportamiento apropiado a las circunstancias ambientales.

⁷³ Los ciclos míticos de Terminator y Matrix son sólo el aspecto artísticocomercial de esto; no me refiero a ese tipo de imaginerías.

⁷⁴ Investigación y Ciencia dedicó varios artículos al tema. El más relevante, en un número monográfico dedicado a la innovación tecnológica, se titula “¿Herederán las máquinas la Tierra?”. Y el autor parece creer que sí.

⁷⁵ Geertz, C. (1987). Descripción densa: hacia una teoría interpretativa de la cultura. En La interpretación de las culturas, Gedisa Editorial.

⁷⁶ Cosmides, L., & Tooby, J. (1997). Evolutionary psychology: A primer.

Principio 2. Nuestros circuitos neurales fueron designados por selección natural para resolver los problemas que nuestros ancestros enfrentaron durante la historia evolutiva de nuestra especie.

Principio 3. La conciencia es sólo la punta del iceberg; mucho de lo que ocurre en nuestra mente está oculto para nosotros. Como resultado de esto, nuestra experiencia consciente puede hacernos creer que nuestros circuitos son más simples de lo que realmente son. Muchos problemas que experimentamos como fáciles de resolver son en verdad muy complicados, requiriendo circuitos neurales muy complejos.

Principio 4. Diferentes circuitos neurales están especializados para resolver distintos problemas adaptativos.

Principio 5. Nuestro cráneo moderno aloja un cerebro de la edad de piedra.

Los Cinco Principios son herramientas para pensar la psicología, y pueden aplicarse a cualquier tópico: sexo y sexualidad, cómo y por qué la gente coopera, cuando las personas son racionales, como los bebés ven el mundo, conformidad, agresión, compromiso, audición, visión, sueño, alimentación, hipnosis, esquizofrenia, y más y más. El cuadro que proporcionan conecta áreas de estudio, y nos impiden caer en particularismos cuando tratamos de entender algún aspecto del comportamiento, nos animan a hacernos las siguientes preguntas fundamentales:

1. ¿Dónde en el cerebro están los circuitos relevantes y cómo trabajan en términos físicos?
2. ¿Qué clase de información es procesada por estos circuitos?
3. ¿Qué programas de procesamiento de información están incorporados en esos circuitos?
4. ¿Cómo fueron esos circuitos diseñados para funcionar en un contexto de cazadores recolectores?

Algunas producciones de este enfoque indican su potencia. Un estudio sobre el homicidio⁷⁷ y otro sobre violación militar⁷⁸ muestra como el esquema que siguen estos hechos, el tipo de victimario y el tipo de víctima, así como la situación en la que ocurren, son predecibles desde los estudios de violencia en primates que se realizan en el marco de la etología⁷⁹.

El trabajo de Buss⁸⁰ sobre cortejo humano es una buena revisión sobre eso. Mediante entrevistas a estudiantes en USA, análisis de 10.000 hombres y mujeres en 37 países⁸¹ y un estudio internacional sobre causas de divorcio, trata de probar una serie de hipótesis sobre la elección de pareja a corto y largo plazo en seres humanos.

⁷⁷ Dily & Wilson, (2003). Homicidio. Argentina. Fondo de Cultura Económica

⁷⁸ Littlewood, (1997). Military rape, *Abhrpology today*, 13(2), 7-16

⁷⁹ Aunque existe una clara diferencia entre homicidio y violencia, que no es aquí el momento de delinear.

⁸⁰ Buss, D. M. (1997). The strategies of human mating. En *Exploring animal behavior*, (pp: 216-227)

⁸¹ A los que él llama culturas...

Estas hipótesis (nueve en total) se elaboran desde los supuestos de la psicología evolucionista, que son coincidentes en todo con los de la etología. Y son las mismas que se utilizan para explicar la elección de pareja en los animales no humanos.

Las conclusiones a las que arriba son claras: estos trabajos ofrecen evidencia fuerte que indica que los supuestos tradicionales acerca de preferencia de pareja, que son arbitrarios y culturales, son erróneos. Las propuestas de Darwin serían válidas.

Los deseos de hombres y mujeres no serían arbitrarios, sino altamente específicos y universales. Estarían relacionados con los problemas enfrentados por hombres y mujeres a lo largo de su historia evolutiva.⁸²

Certeza de paternidad, y número de parejas en los hombres, y problemas de capacidad y deseo del macho de invertir recursos, por parte de la hembra.

Más cerca de nosotros, estudios más cuantitativos⁸³ (¡y más baratos!) han arrojado resultados idénticos.

¿Reduccionismo? No necesariamente. Esto no es decir que cultura humana es *sólo* comportamiento animal; es proponer que cultura humana *no puede dejar de ser* comportamiento animal.

Un ser humano no deja de ser humano porque sea astronauta. Y, por supuesto, es astronauta.

Sin embargo, a más de veinte años de su aparición, este recorte no logra superar algunos obstáculos específicos:

- La mayoría insiste en que todo rasgo es una adaptación; cosa que en la biología hace mucho que no es así.
- No todos dejan absolutamente de lado la cultura pero la mayoría sí.
- Tiende a justificar el “american way of life” como el biológicamente inevitable.
- Los costados más sensibles, o en todo caso movilizados, son proponer la violación y el homicidio como adaptaciones.

Pese a su “seleccionismo” a ultranza, pierde de vista la evolución prehumana; muchas de sus pretendidas adaptaciones, si lo son, deberían verse más frecuentemente en más especies.

A veces muestra una excesiva confianza en todo lo que dice, sin preguntarse por hipótesis alternativas.

Y tiene un frecuente “olvido” de ciertos autores; básicamente, Lorenz y Tinbergen.

Cuando propone el crimen como adaptación, no presta atención al ambiente social, con lo que no ve forma de “salirse” de eso.

Respecto del homicidio, los trabajos de Buss directamente lo confunden con predación. Es decir: todo lo que este autor afirma que existe porque evita ser asesinado, evita ser predado;

⁸² Lo que es coincidente con los cinco postulados básicos de la psicología evolucionista o darwiniana. El quinto, dice. Nuestro cráneo moderno encierra el cerebro de un cazadorrecolector.

⁸³ Campos, L. D. S., (2001). Diferencias de género em critérios de seleção de parceiros: uma análise de previsões da psicologia evolucionária. Anais de Etologia, XIX Congresso Brasileiro de Etologia. pp: 39. Analiza los avisos de busca de pareja publicados en la sección Classiline, de la Folha de Sao Paulo, desde marzo de 1997 a junio de 1999. Se seleccionan según orientación sexual del anunciante, y tipo de relación pretendida. Resultaron ser un total de 1000 nuncios (500 femeninos y 500 masculinos)

los efectos del homicidio que propone, son los de la victoria, con lo cual no es necesario matar para tenerlos. Y lo interesante, es que sugiere que el homicidio existe porque tiene esos beneficios.

La evolución prehumana es lado más flaco, al menos de Buss: los argumentos evolucionistas deben funcionar en toda forma de vida; ¿por qué no veo homicidio y violación, en las demás especies, en el grado que él propone?

La doble analogía cerebro/computadora – mente/software tiene problemas de tipo lógico. Sucede que ambos, hardware y software, se han construido para imitar la mente consciente humana.

Así que comparamos la mente con algo que imita a la mente consciente, según esa propia mente consciente.

Por otra parte, ¿cómo es posible que la cultura desarrolle valores opuestos a los evolutivos, si sólo la evolución biológica está operando? ¿Por qué, en la mayoría de las culturas, el homicidio y la violación son tenidos por moralmente reprobables.

Así que le queda, a esta disciplina, un largo camino por delante.

Medicina y 4T

Porque, previsiblemente, existe una medicina darwiniana, basada en un enfoque de lo que hoy es la medicina, desde la teoría de la evolución.

Se trata de dar una respuesta a la pregunta sobre el malfuncionamiento de los organismos⁸⁴.

Resulta que la teoría de la evolución está “armada” para dar cuenta de las adaptaciones, no de las malas funciones, con lo cual es difícil entender como las abordaría. Es decir: ¿por qué la depresión es tan común y la vida está, en general, tan llena de sufrimiento?. Si la selección natural es tan poderosa que puede delinear cuerpos tan perfectos en tantos aspectos, entonces ¿por qué están nuestros cuerpos tan llenos de fallas y diseñados de manera tal que nos hacen vulnerables a cientos de enfermedades?

Hay unas pocas explicaciones evolutivas para esto:

- Primero, que se trata de eventos azarosos, tan raros que no son “vistos” por la selección natural, y de cambios genéticos, que caen fuera de su dominio.
- Segundo, que hay problemas que surgen del hecho de que nuestros cuerpos no fueron diseñados de la nada, sino desde un linaje que nos remonta al primer ser vivo; algunas de las estructuras elaboradas en el camino, ahora resultan mal adaptativas.
- Tercero, la competencia entre organismos: mientras nuestros cuerpos se preparan a resistir, otros organismos se preparan a vulnerarnos.
- Cuarto, que existen equilibrios, negociaciones que hacen que ciertos rasgos no pueda desarrollarse más, sin comprometer a otros.

⁸⁴ Nesse & Williams, (1999). On Darwinian Medicine. *Life Science Research*, 3(1), 1- 17; 3(2), 79-91.

- Quinto, que la selección natural no nos preparó para nuestros actuales ambientes y estilos de vida.
- Y sexto, que ciertas variaciones que fueron sin consecuencia en el pasado, ahora causan enfermedades.

Este planteo teórico, conduce a toda una forma de diseñar la investigación⁸⁵.

Los autores (¡siempre los mismos!) proponen ocho puntos o distinciones de atención para los “doctores darwinianos”.

Comienzan con las 4T, y a partir de allí hacen su desarrollo.

- ¿Qué cosa califica con un rasgo? ¿Cómo sabemos / distinguimos si es algo formado por selección natural, o por algo más?
- ¿Por qué algunos individuos se enferman y otros no? Esto, como alternativa a una explicación de por qué los miembros de cierta especie son vulnerables a ciertas enfermedades.
- Distinguir entre manifestaciones de enfermedad que reflejan defectos, y manifestaciones que reflejan aspectos de la defensa del cuerpo a la enfermedad: la alucinación no es comparable con la fiebre.
- Distinguir entre explicaciones de una enfermedad, y aspectos de nuestro cuerpo que nos hacen vulnerables a ella. Este cambio en el foco, de la enfermedad en sí misma a la estructura corporal que la posibilita, es el que permite la medicina evolutiva.
- Distinguir entre los niveles a los que puede operar la selección, especialmente entre genes, individuos y grupos.
- Distinguir entre los modos en que la selección puede influenciar la frecuencia genética.
- Especificar cuidadosamente los sentidos de palabras que son utilizadas de forma diferente en campos diferentes. Tal como el caso de eficiencia, cuando hablamos de eficiencia reproductiva.
- Distinguir entre los posibles tipos de explicaciones evolutivas para la vulnerabilidad a enfermedades:
 - a. Defensa: lo que parece la enfermedad, es la defensa.
 - b. Conflictos con otros agentes que están en coevolución con el enfermo.
 - c. Nuevos aspectos del ambiente.
 - d. Estructuras genéticas que son dañinas sólo en un nuevo ambiente.
 - e. Equilibrios/negociaciones a nivel de genes.
 - f. Equilibrios/negociaciones a nivel de rasgos.
 - g. Patrones heredados y dependencia de esas vías.
 - h. Efectos al azar

⁸⁵ Neesse & Williams, (1999). Research designs that address evolutionary questions about medical disorders. In *Evolution in health and disease*, (pp. 16-23) editado por Stephn C. Stearns,

Analicemos esta última lista:

- a. Una adaptación pueden ser interpretada como un defecto, usualmente porque es una defensa. Fiebre, tos, dolor, vómitos, ansiedad y celos son ejemplos de esto. Malas regulaciones en las defensas usualmente resultan en enfermedades: desórdenes de ansiedad y depresión.
- b. Esto permite toda una serie de modos de investigarlas; recordemos que un paradigma provee no sólo modos de distinguir los problemas, sino de resolverlos. Así, si un rasgo es una defensa, entonces:
 - I. Diferencias individuales en la expresión del rasgo influyen en la protección que brinda:
 1. Defectos heredados
 2. Variaciones heredadas
 3. Extirpación quirúrgica
 4. Manipulación mediante drogas
 - II. La forma en que el rasgo se ajusta a su función suele seguir el esquema de las defensas.
 - III. Si hay subtipos de defensa, el sistema activa el subtipo correcto para la forma de la amenaza.
 - IV. Detalles de los mecanismos próximos del rasgo se ajustan a las expectativas que tenemos sobre su función.
 - V. Sus “parientes” filogenéticos tienen adaptaciones homólogas.
 - VI. Especies no emparentadas con problemas similares muestran soluciones análogas.
 - VII. Los mecanismos que regulan el rasgo, deben expresar el grado, clase y duración de la respuesta en forma apropiada.
 - VIII. Aparecen mecanismos que aumentan la sensibilidad del sistema de regulación en los individuos más expuestos.
 - IX. Los mecanismos próximos de regulación suelen ajustarse a los desafíos de la amenaza.
- c. Conflictos con otros organismos no sólo se refieren a patógenos; en psiquiatría serían de importancia los problemas emergentes del conflicto padres-crías que vimos antes. También el ambiente social puede producir una “carrera armamentista” creando diseños muy intrincados y frágiles, incluso delineando la tendencia humana a conflictos mentales y psicopatologías.
- d. El desajuste entre nosotros y nuevos aspectos del ambiente puede ser otra fuente de lo que llamamos enfermedad. Las enfermedades resultantes pueden ser aterosclerosis, cáncer de mama, abuso de sustancias y, desórdenes alimentarios, y, tal vez, depre-

sión. Si esto ocurre –si nuestro cuerpo está reaccionando a nuevos aspectos del ambiente, entonces:

- I. Los grupos más expuestos al factor nuevo deben presentar más la patología
 - II. Debe ser más prevalente en medios nuevos que en medios ancestrales
 - III. En los grupos, los individuos más expuestos deben presentar más el desorden
 - IV. Debe ser posible demostrar los mecanismos proximales que lo producen
- e. Estas enfermedades ligadas al ambiente deben presentar variación debida a diferentes grados de exposición, y variación genética. No tiene sentido llamar a estas variaciones “defectos” porque están causando problemas en los últimos cientos de años. Si alguna enfermedad resulta de este tipo de “defecto” genético, entonces:
- I. Individuos con el alelo responsable tienen vidas normales en el ambiente ancestral, y con desventajas en el nuevo.
 - II. En los que tienen el alelo responsable, la expresión de la enfermedad es proporcional a la exposición al factor nuevo.
 - III. Individuos sin el alelo, tienen fenotipos normales en ambos ambientes.
- f. Algunos individuos tienen alelos que les dan ciertas ventajas, pero a costo de aumentar la vulnerabilidad a ciertas enfermedades. Tal vez la manía depresiva sea uno de estos casos. Si esto es así, entonces:
- I. Debe ser posible identificar el beneficio específico asociado a la desventaja.
 - II. Individuos con el gen deben tener un eficiencia inclusiva neta mayor que los que no lo tienen.
 - III. El mecanismo por el que el gen confiere la ventaja debe ser explicable
 - IV. Puede haber interacciones a nivel de rasgos complejos. Esto aplica a cada rasgo en cada organismo y ayuda a explicar por qué casi todo lo que puede funcionar mal en un cuerpo, en algún momento funciona mal.
- g. Restricciones históricas que resultan de dependencia entre las estructuras.
- h. Efectos al azar del conjunto de genes en procesos de desarrollo pueden producir enfermedades. Pueden explicar enfermedades muy raras.

Estas ocho categorías, clarifican las hipótesis sobre las distintas formas en que la selección natural puede explicar la vulnerabilidad a enfermedades.

La cuatros preguntas y la etología aplicada

Duncan realiza una revisión de las tres primeras preguntas en el marco de la propuesta de Wood-Gush.⁸⁶

Esta publicación es un homenaje a Wood-Gush y se debe a que, según Duncan, en el campo de la etología aplicada nadie estuvo más interesado en las 4T que este autor.

En esta publicación, pasa revista a los logros de la etología aplicada en el campo de las cuatro preguntas.

Primero, aborda la ontogenia. En los primeros días de la etología aplicada, los estudios ontogénicos se veían como una extensión natural de las investigaciones en crecimiento y desarrollo. De allí que la etología aplicada tenga un buen historial en ellos.

Menciona aquí, por ejemplo, que las cerdas que son cortejadas por el macho tienen una tasa de concepción más alta tras la inseminación artificial, que las que no han sido expuestas a un macho.

Las mayores innovaciones que afectaron el ambiente social de varios animales de granja fueron introducidas rápidamente. Por ejemplo, hay una tendencia en las vacas de ordeño a ser mantenidas en manadas de varios cientos de animales, y a alojar en grandes grupos a cerdos y gallinas. Se deberían investigar las condiciones de crianza que llevan a la habilidad social apropiada para vivir en grandes grupos.

El término función tiene distintos matices de sentido. Cuando los biólogos dicen que un acto de comportamiento es funcional, están diciendo que aumenta la eficiencia evolutiva. Sin embargo, cada acto tiene muchas consecuencias, algunas deletéreas, otras neutras, y otras beneficiosas para el éxito reproductivo, y “función” es también usado para describir las consecuencias beneficiosas. Además, la función final puede ser alcanzada mediante una larga cadena de eventos que siguen al comportamiento en cuestión. Algunas de las consecuencias beneficiosas inmediatas en el segundo, y más débil, sentido, pueden ser precedidas por varios eslabones en la cadena, hasta llegar a la función última- el éxito reproductivo de un individuo y su linaje. También, debe recordarse que una secuencia comportamental es adaptativa sólo si sus consecuencias benéficas sobrepasan a sus consecuencias deletéreas.

Un segundo aspecto es que la distinción entre función y filogenia era muy distinta 50 años atrás que ahora. Ambas se refieren a cuestiones evolutivas, y es inevitable que se solapen. El autor las considera por separado, porque la división es ampliamente artificial.

Estudiosos de comportamiento, ecología y genética llegaron a la idea de que para entender cómo la acción de un organismo afecta su eficiencia, el organismo como entidad debe ser explicado.

⁸⁶ Duncan, I. J. (1995). DGM Wood-Gush Memorial Lecture: An applied ethologist looks at the question “Why?” Applied Animal Behaviour Science, 44(2-4), 205-217.

A pesar de las dificultades de probar que algo es una función, (en el sentido estricto del término, en contraste con “consecuencia benéfica”), y frente a otras críticas teóricas, el abordaje funcional ha sido fértil en hipótesis que predicen secuencias de comportamiento que comparar con el comportamiento real.

El enfoque funcional asume que el comportamiento ha evolucionado en respuesta a la selección natural. Postulando fuerzas selectivas (predación, competencia por pareja, entrada limitada de energía) podemos formular hipótesis y predicciones sobre el comportamiento. El problema es que la selección artificial ha resultado en clases de animales domésticos que, para cualquier medición, tienen eficiencia extremadamente baja.

Por ejemplo, los modernos tipos de pavo tienen una conformación que impide la reproducción natural; el éxito reproductivo depende de la inseminación artificial. Modernas líneas de gallinas ponedoras no se ponen cluecas, es decir, no incuban; debe incubarse artificialmente la nidada. En estos casos, la selección para crecimiento y apetito, ha resultado en animales que no se reproducen.

Para muchos animales de granja, sólo los reproductores dejan descendencia. ¿Tiene sentido hablar de eficiencia en estos casos?

El tema de la filogenia ofrece un escollo especial: en el ambiente de las investigaciones de producción, raramente se emplea la evolución como teoría de referencia.

Un antropólogo examinó la evidencia de la asociación temprana perro-humano, y concluyó que la domesticación, normalmente considerada una innovación humana, puede ser descrita como un proceso evolutivo.

El último es el tópico de la motivación. Los modelos de motivación normalmente se clasifican según la dicotomía homeostáticos / no homeostáticos, priming/regulación, o apetitivo/consumatorio.

Hay una gran necesidad de más estudios sobre los estados de sufrimiento en los animales domésticos, actualmente en un fuerte desarrollo, formando el campo de la sentiencia animal. Un buen punto de partida ha sido investigar los estados de frustración, miedo y dolor, pero queda mucho por hacer. ¿Y qué acerca de otros estados de sufrimiento? ¿Puede un animal sufrir tristeza, soledad y aburrimiento?

Debemos también considerar estudios de los estados emocionales positivos, ya que está emergiendo la visión de que el bienestar puede ser algo más que la ausencia de sufrimiento.

El autor sugiere investigar cognición, si bien opina que lo que importa es lo que los animales sienten, que es un proceso cognitivo rudimentario.

El trabajo de Marler en el efecto de audiencia sugiere que las señales, una vez emitidas por procesos casi reflejos en presencia de un estímulo, pueden, de hecho, ser modificadas en función de la audiencia presente.

La segunda área es de desarrollo tecnológico. Por ejemplo, el uso de imágenes de video como estímulos, en estudios de comportamiento.

La tercera área de interés para la etología aplicada, son las habilidades de tipo uso de lenguaje de los animales.

Los cerdos son mejores que los perros para aprender acerca de objetos. Los perros, mejores que los cerdos para aprender las voces de mando, mientras que los cerdos aprenden mejor los gestos de mando. Los cerdos son más adaptables que los perros cuando las “reglas” cambian, y son menos fáciles de distraer de las tareas que están haciendo. Se ha sugerido también que los cerdos son muy inteligentes, y estos estudios confirman eso.

Las rutas más prometedoras para el futuro parecen ser:

1. Enfoques que integran el comportamiento y la fisiología, en especial neurofisiológicas.
2. Usar tecnologías modernas, en especial video.
3. Tomar en cuenta centralmente la idea de la etología cognitiva como una disciplina investigable y la única disciplina que puede contestar las preguntas más importantes sobre bienestar. Efectos en la supervivencia y la reproducción.

La posibilidad de una nueva pregunta o la quinta T

Retomando la propuesta de Mayr acerca que la biología evolucionista parece ser parsimoniosa, y no responder al esquema ciencia normal-crisis-cambio de paradigma que explicaría el desarrollo de las demás disciplinas, surge una (para nosotros) interesante posibilidad.

Se puede decir que tiene una implicación sumamente motivadora: la etología podría cambiar, sin ser otra. Entre otras formas de cambio, podríamos elaborar una nueva pregunta que la expandiera, sin que deje de ser reconocida como tal.

Esta pregunta debería mantener con las anteriores la misma relación que estas mantienen entre sí, y las respuestas que se le dieran, deberían ser alcanzables por los métodos que utilizamos hasta la fecha. O por nuevos métodos que, tal vez, o sin tal vez, también pudieran emplearse con las otras cuatro.

Una quinta pregunta, cualquiera sea, debe orientar las investigaciones en las otras cuatro, y ser orientada por respuestas a las otras cuatro, y nuestros métodos de investigación tienen que ser capaces de abordar las posibles respuestas obtenidas.

La difusión masiva de la problemática del bienestar animal, del cambio que implica en la caracterización de qué cosa es un animal, parece abrir el horizonte a este crecimiento y expansión de la etología, sin que deje de ser tal.

El problema es que por tratarse de un entramado conceptual que funciona a manera de paradigma, si las 4T no cambian, entonces estamos construyendo más de lo mismo todo el tiempo. Entonces, si estamos equivocados... estamos muy equivocados.

¿Pero es esto así?

Las 4T no aparecieron de la nada tal como son ahora: hubo una época en que se las formuló diferente, incluso en las que se propuso que no eran (necesariamente) cuatro: veamos, por ejemplo, lo desarrollado por Dewsbury en 1999⁸⁷.

Este autor, expone que Tinbergen propone que la completa comprensión de patrones de comportamiento implica información sobre esas cuatro áreas de problemas.

Kortland (1940, carta personal Dewsbury) diferencia cinco aspectos o temas en etología:

- Forma (en espacio y tiempo)
- Función
- Ontogenia
- Filogenia

Mayr incluye cuatro tipos de causas:

- Ecológica
- Genética
- Fisiológica intrínseca
- Fisiológica extrínseca

Algunos autores trataron los problemas como una jerarquía, implicando que uno es más alto que otro. Otros, prefieren tratarlos como complementarios con valor en los contextos del dominio de cada uno.

A modo de resumen de los diferentes abordajes.

Referencia	Nombre	Causación	Ontogenia	Valor de supervivencia	Evolución
Huxley (1942)	Aspectos del hecho biológico	Mecánica fisiológica	-	Adaptativo-funcional	Histórico
Hinde (1959)	Por qué	Causal	-	Funcional	Histórico
<i>Tinbergen (1963)</i>	<i>Problemas</i>	<i>Causación</i>	<i>Ontogenia</i>	<i>Valor de supervivencia</i>	<i>Evolución</i>
Beer (1963/4)	-	Causas próximas	-	Utilidad biológica	Filogenia
Hailman (1964)	Causas y orígenes	2: causación/control & fisiológica-mecánica	Historia del desarrollo	Función biológica/ ventaja selectiva	Historia evolutiva

⁸⁷ Dewsbury, (1999). The proximate and the ultimate: past, present, and future. Behavioural Processes, 46,189-199

Hinde (1966)	Clases principales de problemas	Análisis causal	Ontogenia	Consecuencias de la actividad	-
Burghardt (1973)	-	Control (causas)	Ontogenia	Función	Evolución
Alcock (1975)	Preguntas	Causas inmediatas o próximas	Bases genéticas y de desarrollo	Función o significancia ecológica	Historia evolutiva
Hailman (1976 ^a)	Determinantes comportamentales/clases de modelos	Control dinámico	Desarrollo ontogenético	Función adaptativa	Origen filogenético
Dewsbury (1978)	Preguntas	Causación inmediata	Desarrollo	Función	Evolución
Lehner (1979)	Áreas de estudio	Control (causas)	Ontogenia	Función	Filogenia (evolución)
Hailman (1982)	Clases de determinantes comportamentales	Control	Ontgenia	Perpetuación	Filogenia
Sherman (1988)	Niveles de análisis	Mecanismos	Procesos ontogenéticos	Consecuencias funcionales	Orígenes evolutivos

Mientras que el problema de la historia evolutiva y el significado adaptativo tienen en común tratar con eventos que trascienden la vida de los individuos, su historia evolutiva y de desarrollo comparten las características de requerir un análisis histórico del comportamiento involucrado. Dewsbury sugiere que es un error agrupar los problemas según una propiedad, ignorando las otras. Propone luego un nuevo esquema organizacional:

Génesis

 Evolución

 Herencia cultural

 Desarrollo

Control

 Externo

 Interno

Consecuencias

Para el individuo

Para el ambiente

Para la reproducción diferencial

Si bien al autor aún le gusta esa clasificación, no ha sido aceptada.

En el Encuentro Anual de Etología de Alfenas, 2010, en su ponencia⁸⁸, Jerry Hogan comentó que una quinta pregunta podía interpelar las estructuras; pero lo cierto, dicho por el propio Hogan inmediatamente a continuación, es que Tinbergen ya las había considerado.

Entonces, el cambio es posible, o por lo menos, lo fue antes.

Por otro lado, esas 4T fueron dando cuenta del objeto de estudio, y desde Kuhn y Lákatos sabemos que ese “dar cuenta” puede llevar a la acumulación de anomalías, o a la aparición de novedades metodológicas, que provoquen una crisis.

Y desde Mayr⁸⁹ tenemos la propuesta de que esto no ha ocurrido con la biología evolutiva...

¿Nos han conducido las 4T a alguna situación que requiera una 5T para ser resuelta (es decir, remitida a ese marco teórico)?

¿Es posible que esto suceda alguna vez?

Más aún ¿es deseable?⁹⁰

No se trata de perseguir la novedad por la novedad en sí: en este tiempo que llevamos operando científicamente en/desde/hacia las 4T, más allá de las anomalías que puedan haberse acumulado, se han acumulado “normalidades”, y la pregunta es: desde esas normalidades, ¿avizoramos nuevos temas, que sigan siendo “etológicos”?

Eso es otro efecto de la mecánica de Kuhn y Lákatos: la aparición no de anomalías, sino de nuevos escenarios, nuevos objetos, o nuevos métodos que lleven a nuevos escenarios y nuevos objetos, que requieran nuevos conceptos, derivados (o no) de los anteriores.

Imposible seguir, sin recordar el pequeño problema que tenemos con nuestro objeto de estudio parece no haber acuerdo ni en las definiciones ni en los casos de lo que llamamos “comportamiento”.

¿Pero cómo debería ser una nueva pregunta?

Los tipos de preguntas no están separados. Ya hicimos referencia a esto cuando revisamos la publicación de Curio (1994).

⁸⁸ Hogan, J. (2010). Tinbergen's four questions and the causation of behavior. XXVIII EAE, Alfenas.

⁸⁹ Mayr, E. (1998). Así es la biología, Madrid, España. Debate / Pensamiento, Editorial Debate S.A.,.

⁹⁰ Lo que sigue, fue en parte desarrollado en el simposio:

H. R. Ferrari (noviembre, 2014) Las cuatro preguntas de Tinbergen como paradigma dinámico (Las preguntas también son armas cargadas de futuro) En M. Hrcir., La quinta pregunta, coordinador H. R. Ferrari, XXXII Encuentro Anual de Etología "SENTINDO O FUTURO". Mossoró-RN, Brasil

Entonces, una nueva (quinta) pregunta, debería insertarse en estas cuatro, manteniendo esta sinérgida de mutuas re orientaciones. Será una 5T, sólo si logra integrarse.

Aceptado que la pregunta o será causal, o será funcional.

Podría (tal vez) haber preguntas de un tercer tipo, ni causal ni funcional pero en ese caso, probablemente, sí se trataría de un cambio de paradigma, y no de una extensión/expansión.

Una forma de saber si es “parte del equipo” es que su respuesta no conteste ninguna de las otras y que, a su vez, se complemente con los estudios generados desde las otras.

Es decir: que no sea reducible a ninguna de las otras cuatro, y que se complemente con ellas.

A modo de ejercicio, veamos como operaría esta evaluación en una (posible) nueva pregunta causal.

Ahora que el entusiasmo desmedido por el bienestar animal parece remitir aunque sea un poco, podemos ver que esas aguas, al retirarse, nos han dejado un énfasis en los aspectos individuales.

Es decir, en las características específicas de este individuo determinado, en estas circunstancias determinadas. De hecho, en los congresos, cada vez más son los tiempos dedicados a tópicos que tienen la palabra “personalidad”, o un equivalente, en su enunciación.

Definamos aquí el punto de vista del individuo entendido no como una vivencia subjetiva, sino como la evaluación de recursos y situaciones desde la situación específica de cada individuo.

Por supuesto, puede existir, o no, una vivencia subjetiva.

Un ejemplo podemos encontrarlo en el agonismo: se combate no por el valor “objetivo” del recurso (calorías, posible número de hijos, espacio métrico) ni teniendo en cuenta la capacidad propia y ajena de combate (edad, peso) sino por el significado del recurso en la historia de ese individuo (tiempo desde la última ingesta, descendencia tenida hasta la fecha) y por la evaluación de esa capacidad (efectos del ganador y del perdedor, por ejemplo), sin descontar ciertas contingencias históricas (gustos moldeados por los padres).

Una de las autoras nucleares en la problemática del Bienestar Animal hace una excelente exposición de esta postura⁹¹.

El valor primario de una aproximación basada en el sujeto, cree la autora, es que apunta a un nivel de organización comportamental que no puede ser fragmentado en factores causales subyacente, pero que puede ser visto como fundamental para explicar.

La noción de agencia, tal como la emplea ella, se basa en que en observaciones espontáneas y no premeditadas de animales, no vemos comportamientos, sobre todo, vemos “comportamentadores” (behave), un agente dinámico. No vemos solamente sentarse, caminar, o lamerse, es el animal el que camina con sus patas o se lame con su lengua.

Este enfoque puede plantearse en términos de teoría de sistemas, más exactamente, de sistemas autopoyéticos⁹².

⁹¹ Wemelsfelder, F. (1997). The scientific validity of subjective concepts in models of animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 53, 75-88

⁹² Di paolo E. A., (2005). Autopoiesis, adaptivity, teleology, agency. *Phenomenology and the cognitive sciences*, 4, 429-452.

Para Wemelsfelder, es justificado afirmar que los animales son generadores y evaluadores de su propio comportamiento. Los mismos conceptos de monitoreo, toma de decisiones y elección, implican que los animales no solo existen como elementos de cadenas reactivas causales complejas, sino que son capaces de evaluar estas cadenas y dirigir su curso, mediante procesos de atención.

El paso radical, es reconocer que esta habilidad hace a los animales sujetos, cuyo comportamiento no puede ser totalmente entendido dentro del marco conceptual mecanicista. Son percibidos como agentes, es decir, evaluadores de su propio comportamiento.

Propone que la descripción basada en sujetos no puede ser reemplazada por la mecanicista. Refleja la naturaleza voluntaria del comportamiento y por lo tanto juega un papel indispensable en la explicación del comportamiento.

El concepto propuesto de agencia sugiere una relación intrínseca e inmediatamente dada entre la perspectiva subjetiva de un animal y la forma dinámica en que atiende a, e interactúa con, su entorno.

La idea que propone y desarrolla es abordar la conducta desde el “animal completo”⁹³.

En este enfoque, los observadores recolectan cómo los individuos se han comportado en períodos previos, y sumarizan el estilo de comportamiento de estos animales, como, por ejemplo, “valiente/tímido”, o “amigable/hostil”. Esta calificación define “rasgos” (traits) de una o más dimensiones de temperamento o personalidad, lo que en su momento son vistas como “predisposiciones”, para ciertos estilos de respuestas.

Esta “amistosidad” no es primariamente vista como fenómenos comportamentales concretos presentes en forma inmediata en la observación, sino más bien como “variables abstractas” intervinientes en las causas mecanicistas de los comportamientos.

Los autores sugieren que la estimación cualitativa del comportamiento⁹⁴ puede tener fundamentos observacionales (por lo tanto, empíricos) más fuertes de lo que usualmente se reconoce, y pueden ser una importante potencial y aún no explorada herramienta integrativa de medición del bienestar.

Sumarizando aspectos del estilo de comportamiento de un animal, describimos los comportamientos como procesos de expresión, no sólo como abstracciones retrospectivas, sino en la observación directa de un animal en cualquier momento dado en el tiempo.

No nos detendremos aquí a analizar esta “perspectiva subjetiva”, a qué tipo de subjetividades hace referencia⁹⁵. Sólo tomaremos la (posible) existencia de una perspectiva, es decir, de una evaluación/valoración de la relación individuo-entorno que sólo es posible desde ese sujeto concreto. Esa perspectiva, a la que llamaremos el punto de vista, es la que utilizaremos aquí

⁹³ Wemelsfelder, Hunter, Mendl & Lawrence. (2001). Assessing the ‘whole animal’: a free choice profiling approach. *Animal Behaviour*, 62, 209-220

⁹⁴ Wemelsfelder, Hunter, Mendl & Lawrence, (2000). The spontaneous qualitative assessment of behavioural expressions in pig: first explorations of a novel methodology for integrative animal welfare measurement. *Applied Animal Behaviour Science*, 67, 193-215

⁹⁵ De todas maneras, ya hemos iniciado ese análisis, y presentado resultados:

Ferrari, H.R. (noviembre 2016) Métodos cualitativos para la evaluación del comportamiento: una mirada a las consecuencias teóricas de una elección metodológica. En Prof. Dr. Mateus José Rodrigues, Métodos Qualitativos no Estudo do Comportamento. XXXIV Encontro Anual de Etologia, Jaboticabal, Brasil.

para ensayar cómo evaluar una (otra) explicación de por qué la conducta de ese individuo es así y no de otra forma.

Planteado así, no es etología; se refiere a individuos, no a poblaciones, o especies. Está más cerca de la medicina veterinaria.

Entonces, sugeriremos que hay tipos de puntos de vista (el efecto del ganador, el efecto del perdedor⁹⁶, el sesgo cognitivo⁹⁷, como ejemplo) que nos permiten entender mejor la estructura del comportamiento.

Estos “puntos de vista”, por lo general, son cualquier cosa, menos fáciles de investigar. En algunos casos, requieren diseños observacionales sumamente sofisticados⁹⁸ y suscitan polémicas sumamente enconadas.

Podemos estudiar estos fenómenos desde los mecanismos que los producen (aprendizaje, cognición) y encontraremos explicaciones; lo que sugerimos aquí, es que la explicación es más acabada cuando la construimos teniendo en cuenta la operación de ese mecanismo en ese (tipo de) individuo(s) específico(s) y determinado(s), y no en otro(s).

Así, este “punto de vista” centrado en el sujeto, nos llevaría a una (posible) 5T: ¿Por qué ocurre este comportamiento, desde el tipo de perspectiva del individuo que lo realiza?

Está claro que esta 5T es distinta de la que refiere a la filogenia, a la fisiología y a los efectos en la supervivencia y la reproducción.

¿Lo es de la que remite a la ontogenia?

En este ejercicio, el “punto de vista” es función de la historia, en sí mismo es histórico. ¿No puede entenderse esta historia como parte de la ontogenia?

¿Qué entenderemos aquí por ontogenia?

Anteriormente se conceptualizó el tema utilizando la publicación de Stamps, (2003) op. cit. El autor se basa en la definición que Tinbergen de ontogenia, define rasgo, síndrome de rasgos y norma de reacción y neofenotipo.

Teniendo en cuenta todo esto, podemos afirmar que el “punto de vista” no es un rasgo, ni un síndrome de rasgos, ni un neofenotipo: es la forma en que estos tres elementos (siempre los mismos) se expresan en los individuos (siempre diferentes) en determinados ambientes. Es la evaluación de la situación que el individuo realiza.

Hogan⁹⁹ propone que se trata de efectos a largo plazo en el curso de la vida de un individuo.

El “punto de vista” tampoco sería un cambio a largo plazo.

Así, no sería una manera distinta de nombrar a la pregunta sobre ontogenia.

Aceptemos inicialmente (más que nada para poder seguir adelante con este ejercicio) que los procesos involucrados en esa evolución pueden ser explicados en términos ontogenéticos

⁹⁶ Chase, I. D., Bartolomeo, C., y Dugatkin, L. A. (1994). Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning? *Animal Behaviour*, 48, 393-400.

⁹⁷ Mendl, M., Burman, O. H., Parker, R. M., & Paul, E. S. (2009). Cognitive bias as an indicator of animal emotion and welfare: emerging evidence and underlying mechanisms. *Applied Animal Behaviour Science*, 118(3), 161-181.

⁹⁸ Hare, Brian; Call, Josep; Tomasello, Michael, (2011). Do chimpanzees know what conspecifics know? *Animal Behaviour*, 61, 139-151

⁹⁹ Hogan, J. A. (2015). A framework for the study of behavior. *Behavioural processes*, 117, 105-113.

(como un brazo) pero que el uso de esos procesos responde a una dinámica diferente (como el uso del brazo al nadar, o al caminar).

¿Qué condiciones debe reunir esta pregunta para ser parte del sistema que usamos como paradigma en la Etología? ¿Cómo orienta las investigaciones que se producen desde las otras preguntas?

Primero, la referida a efectos.

¿En qué situaciones sería ventajosa la existencia de un “punto de vista”?

Snell-Rood¹⁰⁰, en su análisis de las causas y consecuencias de la plasticidad comportamental, menciona que la literatura sobre el tema ha mostrado que uno de los más importantes factores selectivos para ella es la variación ambiental, en particular la variación de grano grueso; esto se refiere a situaciones donde el medio ambiente varía entre generaciones, pero permanece relativamente constante dentro de generaciones.

La variación de grano fino, donde el medio ambiente varía dentro de la vida de un individuo, debe seleccionar para una plasticidad fenotípica reversible, para evitar desajustes costosos. En el caso del comportamiento, la plasticidad conductual elevada se debe favorecer en la variación ambiental de grano fino, de forma tal que diferentes comportamientos se expresen en los diferentes ambientes encontrados por un individuo. La variación ambiental de grano fino debe ser particularmente alta en especies de vida larga, que encuentran múltiples entornos durante su vida. Dicha variación será pronunciada también en especies no inmigratorias, sin diapausa o hibernación.

El análisis de este autor se refiere a las estructuras de aprendizaje; pero aquí puede servirnos como punto de partida para identificar en qué circunstancias, que ahora no serán sólo ambientales, sino histórico ambientales, un “punto de vista” tendrá efectos en la supervivencia y la reproducción.

Desde todo lo propuesto aquí, se trataría de circunstancias de variaciones de grano fino, en las que esas variaciones que ocurren en la vida del individuo, aunque sean las mismas (o muy similares) deben acoplar con un individuo que *también* ha variado, y por lo tanto, ser reconsideradas en cada caso, a partir de incorporar esas variaciones del agente en el esquema. Entonces, en principio, esta 5T, que hemos considerado agrupada en las causales, orienta la investigación de las preguntas sobre los efectos.

Respecto de los mecanismos, una vez determinada la forma en que media/causa/influencia una conducta este “punto de vista”, se pueden buscar, por ejemplo, las estructuras nerviosas y las influencias hormonales que intervienen.

La ontogenia, a su vez, nos da cuenta de los distintos estadios de maduración que actúan a manera de “telón de fondo”, de sobredeterminación del punto de vista del individuo. La evalua-

¹⁰⁰ Snell-Rood, (2013). An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour*, 85, 1004-1011.

ción de las variaciones, la propia variación individual, serán diferentes según en qué estadio del desarrollo ocurran. Cambios en los tipos de punto de vista asociados a la edad, apuntarían a cambios en el desarrollo.

En el caso de la filogenia, más exactamente, de la explicación filogenética de la conducta, una explicación en términos de “punto de vista” orienta la búsqueda en varias direcciones: la evolución de ese tipo de punto de vista, y de qué manera se podría volver una EEE.

Si bien la propuesta de Curio (op. cit.) es que la complementariedad se da entre funciones y causas, podemos extenderla entre las cuatro preguntas.

Un detalle más: el punto de vista, si lo aceptamos como conducta, hace referencia a un estadio del acoplamiento individuo – entorno, en un extremo de una gradación. Mientras que la filogenia da cuenta de aquellos aspectos del acoplamiento del individuo que se explican por la historia de su especie, la ontogenia, explica como esos aspectos se van constituyendo en la vida del individuo; y el tipo de “punto de vista” da cuenta de cómo esos aspectos, una vez constituidos, se articulan con el entorno efectivo en que el individuo está existiendo, en ese momento.

Este tipo de pregunta ¿se puede responder con los métodos específicos de la etología?

Por un lado, el etograma es utilizable para establecer el objeto de estudio: las conductas cuyas frecuencias y escenarios de aparición queremos explicar vía esta 5T.

Los experimentos (strictu sensu y natural) también pueden abordar esta propuesta: tomando el punto de vista, elegimos qué podemos manipular, como variable independiente.

El origen de esta 5T (los desarrollos referidos al bienestar animal) nos habilitan a emplear otras metodologías, específicas de esta problemática: los métodos propuestos inicialmente por Welmesfelder y colaboradores^{101 102}, y sus posibles modificaciones.

De hecho, muchas de las palabras que los observadores no entrenados usan para “sumarizar” la conducta, hacen referencia directa o diferida al “punto de vista” (confiado, temeroso) del animal observado.

Construyamos ahora un contra ejemplo. En el XXVII EAE, en 2009, presentamos en el marco de una conferencia¹⁰³, una pregunta que podemos formularnos respecto del comportamiento.

La idea es que el conjunto de futuras transiciones posibles entre comportamientos, al que denominamos paisaje transicional, era afectado por las conductas efectivamente realizadas, de manera que ese paisaje se enriquecía (un futuro con más transiciones entre conductas posibles) o se empobrecía (un futuro con menos transiciones entre conductas posibles). Es decir: ¿Cómo influencia cada acto las posibilidades de otros actos, en el futuro?

No repondremos aquí esa propuesta; sólo tomaremos la pregunta para ensayar el esquema diseñado antes.

¹⁰¹ Welmesfelder et al, (2000). The spontaneous qualitative assessment of behavioural expressions in pig: first explorations of a novel methodology for integrative animal welfare measurement. *Applied Animal Behaviour Science*, 67, 193-215

¹⁰² Welmesfelder, Hunter, Mendi & Lawrence, (2001); Assessing the ‘whole animal’: a free choice profiling approach, *Animal Behaviour*, 62(2), 209-220

¹⁰³ Ferrari, H. R. (noviembre, 2009). Teoría de Evolución y Bienestar Animal. Conferencia. En XXVII Encontro Anual de Etología. Bonito, MS, Brasil.

¿Cómo interactúa con las otras cuatro preguntas?

Respecto de los efectos en la supervivencia y la reproducción, se produce una cierta superposición: conductas que fracasan en garantizar la supervivencia, están reduciendo a nada el horizonte transicional. Sin embargo, para conductas que sí la garantizan, nada puede decirse de las posibilidades que se abren, y una misma conducta, con un mismo efecto en la supervivencia y la reproducción, en distintas circunstancias puede llevar a distintos paisajes transicionales. En principio, entonces, y suponiendo que estimo el grado de complejidad del paisaje transicional, en los casos de gran reducción, puede orientar qué buscar en los efectos de una conducta.

En el caso de los mecanismos de regulación (fisiología) estos actúan con mecanismos probabilísticos, no de posibilidad; por lo tanto, una respuesta sobre las posibilidades, sólo orientaría la búsqueda en el caso que la conducta produzca una alteración tal en el sistema que torne imposibles ciertas conductas.

En lo que se refiere a la ontogenia, la “maduración de la maquinaria comportamental” se haría con independencia de los cambios en el paisaje transicional, y una respuesta sobre estos cambios difícilmente oriente una búsqueda en este aspecto.

Con la filogenia, la única manera de que cambios en el paisaje transicional orienten la formulación de hipótesis específicas respecto de la evolución, sería suponer que hay una presión de selección hacia lo que produce paisajes transicionales más ricos y más complejos; y si bien una propuesta así es tentadora, es, en sí misma, un cambio de paradigma.

¿Qué pasa con los métodos?

Como el paisaje transicional habla de posibilidades y no de probabilidades ni de realizaciones efectivas, ninguno de los métodos puede abordarlo. Estos miden lo que ocurre, y una vez medido, establecen probabilidades; no posibilidades.

Así, para esta pregunta, tanto la relación con las otras, como su potencial abordaje metodológico, la descalifican como candidata a ampliar el esquema.

¿Qué nos queda de todo esto?

Que tenemos una forma de rechazar una postulante a 5T; si no articula con las otras, o no puede ser respondida en un número finito de pasos con la metodología de la disciplina.

Que sabemos cómo construirla para que sea parte del sistema.

Y, proponemos aquí, que la necesitamos. ¿Cómo es que llegamos a esta conclusión?

Tomemos una versión “suave” de nuestras 4T: démoslas como orientando la búsqueda de las causas en tres escalas de tiempo, y los efectos en una.

Y llevémoslas sobre la etología.

En el equivalente de nuestra *filogenia*, ha ocurrido el equivalente de un cambio evolutivo: el bienestar animal, no importa cuánto de él quede vigente, ha cambiado la forma de ver a los

animales. Los actuales desarrollos sobre cognición, sentiencia¹⁰⁴ y psicobiología¹⁰⁵ pueden estar brindándonos un escenario similar.

En términos de *ontogenia*, la maduración del aparato conductual de la etología, entendido como lo que regula nuestras metodologías, puede ser guiado, co construído al interior de la comunidad, mediante sus actividades específicas: encuentros, publicaciones... libros de cátedra.

Para los *mecanismos de regulación*, ya hemos entendido que ciencia es cultura, cultura adjetivada, y por lo tanto le valen las mismas consideraciones que a todas las culturas: estructuras vivas y cambiantes.

Respectos de los *efectos* (en el equivalente social/cultural de supervivencia y reproducción) una quinta pregunta permitiría expandir el campo, no sólo construyendo de manera diferente el objeto de estudio, sino habilitando la exploración de nuevas metodologías.

Y si ahora preguntamos por la 5T, pues el punto de vista del actor (en este caso, nosotros) implica salirnos de una ciencia abstracta, general, regulatoria, para constituirnos, por fin, en una ciencia situada, no en un aquí y ahora generalizado e impersonal, sino en nuestro aquí y ahora.

A modo de conclusión

¿Son las 4T una "navaja del ejército suizo"? ¿Una especie de sistema todo terreno para la investigación de fenómenos que involucren conducta de algún tipo, en algún momento?

¿Qué tan lejos podemos llegar con ellas?

¿Vale la pena aferrarnos a semejante esquema/paradigma?

La primera pregunta ilumina la tentación de aferrarnos a marcos teóricos pequeños, claros, concisos, que permiten generar respuestas desde ellos. Conlleva el riesgo de fortificar más y más las hipótesis centrales a fuerza de rodearlas de hipótesis protectivas, hasta que dejen de ser contrastables.

Pero en principio, parecería que este enfoque, en cuanto enfoque biológico de la conducta, sí nos permite dar cuenta de mucho de lo que vemos cuando las organizaciones vivientes "hacen" conducta.

Lo segundo parece ser un problema de historia de las ciencias.

El actual "desborde" de las 4T hacia la medicina y la psicología, su posible articulación con la antropología, nos ofrecen la posibilidad de otro "efecto": la unificación-interconexión-articulación de campos que se consideran disjuntos. El enfoque, tal vez no necesariamente su implementación a través de las 4T, aparece como el área de conexión.

El tercer interrogante, en cambio, no tiene respuesta.

¹⁰⁴ Corte Cortazzo, S. (noviembre, 2014) Las 4 patas de Tinbergen: una base sólida para entender el comportamiento", En Simposio La quinta pregunta, coordinador H. R. Ferrari, XXXII Encontro Anual de Etologia "SENTINDO O FUTURO". Mossoró-RN, Brasil.

¹⁰⁵ Arrilton Araujo. (noviembre, 2014) Psicobiologia na UFRN... e o Nikolaas Tinbergen com isso? En M. Hrcir., La quinta pregunta, coordinador H. R. Ferrari, XXXII Encontro Anual de Etologia "SENTINDO O FUTURO". Mossoró-RN, Brasil.

Un paradigma es un conjunto de herramientas, y como tal, su uso depende de las intenciones de quien echa mano a ellas. "Aferrarnos" a este paradigma es una cuestión de decisión, no de verdad o destino.

Lo que queramos hacer, decide si las empleamos, o no.

Y creo que está bastante claro qué elegimos nosotros.

Ferrari, Héctor R.

Las cuatro preguntas de Tinbergen: un marco teórico y procedimental para el estudio del comportamiento / Héctor R. Ferrari; Laura Cecilia Lázaro; Carolina Emilse Tarzia. - 1a ed. - La Plata: Universidad Nacional de La Plata; La Plata: EDULP, 2018.

Libro digital, PDF - (Libros de cátedra)

Archivo Digital: descarga y online
ISBN 978-950-34-1717-1

1. Etología. 2. Evolución. I. Lázaro, Laura Cecilia II. Tarzia, Carolina Emilse III. Título
CDD 570

Diseño de tapa: Dirección de Comunicación Visual de la UNLP

Universidad Nacional de La Plata – Editorial de la Universidad de La Plata
47 N.º 380 / La Plata B1900AJP / Buenos Aires, Argentina
+54 221 427 3992 / 427 4898
edulp.editorial@gmail.com
www.editorial.unlp.edu.ar

Edulp integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2018
ISBN 978-950-34-1717-1
© 2018 - Edulp

n
naturales


Editorial
de la Universidad
de La Plata



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA