



Faculteit Letteren en Wijsbegeerte  
Academiejaar 2012-2013

**Functionele Verklaringen in de Biologie**  
**‘Waarom zwemmen elektrische vissen achteruit?’**

Promotor: Prof. Dr. Erik Weber  
Co-promotor: Dr. Bert Leuridan  
Commissaris: Dr. Anton Froeyman

Masterproef neergelegd tot het behalen van de graad Master in de Wijsbegeerte  
door Julie Mennes (00801807)



# Inhoud

<b>Woord Vooraf</b> .....	iv
<b>Inleiding</b> .....	1
<b>Hoofdstuk 1</b>	
De hedendaagse discussie over functionele verklaringen .....	5
Inleiding .....	5
1.1 Hempels aanzet tot de hedendaagse discussie .....	5
1.2 Tendensen binnen de hedendaagse discussie .....	8
1.3. Kanttekeningen bij het overzicht van de hedendaagse discussie .....	10
1.3.1 Benaderingen die zijn opgenomen in het overzicht .....	10
1.3.2 Aandachtspunten bij de bespreking .....	10
1.4 Overzicht van de discussie .....	11
1.4.1 De <i>selected effects</i> benadering .....	11
1.4.2 De systemische benadering .....	18
1.4.3 De <i>goal directed</i> benadering .....	22
1.4.4 De <i>propensity</i> benadering .....	25
Besluit .....	28
<b>Hoofdstuk 2</b>	
Arno Wouters' alternatieve benadering van functionele verklaringen .....	30
Inleiding .....	30
2.1 Argumenten voor een alternatieve benadering van functionele verklaringen .....	30
2.2 Wouters' alternatieve benadering op basis van de biologische praktijk .....	33
2.2.1 Wouters' vier invullingen van de notie 'functie' .....	33
2.2.2 Wouters' theorie over de structuur van het functioneel explanans .....	39
2.2.3 Toetsing van Wouters' theorie aan de vakliteratuur .....	42
Besluit .....	44

### Hoofdstuk 3

Een kritische analyse van Wouters' theorie.....	46
Inleiding.....	46
3.1 Wouters' onduidelijke opzet.....	46
3.2 Wouters' terugkeer naar de biologische praktijk .....	47
3.2.1 Wouters' methodologie .....	47
3.2.2 Conclusie .....	49
3.3 De reikwijdte van Wouters' theorie .....	50
3.3.1 Functionele biologie als actieradius.....	50
3.3.2 Het onduidelijke onderzoeksdomein van de functionele biologie.....	50
3.3.3 Conclusie .....	53
3.4 Kritische analyse van het gebruik van het concept 'biologisch voordeel'.....	53
3.4.1 'Biologisch voordeel' bij Wouters.....	53
3.4.2 'Biologisch voordeel' in de biologische praktijk.....	55
3.4.3 Conclusie .....	60
Besluit .....	60

### Hoofdstuk 4

Evaluatie van <i>function ascriptions</i> uit de biologische praktijk.....	63
Inleiding.....	63
4.1 <i>Why the long face? A comparative study of feeding kinematics of two pipefishes with different snout lengths.</i> .....	64
4.1.1 Toelichting bij het artikel.....	64
4.1.2 <i>Function ascriptions</i> in het besluit .....	65
4.1.3 Onderzoeksvragen.....	67
4.1.4 Methodes en resultaten.....	68
4.1.5 Evaluatie van de gebruikte methodes op basis van Wouters' werk .....	71
4.2 <i>Why is the Eye-like Spot of the Oyanirami Fish Coreoperca kwamebari Located near the Real Eye?</i> .....	78
4.2.1 Toelichting bij het artikel.....	78

4.2.2 <i>Function ascriptions</i> in het besluit .....	78
4.2.3 Onderzoeksvragen.....	79
4.2.4 Methodes en resultaten.....	80
4.2.5 Evaluatie van de gebruikte methodes op basis van Wouters' werk .....	80
4.2.6 Verwarring in het artikel .....	81
Besluit .....	82
<b>Besluit .....</b>	<b>84</b>
<b>Bibliografie .....</b>	<b>86</b>
<b>Lijst van figuren .....</b>	<b>97</b>

## Woord Vooraf

Het schrijven van deze masterproef verliep niet altijd even vredig. Het afbakenen van het onderwerp, de selectie van geschikt bronmateriaal, het uitdenken van de structuur, de layout,... elke fase bracht keuzes (en dus twijfels) met zich mee. Op sommige momenten was het een ware strijd, maar gelukkig kon ik steeds rekenen op de steun van een aantal mensen. Hen wil ik graag bedanken.

Eerst en vooral is er mijn promotor, Erik Weber. Ondanks zijn drukke schema maakte hij tijd vrij om ideeën te bespreken, hoofdstukken na te lezen en feedback te leveren. Hij heeft mij enorm gesteund, maar gaf ook de kans om te zoeken. Dankzij hem heb ik veel bijgeleerd, en dit niet alleen over functionele verklaringen. Ook mijn copromotor, Bert Leuridan, verdient een woord van dank. Op basis van zijn feedback kon ik mijn masterproef tot een '*next level*' brengen.

Verder wil ik Anna bedanken voor dagen in de bibliotheek die ze opfleurde, Stephan voor zijn hulp en bemoedigende woorden, Lotte voor de pauzes die we goed spendeerden, Astrid voor de *co-working* op feestdagen en mijn vrienden, ouders en familie voor hun interesse, bezorgdheid en de welkome afleiding van tijd tot tijd.

## Inleiding

Deze masterproef gaat over functionele verklaringen in de biologie. Dit onderwerp is zeer breed. De belangrijkste redenen hiervoor zijn dat (i) het begrip 'biologie' nauwelijks is afgebakend en verwijst naar een verzameling van al dan niet overlappende wetenschappelijke disciplines, (ii) het begrip 'functionele verklaring' bijna nooit expliciet wordt gekarakteriseerd binnen deze disciplines, en bovendien op verschillende wijzen wordt gebruikt. Daarom is het verstandig eerst toe te lichten hoe ik deze begrippen benader in de context van mijn masterproef. Vervolgens bespreek ik de structuur van mijn scriptie.

Ik zeg eerst iets over 'de biologie'. Zoals reeds aangegeven verwijst het begrip naar een verzameling van disciplines. Niet alleen is deze verzameling zeer groot, bovendien is voor sommige 'grensdisciplines' zoals de organische chemie, archeozoölogie en -botanie onduidelijk of ze tot deze verzameling worden gerekend.<sup>1</sup> Bij het uitvoeren van mijn literatuurstudie merkte ik dat wetenschapsfilosofen doorgaans geen probleem maken van de vage betekenis van 'de biologie'. Ze gebruiken de term zonder verdere kanttekeningen. Aangezien werk van dergelijke wetenschapsfilosofen de voornaamste bron vormt voor mijn masterproef, is een ongenueanceerd gebruik van 'de biologie' quasi onvermijdelijk.

Ik wil echter benadrukken dat ik spreken over 'de biologie' in het kader van wetenschapsfilosofisch onderzoek naar functionele verklaringen als problematisch beschouw. Een eerste reden hiervoor is dat spreken over 'functionele verklaringen in de biologie' de indruk wekt dat functionele verklaringen steeds op dezelfde wijz(en) gekarakteriseerd worden binnen het onderzoeksdomein van 'de biologie'. Gegeven de grote verschillen die bestaan tussen biologische disciplines (denk bijvoorbeeld aan biofysica 'vs.' genetica) is dit echter niet vanzelfsprekend.

Een tweede reden houdt in dat spreken over 'de biologie' een struikelblok vormt voor specialisten die werkzaam zijn in specifieke biologische disciplines: ze voelen zich niet

---

<sup>1</sup> Ter indicatie van de grootte van de verzameling disciplines die tot 'de biologie' worden gerekend, geef ik de lijst weer die Prof. Dr. Zeiglerd op zijn persoonlijke pagina op de website van de universiteit van North Carolina heeft gezet om studenten biologie te helpen bij het bepalen van hun "*carrier interest*": biochemie, biofysica, celbiologie, biotechnologie, histologie, genetica (moleculaire genetica, klassieke genetica, genomica, populatiegenetica), anatomie, fysiologie (van dieren, planten, fungi bacteriën,...), voeding, microbiologie (virologie, bacteriologie, protozoölogie); mycologie, plantkunde (economische plantkunde, pathologie, studie van mossen, algologie, tuinbouw,...) zoölogie (ongewervelden, insectenkunde, parasitologie, gewervelden, viskunde, herpetologie, ornithologie, zoogdierkunde,...), endocrinologie, neurobiologie, cognitieve neurowetenschappen, immunologie, immunopathologie, ontwikkelingsbiologie, ethologie, sociobiologie, mariene biologie, taxonomie, ecologie (populatie ecologie, gemeenschapsecologie, terrestrische ecologie, aquatische ecologie, fysiologische ecologie, gedragsecologie,...), geneeskunde, pathologie, forensische wetenschappen en toxicologie. (Zeiglerd, s.a.)

betrokken in het onderzoek naar functionele verklaringen, en kunnen zich niet vinden in de praktijkvoorbeelden die worden aangehaald.

Merk op dat het gebruik van 'de biologie' mogelijks de waarde van mijn masterproef in het gedrang brengt. Volgens mij is dit echter niet het geval. Mijn scriptie vormt immers geen eindpunt in het wetenschapsfilosofisch onderzoek naar functionele verklaringen, maar wijst op enkele gebreken van bestaande benaderingen van functionele verklaringen en vormt op deze manier vormt een aanzet tot verder onderzoek. Eén van de gebreken die in de toekomst verholpen zou moeten worden, is het ongenueanceerd spreken over 'de biologie'.

Ook het begrip 'functionele verklaring' vraagt om de nodige toelichting. Algemeen gesteld is een functionele verklaring een verklaring waarvan het explanans (het verklarende deel van verklaring) een *function ascription* bevat. Ik geef een eenvoudig voorbeeld. De *function ascription* 'het hart heeft als functie om bloed op continue wijze te laten circuleren door het hele lichaam' verklaart de aanwezigheid van een hart in een organisme.

Bij de notie '*function ascription*' dienen twee bemerkingen te worden gemaakt. Ten eerste wordt een functie in de biologie bijna nooit expliciet toegeschreven aan zijn onderwerp. Zo wordt er ook gebruik gemaakt van woorden als 'rol', 'effect', 'doel' en 'voordeel', of van uitdrukkingen als 'zorgt ervoor dat' en 'om te'.<sup>2</sup> (Canfield, 1964, p. 285) In sommige gevallen worden ook de indirecte verwijzingen achterwege gelaten. Hoewel dit misschien niet vanzelfsprekend is, leiden wetenschapsfilosofen de aanwezigheid van *function ascriptions* dan af uit de actieve vorm waarin werkwoorden worden vervoegd bij het beschrijven van biologische eigenschappen of processen. Bijvoorbeeld: 'het hart pompt bloed' wordt geherformuleerd als 'het hart heeft als functie om bloed te pompen'.

De tweede bemerking houdt in dat *function ascriptions* verschillende 'soorten' functies kunnen toeschrijven aan een onderwerp. Om deze variëteit te illustreren, geef ik enkele voorbeelden.

1) In een functionele verklaring voor de capaciteit van celmembranen om een optimale vloeibaarheid te behouden, zou onderstaand fragment kunnen worden aangetroffen.

[c]holesterol modulates the fluidity of biological membranes. It prevents crystallization of fatty acyl chains by inserting between them, and at high concentration it abolishes

---

<sup>2</sup> Er zijn zelfs artikels waar 'functie' enkel voorkomt in de titel, en nergens wordt gebruikt in het corpus. Voorbeelden hiervan zijn '*What is the function of encounter patterns in ant colonies?*' (Gordon, 1993) en '*Function of the Tongue in Nectar Uptake by Hummingbirds*'. in (Allen & Bekoff, 1995, p. 611) en (Ewald, 1982)



phase transition of bilayers. Cholesterol prevents large motions of fatty acyl chains, thereby making membranes less fluid.” (Burger, 2000, p. 1577)

De *function ascription* die impliciet is aanwezig in het fragment, schrijft aan cholesterol de functie toe dat het zich vasthecht tussen de ‘schakels’ van een vetzuurketen in een membraan. Op basis van deze functie van cholesterol kan de vloeibaarheid van membranen gecontroleerd worden. De functie die wordt toegeschreven, wordt dus best begrepen als de ‘rol’ die het onderwerp (cholesterol) speelt in een complexe capaciteit (viscositeit reguleren).

2) In een functionele verklaring voor het feit dat grote kevers een groter paringssucces hebben dan kleine kevers, zou onderstaand fragment kunnen worden aangetroffen.

“[i]n the cerambycid beetle *Phoracantha semipunctata*, large males locate females more efficiently than do small males because they have longer antennae. The higher mating success of large males may then result from scramble competition and such a situation is more likely to arise when the actual target of sexual selection is not body size per se but correlated characters such as locomotive and sensory organs that improve males’ ability to find females.” (Bertin & Cezilly, 2003, p. 699)

In het fragment wordt impliciet een functie toegeschreven aan de langere voelsprietten van grote kevers: in vergelijking met korte voelsprietten laten ze toe om gemakkelijker vrouwtjes te vinden. Het soort functie dat wordt toegeschreven in deze *function ascription* kan dus best worden begrepen als het voordeel (sneller een partner kunnen vinden om mee te paren) dat een eigenschap (langere voelsprietten) biedt aan een organisme (de kever). Merk op dat dit soort functie comparatief is. Een voordeel kan slechts worden toegeschreven aan een eigenschap wanneer de vergelijking wordt gemaakt met een alternatieve eigenschap die het voordeel niet biedt.

3) Volgend fragment zou kunnen worden aangetroffen in een functionele verklaring voor het feit dat sommige vissoorten kunnen ademen langs de huid, i.e. cutane ademhaling.

“Daily extreme hypoxia during low tides can potentially drive strong natural selection for hypoxia tolerance. Consequently, cutaneous breathing has evolved in a large number of intertidal fishes (including, but not limited to sculpins) to supplement oxygen intake by gills.” (Knobe & Scales, 2013, pp. 472-473)

In het fragment wordt impliciet volgende *function ascription* gedaan: cutane ademhaling heeft als functie dat er extra zuurstof wordt opgenomen. Op deze manier levert het een *fitness*-voordeel op voor vissen die soms in een zuurstofarme omgeving leven. Dit voordeel heeft ervoor gezorgd dat de cutane ademhaling geselecteerd werd door natuurlijke selectie. De functie die wordt toegeschreven aan de eigenschap (cutane ademhaling) wordt dus best begrepen als de reden waarom die eigenschap in het verleden geselecteerd is geraakt.

Nu duidelijk is dat ‘functionele verklaring in de biologie’ verwijst naar een variëteit aan soorten verklaringen die worden opgesteld in een uitgebreid onderzoeksdomein, licht ik de opbouw van mijn masterproef kort toe.

Hoofdstuk één gaat over de discussie die gekatalyseerd werd door de publicatie van Hempels theorie over functionele verklaringen. Aangezien deze theorie vele vragen in verband met de structuur van functionele verklaringen onbeantwoord liet, ontwikkelden verscheidene wetenschapsfilosofen alternatieve theorieën. De grote diversificatie leidde een hevige discussie in. Ik leid het eerste hoofdstuk in met een overzicht van vijf belangrijke tendensen binnen de discussie. Vervolgens ga ik uitgebreid in op de verschillende standpunten die worden ingenomen in de discussie. Ik beschouw hierbij individuele theorieën als bijdragen aan ‘overkoepelende’ benaderingen van functionele verklaringen, en bespreek vier benaderingen: de *selected effects* benadering, de systemische benadering, de *goal directed* benadering en de *propensity* benadering. Ik geef voor elke benadering aan hoe de structuur van functionele verklaringen wordt beschreven.

Het tweede hoofdstuk vang ik aan met de problematisering van de hedendaagse discussie: ik haal vijf argumenten aan van wetenschapsfilosoof en bioloog Arno Wouters voor de stelling dat de discussie irrelevant is voor biologen, en dat er nood is aan een alternatieve benadering. Deze argumenten hebben betrekking op de vijf tendensen uit het eerste hoofdstuk. Vervolgens ga ik uitgebreid in op Wouters’ alternatieve benadering van functionele verklaringen die wil ontsnappen aan de ‘kwalijske’ tendensen van de discussie. Wouters’ werk is dus veelbelovend. In het derde hoofdstuk ga ik na in welke mate Wouters’ werk deze beloftes nakomt door middel van een kritische analyse. In het vierde hoofdstuk ten slotte, evalueer ik enkele *function ascriptions* uit de biologische praktijk op basis van criteria die ik afleid uit Wouters’ werk. Hoewel zijn theorie in dit hoofdstuk niet geëvalueerd wordt (maar gebruikt wordt als maatstaf bij de evaluatie van de praktijk), levert het inzicht op in de mogelijkheden die Wouters’ theorie biedt.

## Hoofdstuk 1

### De hedendaagse discussie over functionele verklaringen

#### Inleiding

In dit hoofdstuk bespreek ik de hedendaagse discussie over functionele verklaringen. Ik start met een schets van Hempels werk omtrent functionele analyse aangezien dat in de jaren '70 van de vorige eeuw de aanzet vormde tot de differentiatie van benaderingen van functionele verklaringen. Met die differentiatie kwam ook de hedendaagse discussie op gang tussen de aanhangers van die verschillende benaderingen. Vooraleer over te gaan tot de uitgebreide bespreking van de benaderingen die deel uitmaken van de hedendaagse discussie, haal ik vijf algemene tendensen aan die volgens mij typerend zijn voor de hedendaagse discussie. Op die manier wordt duidelijk dat er ondanks de grote verschillen, ook enkele overeenkomsten bestaan tussen de verschillende benaderingen. Vervolgens ga ik over tot wat het eigenlijke zwaartepunt vormt van dit hoofdstuk, namelijk de bespreking van vier benaderingen die deel uitmaken van de hedendaagse discussie: de *selected effects*, de systemische, de *goal directed* en de *propensity* benadering. De bespreking van de vier benaderingen is onderworpen aan enkele wel overdachte beperkingen wegens gebrek aan tijd en ruimte. Ik geef die beperkingen vooraf duidelijk aan.

#### 1.1 Hempels aanzet tot de hedendaagse discussie

Hoewel auteurs reeds eerder over het onderwerp hadden geschreven, geldt het werk van Carl G. Hempel over functionele analyse in de wetenschappen voor de meerderheid van de hedendaagse filosofische onderzoeksgemeenschap als de katalysator van de discussie over functionele verklaringen. Hempels essay over dit onderwerp is getiteld '*The Logic of Functional Analysis*'. (Hempel, 1959) In dat essay karakteriseert Hempel functionele verklaringen door middel van een eenduidige beschrijving van het explanans en het explanandum van een functionele analyse.<sup>3</sup> Zijn initiële beschrijving van de formele structuur van functionele verklaringen is opgenomen in onderstaand 'deductief' inferentieschema waarvan in wat volgt zal blijken dat het onhoudbaar is.

---

<sup>3</sup> Hempel schrijft over 'functionele analyse' in plaats van 'functionele verklaring'. Toch pas ik de termen 'explanandum' en 'explanans' toe in plaats van 'analysandum' en 'analysans' omdat dit een grotere dit continuïteit toelaat met de secties die volgen. Deze keuze wordt overigens gerechtvaardigd door het feit dat Hempel expliciet stelt dat de 'functionele analyse' een verklarende methode is. (Hempel, 1959, p. 297)

- “(a) At  $t$ ,  $s$  functions adequately in a setting of kind  $c$  (characterized by specific internal en external conditions)
- (b)  $s$  functions adequately in a setting of kind  $c$  only if a certain necessary condition,  $n$ , is satisfied
- (c) If trait  $i$  were present in  $s$  then, as an effect, condition  $n$  would be satisfied
- (d) (Hence), at  $t$ , trait  $i$  is present in  $s$ ” (Hempel, 1959, p. 310)

Het explanans wordt beschreven door de lijnen (a)-(c), het explanandum door lijn (d). Conceptueel beschrijft Hempel het explanandum als “the occurrence of a trait  $i$  in system  $s$  (at a certain time  $t$ )”. (Hempel, 1959, pp. 309-310)

Na de weergave van het inferentieschema wijst Hempel er meteen op dat het schema ongeldig is volgens de klassieke logica. Het besluit (d) kan niet worden afgeleid uit de premissen (a), (b) en (c) aangezien het mogelijk is dat er naast item  $i$  ook nog andere eigenschappen bestaan die maken dat conditie  $n$  vervuld wordt. Bijvoorbeeld: het metabolisme ( $s$ ) van een organisme dat op het land leeft ( $c$ ) verbruikt zuurstof bij het omzetten van voedsel in energie. Een noodzakelijke voorwaarde voor het functioneren van het metabolisme bestaat er dus in dat het organisme zuurstof kan opnemen ( $n$ ). Er bestaan echter verscheidene items die ervoor kunnen zorgen dat aan deze noodzakelijke voorwaarde wordt voldaan: longen ( $i1$ ), huidmondjes ( $i2$ ), tracheeën ( $i3$ ), boeklongen ( $i4$ ),...

De aanwezigheid van een item  $i$  vormt met andere woorden wel voldoende, maar geen noodzakelijke voorwaarde voor conditie  $n$ . Deze logische ongeldigheid staat vandaag bekend als het probleem van de functionele equivalenten. (Kuipers, 1985) Om dat probleem te vermijden, stelt Hempel vier oplossingen voor. De eerste oplossing houdt in dat lijn (c) geherformuleerd wordt als “ $n$  can be met *only* by the presence of trait  $i$ ”. (Hempel, 1959, p. 310) Deze herformulering is echter vals. Voor alle noodzakelijke condities  $n$  bestaan er, zoals dat bijvoorbeeld het geval is bij zuurstofopname, immers verscheidene items  $i$  die voldoende voorwaarde vormen voor het vervullen ervan. De eerste ‘oplossing’ vormt bijgevolg geen oplossing. (Hempel, 1959, p. 311) De tweede oplossing houdt in dat in lijn (c) niet wordt verwezen naar één item  $i$ , maar naar een klasse  $I$  die alle items omvat die voldoende voorwaarden vormen voor conditie  $c$ . Lijn (c) wordt overeenkomstig de tweede oplossing geherformuleerd als “ $I$  is the class of all empirically sufficient conditions for the fulfillment of requirements  $n$  in the context determined by system  $s$  in setting  $c$ .” (Hempel, 1959) Echter, ook de tweede ‘oplossing’ vormt geen bevredigende oplossing voor het probleem van functionele equivalenten: besluit (d) wordt dan immers afgeleid uit premissen (a)-(c) ondanks onduidelijkheid over welke item(s) uit klasse  $I$  precies aanwezig zijn in systeem  $s$  op tijdstip  $t$ . Gegeven die onduidelijkheid is het echter mogelijk dat niet item  $i$ ,

maar een functionele equivalent aanwezig is. In dat geval is het logisch ongeldig om te besluiten tot de aanwezigheid van item *i*. (Hempel, 1959)

Aangezien beide 'oplossingen' falen, besluit Hempel dat zijn voornaamste veronderstelling, namelijk dat de structuur van functionele verklaringen gevat wordt in een deductief inferentieschema, moet worden verlaten. De derde oplossing die hij voorstelt, houdt in dat functionele verklaringen geen deductieve, maar een inductieve structuur hebben. Om de derde oplossing te faciliteren moet het inferentieschema worden aangevuld met een premisse die stelt dat "the functional prerequisite *n* can be met only by *i* and by a few specifiable functional alternatives". (Hempel, 1959, p. 313) Hempel geeft echter meteen aan dat ook de derde 'oplossing' ontoereikend is. Niet alleen is het onmogelijk om uitputtend te bepalen welke de specificeerbare functionele alternatieven voor *i* precies zijn, het is tevens onmogelijk om een uitspraak te doen over de waarschijnlijkheid waarmee elk alternatief zou voorkomen. Men kan bijgevolg niet stellen, ondanks de extra premisse, dat de aanwezigheid van item *i*, met grote waarschijnlijkheid volgt uit de overige premissen. Uit het falen van de derde 'oplossing' besluit Hempel dat functionele verklaringen ook geen inductieve structuur hebben. Hempels vierde en laatste voorstel houdt in dat de algemene wetten die impliciet onderdeel uitmaken van lijnen (c) en (d) moeten worden opgevat als statistische wetten in plaats van universele wetten. (Hempel, 1959, p. 313) Echter, aangezien op die manier het voorkomen van functionele equivalenten niet wordt uitgesloten, kan ook gegeven de vierde 'oplossing' niet op basis van de premissen besloten worden dat de aanwezigheid van item *i* zeer waarschijnlijk is. (Hempel, 1959, p. 313) Aangezien alle vier de oplossingen ontegensprekelijk falen in het verduidelijken van de structuur van functionele verklaringen, is Hempels' besluit betreffende de verklarende rol van functionele verklaringen pessimistisch: "the explanatory import of functional analysis is then limited to [a] precarious role". (Hempel, 1959, p. 314)

In de jaren zeventig van de vorige eeuw doen verscheidene auteurs verwoede pogingen tot betere theorievorming rond functionele verklaringen. De theorieën die gevormd worden, kunnen grofweg worden geclassificeerd onder vier verschillende benaderingen: de *selected effects* benadering, de systemische benadering, de *goal directed* benadering en de *propensity* benadering. Een belangrijk gevolg van de differentiatie aan benaderingen is een intense discussie over de correcte beschrijving van het explanans en het explanandum van functionele verklaringen.

## 1.2 Tendensen binnen de hedendaagse discussie

Ondanks grote verschillen tussen de hedendaagse benaderingen, zijn er wel enkele algemene tendensen te bespeuren wat betreft de benaderingen en hun onderlinge verhouding. Ik bespreek kort vijf opvallende tendensen die relevant zijn in deze context.<sup>4</sup>

- Tendens I: *function ascriptions* als explanans

Bijna alle relevante auteurs zijn het eens met de idee dat de structuur van het explanans van een functionele verklaring best beschreven wordt als ‘het toeschrijven van een functie aan een eigenschap’ ofwel als een ‘*function ascription*’. Merk echter op dat die unanimiteit geen eensgezindheid impliceert omtrent de betekenis van het concept ‘functie’, noch over de manier waarop die betekenis bepaald zou moeten worden. Sommigen beschouwen ‘functie’ bijvoorbeeld als een instrument. Zij zijn van mening dat de betekenis van het begrip zo moet worden bepaald dat ‘functie’ beantwoordt aan bepaalde noden die eigen zijn aan een specifiek onderzoeksdomein. (Millikan, 1984; Neander, 1991b) Anderen stellen vast dat ‘functie’ binnen bepaalde onderzoeksdomeinen –zoals de *Philosophy of Mind*, de ingenieurswetenschappen of de sociale wetenschappen- wordt gebruikt zonder dat de betekenis van het concept eerst werd vastgelegd. Zij proberen op basis van een conceptuele analyse het gebruik van ‘functie’ binnen zo’n onderzoeksdomein vast te leggen in termen van noodzakelijk en voldoende voorwaarden. (Canfield, 1964; Wright, 1973).

- Tendens II: deelname vanuit een onderzoeksdomein

De meeste auteurs die bijdragen aan de hedendaagse discussie, doen dat vanuit een bepaald onderzoeksdomein. Het hoeft niet te verbazen dat een dergelijke achtergrond een zeer grote invloed heeft op doelstellingen, methodologie, terminologie en intuïties. Het onderzoeksdomein van waaruit een auteur over functionele verklaringen nadenkt, is met andere woorden bepalend voor zijn standpunt in de hedendaagse discussie. Dit geldt zowel voor zij die ‘functie’ als een instrument beschouwen, als voor zij die onderzoek voeren naar de noodzakelijke en voldoende voorwaarden voor het gebruik van ‘functie’. Dat auteurs theorieën

---

<sup>4</sup> De beschrijving van tendensen (I), (II) en (IV) is geïnspireerd op Wouters’ karakterisering van de hedendaagse discussie over functionele verklaringen in het overzichtsartikel ‘*The Function Debate in Philosophy*’. (Wouters, 2005) In hoofdstuk twee kom ik uitgebreid terug op Wouters’ karakterisering.

ontwikkelen over functionele verklaringen vanuit specifieke onderzoeksdomeinen is dan ook een belangrijke factor in de diversificatie van benaderingen.

- Tendens III: polemiek

De hedendaagse discussie over functionele verklaringen is zeer intens: auteurs besteden naast het uitwerken van hun theorie ook veel aandacht aan het weerleggen van 'concurrerende' benaderingen. Hoewel enkele auteurs een pluralistisch standpunt innemen en meerdere benaderingen erkennen als waardevol, lijken deelnemers van de hedendaagse discussie er doorgaans vanuit te gaan dat de benadering die zij aanhangen de beste oplossing vormt voor de beperkingen van alle andere benaderingen.<sup>5</sup>

- Tendens IV: leidende intuïties

Persoonlijke intuïties omtrent de 'correcte' definitie van het concept 'functie' en de meest wenselijke invulling van het explanandum van een functionele verklaring vormen vaak de leidraad bij het ontwikkelen van een theorie over functionele verklaringen. Die intuïties worden, zoals reeds aangegeven in de bespreking van tendens II, gevormd door het onderzoeksdomein van waaruit auteurs deelnemen aan de discussie.

- Tendens V: gebruik van 'zwakke' voorbeelden

Persoonlijke intuïties hebben niet alleen een sterke invloed op de ontwikkeling van een theorie over functionele verklaringen, maar zijn ook bepalend voor de manier waarmee wordt omgegaan met voorbeelden die dienen als illustratie van de theorie. Ten eerste wordt er gebruik gemaakt van voorbeelden die zo algemeen zijn dat ze nauwelijks nog 'kracht' hebben. Een typisch voorbeeld is 'de functie van het hart is het pompen van bloed'. In zo'n geval is het niet het voorbeeld zelf, maar de manier waarop het voorbeeld geïnterpreteerd wordt die maakt dat het bruikbaar is ter illustratie van een theorie. Het hoeft niet gezegd dat een dergelijke interpretatie gebaseerd is op persoonlijke intuïties. Ten tweede worden er hypothetische voorbeelden geconstrueerd. Het hoeft niet gezegd dat dergelijke voorbeelden worden opgesteld louter op basis van intuïties.

---

<sup>5</sup> Een extreem voorbeeld hiervan is het werk van Paul Sheldon Davies waarin wordt aangenomen dat alle andere benaderingen volstrekt overbodig zijn gegeven het bestaan van 'zijn (systemische) benadering'. (Davies, 2001)

### 1.3. Kanttekeningen bij het overzicht van de hedendaagse discussie

#### 1.3.1 Benaderingen die zijn opgenomen in het overzicht

Er bestaat geen eenduidig overzicht van de verschillende benaderingen van functionele verklaringen die deel uitmaken van de discussie. Er zijn auteurs die negen (Bekoff & Allen, 1995), vijf (Wouters, 2005), of drie (Davies, 2001) verschillende benaderingen onderscheiden. Ik bereek er vier: de *selected effects* benadering, de systemische benadering, de *goal directed* benadering en de *propensity* benadering. De keuze voor de eerste twee is onvermijdelijk: elke auteur die bijdraagt aan de discussie positioneert zich ten aanzien van beide benaderingen. (Buller, 1998; Davies, 2001; Godfrey-Smith, 1994) De keuze voor de twee andere benaderingen is gerechtvaardigd doordat ze in de literatuur, in tegenstelling tot sommige meer 'exotische' benaderingen, het meest frequent naar voren worden geschoven als alternatieven voor, of aanvullingen op de *selected effects* en de systemische benadering.

#### 1.3.2 Aandachtspunten bij de bespreking

Het opzet van deze masterproef heeft twee grote gevolgen voor het overzicht van de discussie. Ten eerste concentreer ik mij op datgene wat van toepassing is op functionele verklaringen *in de biologie*. Ik ga dus niet in op bijdragen van auteurs die, hoewel zeer relevant voor andere onderzoeksdomeinen, irrelevant zijn voor de biologie. Ten tweede ligt de focus op het fragment van de discussie dat betrekking heeft op de *karacterisering* van functionele verklaringen. Naar analogie met het werk van Hempel deel ik de bespreking van een karakterisering op in een bespreking van het explanans enerzijds en het explanandum van functionele verklaringen anderzijds. Aangezien het explanans doorgaans wordt beschreven als een *function ascription*, besteed ik bij het bespreken van het explanans telkens voldoende aandacht aan de manier waarop het begrip 'functie' wordt gedefinieerd binnen een benadering.

De aanpak die ik hanteer kan soms een beetje gewrongen overkomen. De voornaamste redenen hiervoor zijn incoherenties tussen verschillende theorieën die deel uitmaken van eenzelfde benadering, bepaalde termen waaraan zeer uiteenlopende betekenissen worden toegeschreven, en de dynamiek eigen aan de discussie. Die factoren maken het onmogelijk om een eenduidig overzicht van de hedendaagse discussie op te stellen. Mijn overzicht wordt dan ook best gelezen als het resultaat van de afweging van systematiek enerzijds en accuraatheid anderzijds.



## 1.4 Overzicht van de discussie

### 1.4.1 De *selected effects* benadering

Binnen de hedendaagse discussie is de *selected effects* benadering de dominante positie. (Allen & Bekoff, 1995) Een andere naam die vaak wordt gebruikt om naar deze benadering te verwijzen is 'etiologische benadering'. Ik geef echter de voorkeur aan de eerste naam. De reden hiervoor komt later aan bod.

De grondlegger van de *selected effect* benadering is Larry Wright. (Wright, 1973, 1976) Het is belangrijk te vermelden dat Wright exclusief geassocieerd wordt met de naam 'etiologische benadering'. Voor de ontwikkeling van zijn theorie over functionele verklaringen vertrekt Wright uit zijn intuïtie dat de toeschrijving van een functie over verklarende kracht beschikt. (Wright, 1973) Een meer '*Hempeliaanse*' formulering van die intuïtie is dat het explanans van een functionele verklaring steeds een *function ascription* is. Om de betekenis van het begrip '*function ascription*' te verduidelijken, voert Wright een conceptuele analyse uit:

"The function of *X* is *Z* means

(a) *X* is there because it does *Z*

(b) *Z* is a consequence (or result) of *X*'s being there." (Wright, 1973, p. 161)

Het eerste deel van de analyse geeft aan dat een *function ascription* causaal en etiologisch is: het verschaft informatie over hoe het komt dat iets een bepaalde eigenschap *Z* 'heeft gekregen'. Het tweede deel van de analyse maakt duidelijk dat een *function ascription* teleologisch is: de aanwezigheid van een eigenschap wordt verklaard door te verwijzen naar de 'gevolgen' van de aanwezigheid van die eigenschap. Bijvoorbeeld: zoogdieren hebben nieren *omdat* die metabolische afvalstoffen uit het bloed te filteren. (Wright, 1973, pp. 161-162) Wright geeft nog aan dat in het geval van *biologische* functies, het mechanisme van natuurlijke selectie moet worden ingeroepen. Immers, de aanwezigheid van een orgaan kan verklaard worden door wat dat orgaan doet, wanneer het orgaan geselecteerd is geraakt omwille van datgene wat het doet. (Wright, 1973, p. 159) Het explanandum van functionele verklaringen definieert Wright als 'de aanwezigheid van het functioneel gekarakteriseerde'. (Wright, 1973, p. 155) Deze definitie wordt ook gehanteerd door alle andere auteurs die in deze sectie aan bod komen.

Wrights analyse van *function ascriptions* is fel bekritiseerd, ondermeer door Christopher Boorse die zelf niet de *selected effects* benadering aanhangt. In zijn artikel '*Wright on*

*Functions'* (Boorse, 1976) haalt Boorse enkele hypothetische tegenvoorbeelden aan voor Wrights analyse. Eén van de tegenvoorbeelden gaat als volgt:

“A hornet buzzing in a woodshed so frightens a farmer that he repeatedly shrinks from going in and killing it. Nothing in Wright’s essay blocks the conclusion that the function of the buzzing, or even of the hornet, is to frighten the farmer. The farmer’s fright is a result of the hornet’s presence, and the hornet’s presence continues because it has this result.” (Boorse, 1976, p. 75)

Boorse stelt dat zijn tegenvoorbeelden ontweken kunnen worden door een beroep te doen op selectiemechanismen zoals natuurlijke selectie. Zo is het bijvoorbeeld niet de functie van de horzel om de boer bang te maken, aangezien de horzel niet *geselecteerd* is om de boer bang te maken. (Boorse, 2002) Omdat aandacht voor selectiemechanismen volgens Boorse van primordiaal belang is binnen een etiologische benadering, stelt hij voor om Wrights teleologische etiologische benadering te onderscheiden van de latere *selected effects* benadering die het resultaat is van de incorporatie van selectiemechanismen in de etiologische benadering. (Boorse, 2002, p. 65)

Merk echter op dat Boorses opdeling niet volledig accuraat is. Zoals ik hierboven reeds aangaf, deed Wright weldegelijk een beroep op het mechanisme van natuurlijke selectie om de aanwezigheid van *biologische* eigenschappen te verklaren. Hieruit volgt dus dat Wrights benadering, toegepast op biologische functies, ontsnapt aan Boorses tegenvoorbeelden. Desalniettemin wijst Boorse op een belangrijke tendens: waar Wright in zeer beperkte mate aandacht besteedt aan selectiemechanismen, beschouwen latere auteurs natuurlijke selectie als het fundament van hun *selected effects* benadering. Boorses onderscheid is dus waardevol omdat het toelaat inzicht te verwerven in subtiele ontwikkelingen binnen de discussie over functionele verklaringen. Dit is meteen ook de reden waarom ik verkies te spreken over de ‘*selected effects* benadering’ in plaats van over de ‘etiologische benadering’. Ik beschouw de laatste als een (inmiddels verouderde) voorloper van de eerste.

Naast het onderscheid tussen de etiologische en de *selected effects* benadering, wordt er binnen de *selected effects* benadering ook een belangrijk onderscheid gemaakt: sommige auteurs stellen namelijk dat de selectie van een eigenschap moet hebben plaatsgevonden in het *verre* verleden opdat het over een functie zou kunnen beschikken, terwijl anderen juist *recente* selectie als voorwaarde beschouwen. In wat volgt licht ik beide standpunten verder toe.

Een tweede belangrijke auteur die bijdraagt aan de *selected effects* benadering is Sandra Mitchell. (Mitchell, 1993) Haar artikel ‘*Dispositions or Etiologies?*’ vormt een zeer goede

illustratie van wat Boorse 'de *selected effects* benadering' noemt. Het bevat een duidelijke omschrijving van de rol van natuurlijke selectie bij het onderscheiden van functies:

“to identify “the function of *X* is *Z*” requires evidence that two conditions are met, namely (i) the functional items of type *X* were selected over available alternatives in virtue of having effect, *Z*, and (ii) the selection process caused the production or replication of the functional items of type *X*.” (Mitchell, 1993, p. 251)

Volgens Mitchell heeft het feit dat natuurlijke selectie steeds onderliggend is aan *function ascriptions* als voordeel dat teleologische verklaringen genaturaliseerd worden: natuurlijke selectie vormt de causale achtergrond waartegen het mogelijk is om de aanwezigheid van een eigenschap te verklaren op basis van de effecten die de eigenschap heeft.<sup>6</sup> (Mitchell, 1993, pp. 251-252) Over de periode waarin selectie moet plaatsvinden opdat een eigenschap een functie kan hebben heeft Mitchell geen uitgesproken mening.

Ruth Millikan is een derde protagonist binnen de *selected effects* benadering. In haar werk argumenteert ze uitgebreid voor de stelling dat de selectie van een eigenschap moet hebben plaatsgevonden in het verleden opdat het een functie kan hebben:

“[...] The definition of “proper function” looks to history rather than merely to present properties or dispositions to determine function.” (Millikan, 1989c, p. 289)

Deze argumenten maken Millikans benadering interessant, hoewel haar agenda sterk verschilt van die Wouters, wiens werk de basis vormt voor de volgende drie hoofdstukken. Millikan beschouwt 'functie' als een instrument en geeft duidelijk aan dat zij het begrip zo gedefinieerd heeft opdat het bruikbaar zou zijn in onderzoek naar taal, betekenis, gedachten, referenties en intenties.<sup>7</sup> (Millikan, 1984, 1986, 1989a, 1989b, 1989c, 2002) Haar werk is met andere woorden uitgesproken prescriptief. Wouters hecht daarentegen veel belang aan een descriptieve studie van het gebruik van 'functie' door biologen, en zijn focus op de normatieve aspecten van het gebruik van 'functie' is dus veel minder uitgesproken. Ik kom hier later nog op terug.

Hoewel ze dit nergens expliciet stelt, zijn Millikans opvattingen over het explanandum en het explanans van een functionele verklaring zeer gelijkaardig aan die van Wright. Naast de

---

<sup>6</sup> Merk op dat deze omgang met teleologische verklaringen sterk verschilt van de manier waarop Hempel omgaat met teleologische verklaringen: hij vertaalt teleologische verklaringen in non-teleologische verklaringen terwijl Mitchell het bestaan van (genaturaliseerde) teleologische verklaringen aanvaardt.

<sup>7</sup> Wouters lijkt in eerste instantie een descriptieve studie van 'functie' uit te voeren.

sterke focus op het mechanisme van natuurlijke selectie, is het belangrijkste verschil met Wrights karakterisering van functionele verklaringen dat een *function ascription* volgens Millikan het toeschrijven van een *proper function* inhoudt. Millikans' definitie van de *proper function* van een item *A* is recursief en bestaat uit twee voldoende voorwaarden waarvan er noodzakelijk aan één beantwoord moet worden.

“(1) *A* originated as a “reproduction” (to give one example, as a copy, or a copy of a copy) of some prior item or items that, due in part to possession of the properties reproduced, have actually performed *F* in the past, and *A* exists because (causally historically because) of this or these performances. (2) *A* originated as the product of some prior device that, given its circumstances, had performance of *F* as a proper function and that, under those circumstances, normally causes *F* to be performed by means of producing an item like *A*.” (Millikan, 1989c, p. 288)

De verzameling van items die dezelfde functie hebben omdat ze zijn ontstaan als reproducties van hetzelfde model, noemt Millikan een 'familie' (Millikan, 1984, p. 23) of 'functionele categorie' (Millikan, 1989c, p. 295). Voorbeelden van functionele categorieën zijn 'ogen', 'huid', 'levercel',... Typisch voor de *selected effects* benadering is dat functionele categorieën aanzien worden als normatief geladen. Die visie is nauw verbonden met de centrale rol van natuurlijke selectie binnen de *selected effects* benadering. Ik bespreek kort op welke manier dit zo is.

Natuurlijke selectie wordt beschouwd als een mechanisme dat items selecteert omwille van hun effect. Binnen de *selected effects* benadering wordt de functie van een item gedefinieerd als het effect dat aanleiding geeft tot de selectie van dat item. De aanwezigheid van een item wordt binnen de benadering bijgevolg verklaard op basis van zijn functie. Een dergelijke verklaring is teleologisch: een oorzaak wordt verklaard op basis van zijn effect.

Zoals eerder vermeld is een functionele categorie een verzameling van zaken die dezelfde functie hebben. Een functionele categorie 'ontstaat' doordat items geselecteerd worden omwille van eenzelfde functioneel effect. Na het ontstaan van een functionele categorie door toedoen van natuurlijke selectie, kan die categorie verder worden uitgebreid met nieuwe 'leden' die ontstaan als reproducties van leden van de functionele categorie. (Millikan, 1989c) De aanwezigheid van een item wordt dan verklaard op basis van het lidmaatschap van een functionele categorie. En, doordat het lidmaatschap van een functionele categorie wordt bepaald door het hebben van een bepaalde functie, wordt de aanwezigheid van items die reproducties zijn van initiële leden van een functionele categorie, op teleologische wijze verklaard. Uit die teleologie volgt dat functionele categorieën normatief geladen zijn. Immers,

wanneer een bepaald item lid is van een functionele categorie, wordt verwacht dat dat item een bepaalde functie heeft. Een gevolg van de normativiteit van functionele categorieën is dat er wordt gesproken over een *malfunction* wanneer een gereproduceerd item om bepaalde redenen misvormd of aangetast is en daardoor niet de functie heeft die wordt verwacht op basis van de functionele categorie waar het item toe behoort. Bijvoorbeeld: hoewel de ogen van Ray Charles lid zijn van de functionele categorie van de ogen, zijn ze niet in staat om de verwachte functie uit te oefenen (visuele waarneming) en hebben ze dus een *malfunction*.

Millikans' werk over functionele categorieën (en de opvattingen omtrent normativiteit en teleologie die daar aan gekoppeld zijn) is fel bekritiseerd door aanhangers van andere benaderingen. Ik kom hier later op terug. Verder is er ook commentaar geleverd op Millikans' idee dat de selectie van een eigenschap in een ver verleden moet hebben plaatsgevonden om van een 'functie' te kunnen spreken, bijvoorbeeld door Denis Walsh. In het artikel '*Fitness and Function*' construeert hij een fictieve casus die geldt als tegenvoorbeeld voor Neanders *selected effects* benadering (Walsh, 1996) (Neander, 1983, 1991a, 1991b, 1997, 2002; Rosenberg & Neander, 2009). Aangezien Neanders opvattingen sterk aansluiten bij die van Millikan, vormt Walsh' casus ook een tegenvoorbeeld voor Millikans werk. Walsh leidt zijn tegenvoorbeeld in als volgt:

“Take the case of the *Zapus megalauricularis imaginensis*, the (imaginary) big-eared jumping Mouse. The home range of this subspecies encompasses both hot, arid environments and cool, montane ones. Individuals from one habitat type are infertile with those from the other. However, for the past (large) number of generations there has been no migration between populations. The most conspicuous feature of these jumping mice is the size and shape of their very large ear pinnae. In the desert populations, where heat stress is a factor in everyday survival, they serve to dissipate heat. These individuals have no natural predators. In the montane populations there are natural predators – hawks- but no heat stress. In this habitat the ear size and shape serve to enhance auditory acuity. Having large ear pinnae helps these individuals to hear and thereby to avoid predatory hawks.” (Walsh, 1996, p. 559)

Vervolgens stelt Walsh twee experimenten voor. Ik bespreek er één. In het experiment worden muizen uit de bergachtige habitat getransporteerd naar een habitat in de woestijn. In de veronderstelling dat de bergmuizen zich aanpassen aan hun nieuwe habitat en overleven, stelt Walsh de vraag naar de functie van de oorschelp van de organismen. Overeenkomstig de definitie van het begrip 'functie' is het antwoord volgens de *selected effects* benadering

‘het goed kunnen horen’. Walsh noemt dit contra-intuïtief: we zouden verwachten dat de functie van de oorschelp (die zowel kan bijdragen tot het horen als tot warmteregulatie) wordt bepaald ten aanzien van de omgeving waarin de muis leeft. Een meer intuïtief antwoord op de vraag naar de functie van de oren van de getransporteerde muizen is dus warmteregulatie. (Walsh, 1996) Samengevat is Walsh, die zelf geen aanhanger is van de *selected effects* benadering, er van overtuigd dat selectie in het verre verleden geen noodzakelijke, noch voldoende voorwaarde is om van een functie te kunnen spreken. Volgens Walsh moet gekeken worden naar de huidige omgeving van een organisme om gefundeerde uitspraken te doen over de functies van zijn eigenschappen.

Peter Godfrey-Smith haalt enkele, meer wetenschappelijke, tegenvoorbeelden aan ter weerlegging van Millikans theorie. (Godfrey-Smith, 1994) Eén van die voorbeelden is wat Godfrey-Smith ‘selfish DNA’ noemt. Een meer hedendaagse benaming is ‘Transposable Elements’ (TE’s). TE’s zijn DNA-fragmenten die hun eigen replicatie reguleren en zich kunnen bewegen doorheen het genoom van een cel door zich ‘los te snijden’ uit het DNA en vervolgens weer ‘in te voegen’ op andere plaats. (Orgel & Crick, 1980) Bij de ontdekking van het bestaan van TE’s gingen onderzoekers er van uit dat ze geen positieve bijdrage leveren aan de overleving van de drager en minstens neutraal, maar waarschijnlijk zelfs schadelijk, zijn voor de drager. Aan TE’s werd daarom geen functie toegeschreven. (Biémont & Vieira, 2006) Toch beantwoorden TE’s aan de definitie van *proper functions* van Millikan. Godfrey-Smith stelt dat zulke tegenvoorbeelden vermeden worden door extra voorwaarden te stellen aan het gebruik van ‘functie’ binnen de *selected effects* benadering:

“(i) The functionally characterized structure must reside within a larger biologically real system, and (ii) the explanation of the selection of the functionally characterized structure must go via a positive contribution to the fitness of the larger system.”<sup>8</sup>  
(Godfrey-Smith, 1994, p. 349)

Godfrey-Smith werkt zelf ook een theorie uit over functionele verklaringen. Hij baseert zich hiervoor op de *selected effects* maar voert (bovenop de twee bovenstaande voorwaarden) nog een belangrijke eis in: opdat men een functie kan toekennen aan een item, moet de selectie van het item in het recente verleden zijn opgetreden. Hij noemt zijn benadering dan

---

<sup>8</sup> Merk op dat verder onderzoek heeft uitgewezen dat TE’s wel degelijk een bijdrage leveren aan de overleving van een drager, namelijk door de expressie van andere genen te reguleren. (Biémont & Vieira, 2006) Dit is zeer interessant aangezien het tegenvoorbeeld van Godfrey-Smith weerlegd wordt en dit als gevolg zou kunnen hebben dat zijn twee extra voorwaarden overbodig zijn. Dit is echter niet het geval. Eén van Godfrey-Smiths gelijkaardige tegenvoorbeelden (‘segregation distorter genes’) blijft immers overeind. (Larracuenta & Daven, 2012)

ook 'The Modern History Theory'. Het explanandum omschrijft hij als 'het recente behoud van een eigenschap door natuurlijke selectie'. (Godfrey-Smith, 1994, p. 344) Het begrip 'recent' is echter zeer vaag en dient te worden gepreciseerd. Volgens Godfrey-Smith is het slechts mogelijk is om de betekenis van 'recent' te preciseren indien er divergentie optreedt tussen de historische verklaring (bv. 'heeft een isolerend effect') van een bepaalde eigenschap (bv. veren) en de verklaring vanuit het nabije verleden (bv. 'maakt het mogelijk om te vliegen'). In dat geval wordt 'recent' bepaald als 'vanaf het tijdstip waarop de divergentie optreedt'. (Godfrey-Smith, 1994, pp. 356-357)

Hoewel de theorie van Godfrey-Smith ontkomt aan enkele voorbeelden die een probleem vormen voor Millikans theorie, is zijn werk dus niet helemaal overtuigend. Ik vat Godfrey-Smiths theorie kort samen: het explanans is een *function ascription* en, hoewel hij zich afzet tegen enkele opvattingen van Millikan, incorporeert hij enkele aspecten van haar werk in zijn definitie van functie:

"The function of *m* is to *F* iff: (i) *m* is a member of family *T*, (ii) members of family *T* are components of biologically real systems of type *S*, (iii) among the properties copied between members of *T* is property or property cluster *C*, which can do *F*, (iv) one reason members of *T* such as *m* exist now is the fact that past members of *T* were successful under selection in the recent past, through positively contributing to the fitness of systems of type *S*, and (v) members of *T* were selected because they did *F*, through having *C*." (Godfrey-Smith, 1994, p. 359)

David J. Buller is een vijfde auteur die de etiologische benadering onderschrijft. In zijn artikel 'Etiological Theories of Function – a Geographical Survey' beschrijft hij uitgebreid de verschillen en gelijkenissen tussen de benaderingen van Millikan en Godfrey-Smith. (Buller, 1998) Bovendien geeft hij aan welke auteurs nog belangrijke bijdragen hebben geleverd aan wat Boorse de *selected effects* benadering noemt, namelijk Paul E. Griffiths (Griffiths, 1992, 1993), Elliott Sober (Sober, 1993) en Collin Allen & Marc Bekoff (Allen & Bekoff, 1995).

Binnen de *selected effects* benadering worden functionele verklaringen als volgt gekarakteriseerd. Het explanandum is de aanwezigheid van een eigenschap, en het explanans is een *function ascription*. 'Functie' wordt gedefinieerd als 'een effect van een eigenschap dat verantwoordelijk is voor de selectie van die eigenschap'. Functionele verklaringen zijn dus teleologisch en uit die teleologie komt een zekere normativiteit voort. Zowel de teleologie als de normativiteit worden genaturaliseerd op basis van het mechanisme van natuurlijke selectie.

### 1.4.2 De systemische benadering

Een tweede belangrijke benadering is de zogenaamde systemische benadering. Let wel: niet alle auteurs gaan hiermee akkoord. Zo beschouwen auteurs die de etiologische of *selected effects* benadering onderschrijven de systemische benadering in het beste geval als een waardevolle aanvulling op hun aanpak. (Godfrey-Smith, 1994; Millikan, 2002)

De belangrijkste auteur binnen de systemische benadering is ongetwijfeld Robert Cummins. (Cummins, 1977, 1983) Hij geeft de systemische benadering vorm in het artikel '*Functional Analysis*'. (Cummins, 1975) In het eerste deel van dat artikel argumenteert hij uitgebreid dat zowel Hempels benadering als de etiologische benadering onhoudbaar zijn. (Cummins, 1975, pp. 741-757) Vervolgens zet Cummins zijn eigen karakterisering uiteen. (Cummins, 1975, pp. 757-765) De omschrijving van het explanandum leidt hij in aan de hand van de volgende idee:

"If the function of  $x$  in [system]  $s$  is to  $\emptyset$ , then  $x$  has a disposition to  $\emptyset$  in  $s$ ." (Cummins, 1975, p. 758)

Het toeschrijven van een functie impliceert volgens Cummins dus altijd het toeschrijven van een dispositie. Hij stelt bovendien dat bij een *function ascription* altijd een wetmatige regelmatigheid wordt verondersteld die de dispositie verklaart:

"The regularity associated with a disposition – call it the dispositional regularity – is a regularity that is special to the behavior of a certain kind of object and obtains in virtue of some special fact(s) about that kind of object." (Cummins, 1975, p. 758)

Het explanandum van een functionele verklaring wordt door Cummins gedefinieerd als 'de manifestatie van een dispositie gegeven de vereiste omstandigheden.' (Cummins, 1975, p. 758) In de secundaire literatuur wordt vaak een eenvoudigere uitdrukking gehanteerd, namelijk 'de capaciteit van een systeem'. (Millikan, 1989c) (Davies, 2001) Het explanans definieert Cummins als een *function ascription*. Zijn definitie van het begrip 'functie' wordt het best begrepen in relatie tot de 'analytische strategie', een manier waarop volgens Cummins functionele verklaringen kunnen worden opgesteld. Kort samengevat houdt de strategie in dat de te verklaren capaciteit van een systeem wordt opgedeeld in verschillende subcapaciteiten die toebehoren toe componenten van het systeem. (Cummins, 1975, p. 759)



Hij illustreert de analytische strategie aan de hand van de verschillende productielijnen van een bepaald eindproduct:

“Production is broken down into a number of distinct tasks. Each point on the line is responsible for a certain task, and it is the function of the workers/machines at that point to complete that task. If the line has the capacity to produce the product, it has it in virtue of the fact that the workers/machines have the capacities to perform their designated tasks, and in virtue of the fact that when these tasks are performed in a certain organized way – according to a certain program – the finished product results.”<sup>9</sup>  
(Cummins, 1975, p. 760)

Het voorbeeld van de productielijn is niet enkel waardevol als een illustratie van de analytische strategie, maar maakt het ook mogelijk om Cummins' definitie van 'functie' beter te begrijpen. Deze definitie gaat als volgt:

“X functions as a  $\emptyset$  in s (or the function of X in s is to  $\emptyset$ ) relative to an analytic account A of s's capacity to  $\psi$  by, in part, appealing to the capacity of X to  $\emptyset$  in s.” (Cummins, 1975, p. 762)

Voor de volledigheid geef ik nog aan dat volgens Cummins niet voor elk explanandum een verklaring kan worden opgesteld op basis van de analytische strategie. Opdat de analytische strategie een verklaring zou opleveren, moet de relatie tussen het explanandum en de componenten die de subcapaciteiten uitvoeren, beantwoorden aan drie criteria. Het eerste criterium houdt in dat de subcapaciteiten 'minder complex' moeten zijn dan de geanalyseerde capaciteit. (Cummins, 1975, p. 764). Het tweede criterium stelt dat subcapaciteiten van een 'ander type' moeten zijn dan de geanalyseerde capaciteit'. (Cummins, 1975, p. 764) Het derde criterium zegt dat de componenten die deel uitmaken van het systeem op een 'relatief complexe manier' georganiseerd moeten zijn. (Cummins, 1975, p. 764) Hoe frases als 'minder complex' en 'ander type' precies moeten worden opgevat geeft Cummins nergens aan. Wat hij wel doet, is aangeven dat 'het kloppende geluid dat het hart maakt' niet functioneel verklaard kan worden. De relatie tussen het geluid en het hart beantwoordt immers niet aan de drie criteria. Verder specificeert Cummins ook nog wat er kan gebeuren wanneer de relatie tussen een explanandum en zijn componenten niet beantwoordt aan de drie criteria: men kan gebruik maken van de subsumptiestrategie.

---

<sup>9</sup> In de uiteenzetting van de analytische strategie verkiest Cummins het begrip 'capaciteit' boven 'dispositie'. De betekenis blijft echter dezelfde.

Die strategie houdt in dat het verband tussen bepaalde gebeurtenissen en manifestaties van disposities wordt weergegeven als instanties van een algemene wet. De subsumptiestrategie verklaart dus geen manifestaties van disposities in specifieke objecten, maar is gericht op disposities die in verschillende objecten aanwezig kunnen zijn. (Cummins, 1975, pp. 758-759) Cummins illustreert de subsumptiestrategie aan de hand van de dispositie van sommige voorwerpen om, nadat ze worden ondergedompeld in water, 'uit eigen beweging' te stijgen. Hij noemt deze dispositie 'elevatorcy'.<sup>10</sup> Elevancy wordt verklaard door de dispositie te classificeren onder de wet van Archimedes. Deze wet stelt dat de opwaartse kracht die een lichaam ondervindt in een vloeistof even groot is als het gewicht van de verplaatste vloeistof. Bij een 'elevator' voorwerp is de opwaartse kracht groter dan het gewicht van het voorwerp, en dit zal ervoor zorgen dat het voorwerp stijgt wanneer het onder water wordt losgelaten. (Cummins, 1975, p. 759)

Een tweede belangrijke auteur binnen de systemische benadering is Carl Craver. (Craver, 2001) Cravers' voornaamste zorg is dat Cummins' theorie op bepaalde vlakken onvoldoende is uitgewerkt. Zo zegt hij onder meer het volgende over Cummins' drie criteria:

"[...] [Cummins three criteria] do point to important symptoms of interesting analytic explanations, but they do not in any way characterize what makes those explanations interesting. And without such detail about the character of causal/mechanical explanations, one is left with an underspecified notion of a role function." (Craver, 2001, p. 57)

In een poging om Cummins' ideeën te 'verbeteren' zonder al te sterk in te grijpen op zijn systemische theorie stelt Craver voor om het vage concept 'systeem' dat van centraal belang is voor de analytische strategie, te vervangen door het meer specifieke begrip 'mechanisme'. (Craver, 2001, p. 57) Craver definieert het begrip 'mechanisme' als 'gekenmerkt door een actieve spatiale en temporele organisatie die toelaat om  $\psi$  te doen'. (Craver, 2001, pp. 59-60) Uit die definitie volgt dat het de *details* zijn die bijdragen tot inzicht in een capaciteit van een mechanisme. Cummins' paradigmatische voorbeeld van de productielijn moet volgens Craver dan ook worden aangevuld met informatie over de (spatiale en temporele) organisatie van elke component die deel uitmaakt van het mechanisme. (Craver, 2001, pp. 58-62)

Ook het auteursduo Ron Amundson en George Lauder levert een belangrijke bijdrage aan de systemische benadering. (Amundson & Lauder, 1994) Zij promoten de benadering door

---

<sup>10</sup> Cummins ontleent het voorbeeld van 'elegancy' van Brian O' Shaughnessy. (O'Shaughnessy, 1970)

er op te wijzen dat ze niet kan worden weggedacht uit verscheidene wetenschappelijke onderzoeksdomeinen. Ze focussen hierbij in eerste instantie op biologische disciplines. In sommige van die disciplines is de systemische benadering gewoonweg dominant, dat wil zeggen: het domein is niet te vatten zonder deze insteek. Een goed voorbeeld hiervan is de anatomie:

“Apart from the issue of unutilized functions, Cummins’s concept of function matches the anatomists. Functional anatomists typically analyze integrated character complexes which have significant biological roles. An anatomist might choose to analyze the crushing capacity of the jaw of a particular species. Cummins’s *s* is the jaw, and *G* the capacity to crush things.” (Amundson & Lauder, 1994, p. 450)

Binnen andere disciplines is de systemische benadering niet zozeer dominant, maar wel onmisbaar. Een goed voorbeeld hiervan is de evolutionaire biologie. Hoewel binnen dit onderzoeksdomein voornamelijk de *selected effects* benadering wordt toegepast, is de systemische benadering onmisbaar. Er bestaat immers zelden voldoende bewijs voor de claim dat een bepaalde eigenschap in het verleden geselecteerd werd omwille van haar effecten. (Amundson & Lauder, 1994, pp. 461-463) Onderzoekers moeten zich dan ‘tevreden stellen’ met een systemische verklaring van de waargenomen eigenschappen.

Nog een auteur die een belangrijke rol speelt binnen de systemische benadering is Paul Davies. In zijn boek ‘*Norms of Nature*’ werkt hij niet alleen een zeer gedetailleerde theorie uit over functionele verklaringen, maar gaat daarnaast uitgebreid in op typische kritieken die worden geleverd op de systemische benadering. (Davies, 2001) Eén van die kritieken is doorgaans afkomstig van aanhangers van de *selected effects* benadering en houdt in dat de systemische benadering niet toelaat om over *malfunctions* te spreken. (Millikan, 1989c, pp. 294-295; Neander, 1991b, pp. 181-182) Davies gaat in tegen deze kritiek door de onmogelijkheid van het toekennen van *malfunctions* te erkennen, maar tevens te beargumenteren dat dit geen zwakte vormt van de systemische benadering. (Davies, 2000) Het niet kunnen spreken over *malfunctions* vormt immers enkel een probleem wanneer functionele categorieën worden beschouwd als normatieve categorieën<sup>11</sup>: uit de idee dat categorieën normatief geladen zijn, volgt dat er ‘iets mis is’ met eigenschappen die deel uitmaken van een categorie maar niet beantwoorden aan de norm, namelijk het veroorzaken van een bepaald effect. Davies stelt echter dat functionele categorieën niet normatief zijn en definieert categorieën als verzamelingen van eigenschappen die dezelfde functie hebben,

---

<sup>11</sup> Ik besprak het verband tussen normatief geladen functionele categorieën en het spreken over *malfunctions* in sectie 1.4.1.

los van het ontstaan van die eigenschappen. Het spreken over *malfunctions* wordt op die manier irrelevant: een eigenschap die misvormd is of aangetast en daardoor geen functie uitoefent behoort niet tot een functionele categorie. Samengevat geldt volgens Davies dat een eigenschap ofwel een functie heeft, en dus behoort tot een functionele categorie, of geen functie heeft, en dus niet behoort tot een functionele categorie. (Davies, 2000)

Binnen de systemische benadering worden functionele verklaringen als volgt gekarakteriseerd. Het explanandum is de capaciteit van een systeem, en het explanans is een *function ascription*. 'Functie' wordt gedefinieerd als de manier waarop een onderdeel bijdraagt tot een capaciteit van het systeem waar het een onderdeel van is. Functionele verklaringen zijn dus ahistorisch en niet normatief geladen.

### 1.4.3 De *goal directed* benadering

In tegenstelling tot de voorgaande benaderingen is de *goal directed* benadering geen homogene stroming waarbinnen auteurs elkaars werk verder aanvullen en verfijnen. Het is eerder een heterogeen amalgaam van theorieën van auteurs die de idee delen dat functies steeds op causale wijze bijdragen tot het bereiken of onderhouden van bepaalde *goals*. Deze *goals* zijn uitiem steeds terug te brengen tot overleving en reproductie. (Boorse, 1976; Nagel, 1977)

Eén van de eerste auteurs die een bijdrage heeft geleverd aan de *goal directed* benadering is Ernst Nagel. (Nagel, 1961, 1977, 1979) Om zijn bijdrage te begrijpen is het nodig om kort zijn onderscheid tussen *function ascriptions* en functionele verklaringen toe te lichten. Het verschil tussen beiden is volgens Nagel hoofdzakelijk grammaticaal: in een *function ascription* wordt *expliciet* een functie toegeschreven aan een bepaald object of een proces terwijl dit niet het geval is bij functionele verklaringen.

Voor zijn theorie over functionele verklaringen vertrekt Nagel van Hempels' karakterisering: een functionele verklaring bestaat uit een explanandum en een explanans en heeft een deductieve structuur. (Nagel, 1977, p. 280) Nagel voert wel twee aanpassingen door aan Hempels werk om te voorkomen dat het probleem van functionele equivalenten zich zou stellen. Omdat die aanpassingen binnen de hedendaagse discussie unaniem worden verworpen, ga ik er niet dieper op in. Merk op dat Nagels karakterisering, overeenkomstig Hempels werk, niet uitgesproken *goal directed* is. Zijn theorie over *function ascriptions* is dat wel:

“A functional statement of the form: a function of item *i* in system *s* and environment *E* is *F*, presupposes (though it may not imply) that *S* is goal-directed to some goal *G*, to the realization or maintenance of which *F* contributes.” (Nagel, 1977, p. 297)

Een meer recente bijdrage aan de *goal directed* benadering is afkomstig van Christopher Boorse. Zijn theorie over functionele verklaringen verschilt sterk van die van Nagel. Ten eerste benadrukt Boorse dat de *goal directed* benadering ahistorisch is. (Boorse, 1976, 1977, 2002) Functionele verklaringen worden volgens Boorse geconstrueerd zonder te verwijzen naar de evolutionaire geschiedenis van een bepaalde eigenschap. Sterker nog, vanuit het standpunt van de *goal directed* benadering is geschiedenis irrelevant. (Boorse, 1976) Deze stelling wordt uitgebreid beargumenteerd. Ten eerste toont Boorse aan dat de etiologische benadering, die uitgesproken historisch is, hoogst problematisch is. Boorse doet dit door middel van tegenvoorbeelden die de contra-intuïtieve gevolgen van enkele fundamentele aannames van de *selected effects* benadering blootleggen. Ik besprak al zijn voorbeeld van de horzel en de bange boer in sectie 1.4.1 Ten tweede haalt Boorse het volgende klassieke argument aan dat ook door verscheidene andere auteurs die de *goal directed* benadering onderschrijven gehanteerd wordt:

“When, Harvey, say, claimed that the function of the heart is to circulate the blood, he did not have natural selection in mind. Nor does this mean that pre-evolutionary physiologists must therefore have believed in a divine designer. The fact is that in talking of physiological functions, they did not mean to be making historical claims at all.” (Boorse, 1976, p. 74)

De *goal directed* benadering is volgens Boorse echter niet alleen ahistorisch, maar staat bovendien los van natuurlijke selectie. Het is immers mogelijk dat een bepaalde eigenschap bijdraagt tot overleving en reproductie zonder dat de eigenschap hiervoor geselecteerd is, bijvoorbeeld omdat er binnen de gegeven populatie geen ‘concurrerende eigenschappen’ aanwezig zijn of omdat er zich geen mutaties voordoen. (Boorse, 2002, p. 74) In tegenstelling tot Nagel definieert Boorse het explanandum als ‘de bijdrage die elk deel levert aan een *goal directed* systeem’ en sluit op dit vlak dicht aan bij de systemische benadering. (Boorse, 1976, p. 75)

De betekenis van het begrip ‘*goal directed*’ verduidelijkt Boorse in volgend fragment.

“To say that an action or a process *A* is directed to the goal *G* is to say not only that *A* is what is required for *G*, but also that within some range of environmental variation *A* would have been modified in whatever way was required for *G*.” (Boorse, 1976, p. 78)

Het explanans definieert Boorse als een *function ascription* en het begrip ‘functie’ wordt, overeenkomstig het basisidee, gedefinieerd als ‘een causale bijdrage aan een *goal state*’. (Boorse, 1976, pp. 77-78) Uit bovenstaande beschrijving van ‘*goal directed*’ volgt dus dat een eigenschap slechts een functie heeft wanneer het onder veranderende omgevingsomstandigheden bijdraagt tot een *goal*. Ten slotte maakt Boorse een onderscheid tussen ‘zwakke functies’ en ‘sterke functies’. Toevallige bijdragen tot een *goal* zijn zwakke functies, terwijl regelmatige bijdragen tot een *goal* sterke functies zijn. (Boorse, 1976, p. 80) Aangezien het zeer moeilijk is om toevalligheden te onderscheiden van (wetmatige) regelmatigheden, is het onderscheid tussen sterke en zwakke functies is niet eenduidig vast te leggen. Boorses benadering is niet alleen om die reden, maar ook om andere redenen sterk bekritiseerd. Hij heeft op zijn beurt veel van die kritiek weerlegd door bepaalde aspecten van zijn benadering te verduidelijken of lichtjes aan te passen. Ik geef één voorbeeld.<sup>12</sup> Melander en Neander, die beide de *selected effects* benadering onderschrijven, stellen dat het Boorses benadering aan verklarende kracht ontbreekt aangezien ze niet toelaat de aanwezigheid van eigenschappen te verklaren. (Melander, 1997; Neander, 1983) In zijn weerwoord stelt Boorse dat er geen sluitend argument bestaat voor de idee dat een functionele verklaring de aanwezigheid van een eigenschap moet verklaren. Dus, zelfs indien zijn benadering niet toelaat om de aanwezigheid van eigenschappen te verklaren, vormt dit geen probleem. (Boorse, 2002, pp. 78-80) Het is duidelijk dat dit twistpunt rechtstreeks voortkomt uit tegenstrijdige intuïties.

Een andere auteur die frequent tot de *goal directed* benadering wordt gerekend, is Frederik Adams. Een belangrijke reden hiervoor is zijn artikel ‘*A Goal-State Theory of Function Attributions*’.<sup>13</sup> (Adams, 1979) Net zoals Nagel, start Adams van het volgende Hempeliaanse idee:

“There must be a benefit conferred upon a system before a function can be attributed to what produced the benefit. Further, the benefit must be one which is a necessary condition for the system’s well-functioning.” (Adams, 1979, p. 498)

---

<sup>12</sup> Voor een volledig overzicht van de verschillende commentaren en de manier waarop Boorse ze weerlegt, zie (Boorse, 2002).

<sup>13</sup> Hijzelf schrijft echter in een ander artikel dat hij de etiologische benadering aanhangt. (Enç & Adams, 1992) Echter, aangezien Adams niet specificeert hoe hij de etiologische benadering invult (en het dus niet is uitgesloten dat die invulling aansluit bij de invulling van de *goal directed* benadering) verkies ik de secundaire literatuur te volgen.

Voor de verdere uitwerking van zijn theorie over functies en functionele verklaringen doet Adams een beroep op de cybernetica. Aangezien dat onderzoeksdomein strikt genomen geen deel uitmaakt van 'de biologie' ga ik er niet dieper op in.

Tot slot vermeld ik nog enkele andere auteurs die hebben bijgedragen tot de *goal directed* benadering: Andrew Woodfield (Woodfield, 1976), Lowell Nissen (Nissen, 1997), Sommerhof (Sommerhoff, 1950, 1959), Braithwaite (Braithwaite, 1953) en Beckner (Beckner, 1959).

Binnen de *goal directed* benadering worden functionele verklaringen als volgt gekarakteriseerd. Het explanandum is de bijdrage die een eigenschap levert aan een systeem dat gericht is op overleven en reproducieren, en het explanans is een *function ascription*. 'Functie' wordt gedefinieerd als de causale bijdrage van een eigenschap tot een *goal* die ultiem gerelateerd is aan overleving en reproductie. Deze samenvatting is helaas niet helemaal representatief aangezien de *goal directed* benadering zeer heterogeen is.

#### 1.4.4 De *propensity* benadering

Een vierde benadering is de *propensity* benadering. Deze benadering vertoont sterke gelijkenissen met de *goal directed* benadering. Toch bestaat er een belangrijke reden waarom er in de literatuur toch een onderscheid wordt gemaakt. De term '*propensity*', die het best vertaald wordt als 'neiging' of 'dispositie', verwijst rechtstreeks naar die reden. Ik kom hier zo meteen op terug.

De auteur John Canfield ligt met zijn artikel 'Teleological Explanation in Biology' aan de basis van de benadering.<sup>14</sup> (Canfield, 1964) In het artikel definieert hij het explanans en het explanandum van een functionele verklaring. Het is belangrijk te weten dat Canfield het begrip 'functie' opvat als een teleologisch begrip. Verklaringen waarin het begrip 'functie' voorkomen, noemt hij daarom 'teleologische verklaringen' in plaats van 'functionele verklaringen'. (Canfield, 1964, p. 285)

Het explanans van een functionele verklaring is volgens Canfield een teleologische *function ascription*. Echter, aangezien teleologisch taalgebruik in de biologie best wordt vermeden, geeft Canfield aan dat functionele verklaringen altijd vertaald kunnen worden in non-

---

<sup>14</sup> Canfield maakte zelf geen gebruik van termen als '*propensity*' of 'dispositie'. Los van deze terminologische kwestie wordt hij door latere auteurs weldegelijk aanzien als de grondlegger van deze benadering.

teleologische termen. Hij werkt een schema uit dat teleologische *function ascriptions* vertaalt in non-teleologische termen:

“A function of *I* (in *S*) is to do *C* means *I* does *C*; and if, ceteris paribus, *C* were not done in an *S*, then the probability of that *S* surviving or having descendants would be smaller than the probability of an *S* in which *C* is done surviving or having descendants.” (Canfield, 1964, p. 292)

Het explanandum van een functionele verklaring stelt Canfield gelijk aan ‘het effect van een eigenschap dat nuttig is voor organismen die over de eigenschap beschikken’. (Canfield, 1964, p. 295) Deze definitie van het explanandum verschilt sterk van de dominante invulling van het explanandum als ‘de aanwezigheid van een eigenschap’ die voornamelijk wordt gehanteerd binnen de *selected effects* benadering. Canfield verdedigt zijn omschrijving van het explanandum door te verwijzen naar de wetenschappelijke praktijk: wanneer wetenschappers de functie van een orgaan willen achterhalen, bestaat de voornaamste methode eruit het orgaan te verwijderen en de kwalijke gevolgen te bestuderen. Volgens Canfield vormt dit een duidelijke illustratie van het feit dat onderzoekers geïnteresseerd zijn in effecten van eigenschappen die nuttig zijn voor organismen. (Canfield, 1964, p. 286)

Een andere protagonist binnen de *propensity* benadering is Michael Ruse. (Ruse, 1971) Ook Ruses werk focust op teleologisch taalgebruik in de biologie. Zeer relevant in deze context is zijn kritiek op de *goal directed* benadering. Deze kritiek laat immers toe het verschil tussen de *goal directed* benadering en de *propensity* benadering toe te lichten. Zoals eerder vermeld kan binnen de *goal directed* benadering een eigenschap slechts een functie hebben wanneer ze op causale wijze bijdraagt tot een *goal* binnen variërende omgevingsomstandigheden. Ruse verwerpt die eis. Hij vindt het, als aanhanger van de *propensity* benadering, voldoende dat het effect van een eigenschap de dispositie (of *propensity*) heeft tot het bijdragen aan een *goal*, of zoals Ruse het stelt:

“[I]t would be quite proper to talk of an organism being well adapted to a particular environment even though it was impossible for the organism to respond to any change.” (Ruse, 1971, p. 91)

Ten slotte speelt ook het auteursduo Bigelow en Pargetter een belangrijke rol binnen de *propensity* benadering. (Bigelow & Pargetter, 1987) Hun theorie is echter vrij alternatief: ze baseren hun theorie op persoonlijke intuïties omtrent het begrip ‘*fitness*’, aangezien er volgens hen een sterke analogie bestaat tussen dit begrip en ‘functie’.



Volgens Bigelow en Pargetter gaat er een verklarende kracht uit van het toeschrijven van *fitness* aan een organisme: het beschikken over een hogere *fitness* vormt de verklaring van de hogere overlevingskans van een organisme. Uit de verklarende kracht van het begrip '*fitness*' volgt dat de *fitness* van een organisme niet retrospectief<sup>15</sup> kan worden beoordeeld. Dit zou immers impliceren dat de betekenis van het begrip '*fitness*' wordt gereduceerd tot het feit dat sommige organismen overleven terwijl andere organismen dat niet doen en op die manier wordt '*fitness*' ontdaan van alle verklarende kracht. (Bigelow & Pargetter, 1987, p. 190) Om een dergelijke situatie te vermijden moet het begrip '*fitness*' volgens Bigelow en Pargetter begrepen worden als een dispositie die gericht is op de toekomst:

"It [fitness] is, roughly, a dispositional property of an individual (or species) in an environment, which bestows on that individual (or species) a certain survival potential or reproductive advantage. This is a subjunctive property: it specifies what will happen or what is likely to happen in the right circumstances [...]. And such a subjunctive property supervenes on the morphological characters of the individual (or species)." (Bigelow & Pargetter, 1987, p. 190)

De verklarende kracht die uitgaat van het toeschrijven van *fitness* als dispositie wordt duidelijk in gevallen waar de omgevingsomstandigheden gunstig zijn en de dispositie tot *fitness* gemanifesteerd wordt. De overleving of reproductie van een organisme (of soort) wordt dan verklaard door de *fitness* die eerder werd toegeschreven aan het organisme. (Bigelow & Pargetter, 1987, p. 190)

Naar analogie met het begrip '*fitness*', zien Bigelow en Pargetter ook '*functie*' als de dispositie van een eigenschap tot het bijdragen aan de overleving of reproductie van een organisme. (Bigelow & Pargetter, 1987, p. 193) En, net zoals bij *fitness*, komt ook de functie van een eigenschap pas tot uiting in de juiste omgevingsomstandigheden, hier begrepen als de natuurlijke habitat van een eigenschap. Het begrip '*habitat*' wordt zeer ruim ingevuld en kan zowel verwijzen naar de fysische omgeving van een organisme, als naar het organisme zelf als de omgeving van een orgaan. (Bigelow & Pargetter, 1987, p. 192)

Met andere woorden, volgens Bigelow en Pargetter verklaart een *function ascription* op welke manier de functioneel gekarakteriseerde eigenschap bijdraagt tot de overleving of reproductie van een organisme binnen de natuurlijke habitat. Hiermee is meteen ook Bigelow en Pargetters karakterisering van functionele verklaringen samengevat: het explanans is een *function ascription* en het begrip '*functie*' wordt gedefinieerd als 'de dispositie tot het bijdragen aan de overleving of reproductie van een organisme'. Het explanandum is de

---

<sup>15</sup> Met 'retrospectief' bedoelen Bigelow en Pargetter 'nadat is vastgesteld dat bepaalde organismen hebben overleefd terwijl andere organismen gestorven zijn'. (Bigelow & Pargetter, 1987, p. 190)

manier waarop de functioneel gekarakteriseerde eigenschap in zijn natuurlijke omgeving bijdraagt tot de overleving of reproductie van een organisme.

Het is niet onbelangrijk om te vermelden dat Bigelow en Pargetter toegeven dat hun theorie enkele zwaktes vertoont. Ten eerste hebben ze geen strenge definiëring gegeven van de frase '*propensity* tot het bijdragen aan de overleving of reproductie van een organisme'. (Bigelow & Pargetter, 1987, p. 194) Ten tweede stelt zich een probleem wanneer de omgeving van een eigenschap plots verandert aangezien de frase 'de juiste omgevingsomstandigheden van een eigenschap' begrepen wordt als 'de natuurlijke habitat van een eigenschap'. Bigelow en Pargetter lossen dat probleem op door te stellen dat in geval van verandering van omgeving initieel nog steeds verwezen moet worden naar de oorspronkelijke natuurlijke habitat. Pas na verloop van tijd wordt de 'nieuwe omgeving' de natuurlijke habitat. Hoeveel tijd er moet verstrijken is echter onduidelijk. (Bigelow & Pargetter, 1987, p. 192)

Binnen de *propensity* benadering worden functionele verklaringen als volgt gekarakteriseerd. Het explanandum is de manier waarop een eigenschap in zijn natuurlijke omgeving bijdraagt tot de overleving of reproductie van een organisme, en het explanans is een *function ascription*. 'Functie' wordt gedefinieerd als de dispositie van een eigenschap om bij te dragen tot de overleving of reproductie van het organisme.

## Besluit

In dit hoofdstuk besprak ik kort de hedendaagse discussie over functionele verklaringen. Ik startte met Hempels' werk over functionele analyses en hoe dit werk de aanzet vormt voor de ontwikkeling van vier belangrijke nieuwe benaderingen in de jaren '70, zijnde (i) de *selected effects* benadering, (ii) de systemische benadering, (iii) de *goal directed* benadering, en (iv) de *propensity* benadering. Vervolgens onderscheidde ik vijf belangrijke tendensen die alle benaderingen en hun onderlinge verhouding kenmerken. Tot slot besprak ik de vier benaderingen aan de hand van hun belangrijkste auteurs.

Nu dit laatste gebeurd is, is het nuttig om voor de aanvang van het volgende hoofdstuk nog even na te gaan op welke manier precies de vijf eerder besproken tendensen worden geïllustreerd in de bespreking van de vier benaderingen. De eerste tendens komt erop neer dat het explanans altijd wordt beschreven als een *function ascription*. Die tendens wordt dan ook duidelijk geïllustreerd in het werk van elke auteur die ik heb aangehaald. De tweede tendens houdt in dat auteurs doorgaans vanuit een bepaald onderzoeksdomein deelnemen

aan de discussie. Dit is duidelijk van toepassing op het werk van Millikan en Adams. (Millikan, 1984, 1989c) (Adams, 1979) Zij nemen deel aan de discussie vanuit respectievelijk de *Philosophy of Mind and Language* en de cybernetica. Bij andere auteurs is het minder belangrijk te weten vanuit welk domein ze opereren om hun karakterisering van functionele verklaringen te begrijpen. Daarom heb ik nagelaten telkens aan te geven vanuit welk onderzoeksdomein een auteur deelneemt aan de discussie. Ter illustratie van de tweede tendens geef ik nu wel enkel voorbeelden: Allen en Bekoff zijn cognitief-ethologen, Lauder is een evolutionair bioloog, Boorse en Canfield zijn taalfilosofen, Neander en Godfrey-Smith zijn actief in de *Philosophy of Mind* en de filosofie van de biologie, Schwartz is een bioeticus, en Buller, Nagel en Enç zijn wetenschapsfilosofen. De derde tendens is dat auteurs veel aandacht besteden aan het weerleggen van 'concurrerende' benaderingen. Dit wordt onder meer geïllustreerd door Boorses kritiek op het werk van Wright (Boorse, 1976), Godfrey-Smiths reactie op het werk van Millikan (Godfrey-Smith, 1994), en Melander en Neander die reageren tegen Boorses beschrijving van het explanandum (Melander, 1997; Neander, 1983). Een andere, zeer goede illustratie van het polemische karakter van de hedendaagse discussie, die nog niet aan bod kwam, is het afkomstig uit het boek '*Norms of Nature*' van Davies. In dit werk argumenteert Davies dat de systemische benadering de *selected effects* benadering overbodig maakt. (Davies, 2001) De vierde tendens houdt in dat benaderingen worden uitgewerkt op basis van persoonlijke intuïties. Wrights artikel '*Functions*' vormt hiervan een zeer goede illustratie. (Wright, 1973) Wright geeft in dat artikel namelijk expliciet aan dat hij zijn theorie over functionele verklaringen gebaseerd heeft op intuïties omtrent de verklarende kracht van het begrip 'functie'. Ook bij de discussie over de noodzaak om binnen een benadering te kunnen spreken over *malfunctions* spelen persoonlijke intuïties een belangrijke rol. (Davies, 2000; Millikan, 1989c, pp. 294-295; Neander, 1991b, pp. 181-182) De vijfde en laatste tendens houdt in dat er gebruik wordt gemaakt van 'zwakke' voorbeelden ter illustratie of ter weerlegging van een theorie over functionele verklaringen. Ik heb deze voorbeelden ingedeeld in twee types: algemene en hypothetische voorbeelden. Zeer duidelijke instanties van het tweede type zijn aanwezig in het werk van Boorse en Walsh. (Boorse, 1976; Walsh, 1996) Denk maar aan het voorbeeld van de horzel en de bange boer of dat van de imaginaire springmuis. Een frequent gebruikte instantie van het eerste type is het eerder vermelde voorbeeld van 'het hart dat als functie het pompen van bloed heeft'. (Cummins, 1975; Nagel, 1977)

## Hoofdstuk 2

### Arno Wouters' alternatieve benadering van functionele verklaringen

#### Inleiding

In dit hoofdstuk bespreek ik Arno Wouters' alternatieve benadering van functionele verklaringen. Ik leid de bespreking in met een overzicht van vijf tendensen binnen de hedendaagse discussie die Wouters, vanuit zijn interesse voor functionele verklaringen in de biologie, als problematisch beschouwt. Op die manier raak ik kort Wouters' gevoeligheden aan. De rest van het hoofdstuk is gestructureerd overeenkomstig de twee fasen waarin Wouters zijn benadering ontwikkelt. In sectie 2.2.1 worden de vier invullingen van het concept 'functie' behandeld die de basis vormen voor Wouters' benadering, namelijk 'functie als activiteit', 'functie als biologische rol', 'functie als biologisch voordeel' en 'functie als geselecteerd effect'. Sectie 2.2.2 gaat over Wouters' theorie over de structuur van functionele verklaringen die worden opgesteld in de praktijk. Om zeker te zijn dat zijn theorie aansluit bij de biologische vakliteratuur heeft hij zijn theorie veelvuldig afgetoetst. Ter illustratie sluit ik dit hoofdstuk af met een bespreking van Wouters' toetsing aan het wetenschappelijke artikel '*Why Electric Fishes Swim Backwards*'.<sup>16</sup> (Lannoo & Lannoo, 1993)

#### 2.1 Argumenten voor een alternatieve benadering van functionele verklaringen

Wouters wil een theorie ontwikkelen over functionele verklaringen *in de biologie* en stelt dat er nood is aan een alternatieve benadering van functionele verklaringen omdat de hedendaagse discussie nauwelijks informatief is voor biologen. (Wouters, 2005a) Wouters onderbouwt zijn stelling met vijf argumenten. Deze argumenten zijn vaak, doch niet altijd, gerelateerd aan één van de vijf tendensen die ik in hoofdstuk één besprak. Ik zal voor elk argument aangeven welke tendens dat is.

Merk op dat de argumenten niet alleen interessant zijn om inzicht te krijgen in problematische aspecten van de hedendaagse discussie, maar kunnen ook gebruikt worden als criteria voor de evaluatie van Wouters' eigen benadering. Wouters probeert de onderliggende kwalijke tendensen immers te vermijden in zijn eigen werk.

---

<sup>16</sup> In sectie 2.2.2, alsook in sectie 2.2.3 worden een aantal voorbeelden aangehaald die gelden als illustraties. In tegenstelling tot de rest van deze secties, die sterk gebaseerd zijn op Wouters' werk, zijn deze voorbeelden eigen werk. Ik ben steeds op zoek gegaan naar nieuwe voorbeelden die analoog zijn aan diegene die Wouters gebruikt. Tenzij anders vermeld, zijn de voorbeelden dus niet overgenomen uit Wouters' werk.

- Argument I: de dominantie van de *Philosophy of Mind*.

Wouters stelt vast dat de hedendaagse discussie verward is, of, zoals hij het zelf formuleert: “different participants have different thoughts about what is really going on in the debate.” (Wouters, 2005a, p. 124) Deze verwarring is niet verwonderlijk gegeven de tweede tendens die de discussie kenmerkt: auteurs nemen deel aan de discussie vanuit een bepaald onderzoeksdomein en dit domein heeft een zeer sterke invloed op de doelstellingen, methodologie, doelstellingen, terminologie en intuïties van de auteurs.

In dit verband merkt Wouters op dat de meeste deelnemers afkomstig zijn uit de *Philosophy of Mind*. Als een gevolg daarvan is de discussie niet alleen verward, maar wordt ze bovendien gedomineerd door de onderzoeksagenda van de *Philosophy of Mind*.<sup>17</sup> Aangezien die agenda voornamelijk gefocust is op het verklaren van mentale en linguïstische fenomenen, raakt de discussie ver verwijderd van de biologische praktijk en dit is volgens Wouters een eerste reden waarom de discussie niet relevant is voor biologen. (Wouters, 2005a, p. 147)

- Argument II: overdreven focus op het normatieve karakter van ‘functie’.

Volgens Wouters bestaat er binnen de discussie een te sterke focus op het normatieve karakter van het concept ‘functie’. (Wouters, 2005a, p. 147) Deze focus is afkomstig uit de *Philosophy of Mind* waar vele normatief geladen fenomenen functioneel verklaard worden. (Denk bijvoorbeeld aan ‘representatie’ en ‘misrepresentatie’.) Dergelijke functionele verklaringen zijn echter slechts zinvol wanneer men inzicht heeft in de manier waarop ‘functie’ normatief geladen kan zijn. Zolang dit niet het geval is, wordt het probleem enkel verschoven: normatieve fenomenen worden dan verklaard door te verwijzen naar het vage concept ‘functie’. *Philosophers of mind* besteden bijgevolg veel energie aan de zoektocht naar een geschikte theorie over het normatieve karakter van ‘functie’. Die zoektocht staat in schril contrast met de biologische praktijk waar ‘functie’ zelden aanzien wordt als een normatief concept. De focus op het normatieve karakter van ‘functie’ door *philosophers of mind* die de discussie domineren, vormt volgens Wouters dan ook de tweede reden waarom de discussie niet langer informatief is voor biologen. Ook deze reden is nauw verbonden met de tweede tendens. Daarnaast speelt ook de vierde tendens, die van de leidende intuïties een belangrijke rol: de opvatting dat ‘functie’

---

<sup>17</sup> Wouters verwijst in deze context naar het werk van Millikan (Millikan, 1984), Papineau (Papineau, 1987) en Dretske (Dretske, 1988).

normatief geladen is, komt immers grotendeels voort uit de intuïties van *philosophers of mind*.

- Argument III: onvoldoende aandacht voor functionele verklaringen.

Volgens Wouters wordt er in de discussie, ten gevolge van de inspanningen die worden geleverd om de normativiteit van 'functie' te naturaliseren, onvoldoende aandacht besteed aan functionele verklaringen. Dit is opnieuw grotendeels een gevolg van de tweede en de vierde tendens. Hij merkt bovendien op dat, wanneer er aandacht wordt besteed aan functionele verklaringen, de structuur van het explanans altijd wordt beschreven als 'het toeschrijven van een functie, of kortweg een *function ascription*. Dit valt samen met de eerste tendens. (Wouters, 2003, p. 659) Wouters is er echter van overtuigd dat die beschrijving de zaken te eenvoudig voorstelt. Functionele verklaringen die worden opgesteld in de biologische praktijk hebben volgens hem een veel complexere structuur.<sup>18</sup> (Wouters, 2005a, p. 132) Het gebrek aan aandacht voor (de complexiteit van) functionele verklaringen uit de praktijk vormt de derde reden waarom de discussie volgens Wouters nauwelijks relevant is voor biologen.

- Argument IV: geen aansluiting bij de wetenschappelijke praktijk.

Wouters' vierde argument voor de stelling dat de hedendaagse discussie irrelevant is voor biologen houdt in dat de discussie nauwelijks aansluit bij de biologische praktijk. Het gebrek aan aansluiting wordt slechts gedeeltelijk verklaard door het feit dat veel auteurs die deelnemen aan de discussie niet-biologen zijn, i. e. de tweede tendens. Een andere belangrijke factor is dat auteurs die deelnemen vanuit de (filosofie) van de biologie zich doorgaans baseren op persoonlijke intuïties bij het uitwerken van een theorie over functionele verklaringen. (Wouters, 2005a, p. 148) Dit is wat ik in hoofdstuk één beschreef als de vierde tendens. Omdat zelden de inspanning wordt geleverd die intuïties expliciet te gronden in de biologische praktijk, is de discussie ongefundeerd. Bijgevolg kan ze niet ten gronde gevoerd worden. Over smaak valt immers niet te twisten. De derde tendens die wijst op het polemische karakter van de hedendaagse discussie wordt dus ten dele verklaard op basis van de vierde tendens.

---

<sup>18</sup> Ik ga uitgebreid in op Wouters' visie op de structuur van het functionele explanans in sectie 2.2.

- Argument V: het gebruik van mythes.

Het vijfde argument dat Wouters aanhaalt voor zijn stelling, is dat in de discussie vaak onwetenschappelijke voorbeelden worden gebruikt, i. e. de vijfde tendens. Omdat de voorbeelden steeds herhaald worden door niet-biologen en bijgevolg zeer hardnekkig zijn, spreekt Wouters zelfs over 'mythes'. Hoewel dergelijke mythes niet noodzakelijk onwaar zijn, stellen ze de realiteit vaak te eenvoudig voor. Een goed voorbeeld van een mythe is 'de kameleon die zijn huidpatroon aanpast aan de omgeving om te ontsnappen aan predators'.<sup>19</sup> (Wouters, 2005a, p. 148)

Merk op dat 'mythes' doorgaans geconstrueerd worden louter op basis van persoonlijke intuïties. Ook de vierde tendens is bijgevolg onderliggend aan het vijfde argument.

## 2.2 Wouters' alternatieve benadering op basis van de biologische praktijk

### 2.2.1 Wouters' vier invullingen van de notie 'functie'<sup>20</sup>

#### A) 'Functie als activiteit' (F1)

De term 'functie' wordt door biologen vaak gebruikt om de activiteit van een item<sup>21</sup> te onderscheiden van de vorm. (Wouters, 2003, p. 636) Bijvoorbeeld: de wenkbrauw kan omschreven worden als 'de met gezichtshaar begroeide botrand boven het oog', terwijl de *functie* van wenkbrauwen erin bestaat te voorkomen dat zweet in de ogen terecht komt. (Silapunt et. al., 2004) Wouters noemt deze invulling 'functie als activiteit' of 'functie 1' (F1).

<sup>19</sup> In werkelijkheid varieert de kleur van een kameleon naargelang de predator die hem bedreigt. Slangen nemen bijvoorbeeld een beperkt kleurspectrum weer en benaderen hun prooi doorgaans van onderen (dus met veel tegenlicht). Het is dan voldoende dat een kameleon lichter kleurt opdat hij gecamoufleerd zou zijn voor zijn belager. Vogels hebben echter een betere visuele waarneming en zoeken hun prooi bovendien vanuit de lucht (dus tegen een felgekleurd bladerdek). Een kameleon moet zijn patroon in een dergelijk dus wel goed afstemmen op zijn omgeving om 'onzichtbaar' te zijn voor vogels. Naast camouflage beschikt een kameleon ook over andere mechanismen ter bevordering van die hem toelaten om zich te verbergen. (Stuart-Fox, 2006)

<sup>20</sup> Het is onduidelijk of deze vier invullingen elkaar uitsluiten. Op het eerste zicht lijkt dit alvast het geval aangezien er grote verschillen bestaan tussen de aard (comparatief vs. niet comparatief, historisch geladen vs. ahistorisch) en de mogelijke onderwerpen (items vs. eigenschappen) van de vier verschillende functieconcepten. Bij het zoeken naar voorbeelden van de vier invullingen in biologische vakliteratuur stelde ik echter vast dat het niet altijd eenvoudig is om het onderscheid tussen de verschillende invullingen te maken. Dit vormt een indicatie voor de mogelijkheid dat de verschillende invullingen van 'functie' elkaar niet uitsluiten.

<sup>21</sup> Wouters zegt het volgende over de term 'item': " I shall use the term 'item' to refer to any part or substance of an organism (molecules, sub cellular organelles, cells, tissues, organs, organ systems and so on). Examples of items are chlorophyll molecules, chromosomes, the cell nucleus, membranes, white blood cells, hearts, limbs, fingers, the circulatory system and so on. Biologists often use the word 'structure' as a countable noun to refer to parts and substances." (Wouters, 1999, p. 17)

(Wouters, 2003, p. 636) Merk op dat de F1 van een item zowel kwantitatief als kwalitatief kan zijn. (Wouters, 2003, p. 636) Een voorbeeld van een kwantitatieve F1 is die van de slijmbekercellen in de longen, namelijk het afscheiden van 10 tot 20 mg lysosym per dag. (Festen & van Herwaarden, 1999, p. 388) Een voorbeeld van een kwalitatieve F1 is die van de wenkbrauwen, namelijk voorkomen dat er zweet in de ogen terechtkomt. (Silapunt et al., 2004) Meer algemeen gesteld geven F1-*ascriptions* een antwoord op de vraag naar wat een bepaald item doet. (Wouters, 2003, p. 636)

Wouters ontleent het onderscheid tussen vorm en 'functie als activiteit' aan Walter Bock en Gerd von Wahlert (Bock & von Wahlert, 1965). Ook Gart Zweers (Zweers, 1979) en George Lauder (Lauder, 1990) maakten een gelijkaardig onderscheid tussen vorm en functie. (Wouters, 2003, pp. 636-637)

#### B) 'Functie als biologische rol' (F2)

Een tweede manier waarop de term 'functie' volgens Wouters veelvuldig wordt gebruikt door biologen, is om te verwijzen naar de rol die een bepaald item of bepaalde gedraging speelt in een complexe capaciteit van een organisme.<sup>22</sup> (Wouters, 2003, p. 638) Bijvoorbeeld: wimpers veroorzaken een reflexmatige sluiting van de oogleden wanneer ze geraakt worden door stofdeeltjes of andere vreemde lichamen. Men zegt dan dat het een *functie* is van wimpers om te voorkomen dat er stof of andere vreemde lichamen terecht komen in het oog. (Gandelman, 2001) Wouters noemt deze invulling van het concept 'functie' 'functie als biologische rol' of 'functie 2' (F2). (Wouters, 2003, p. 638) F2-*ascriptions* geven een antwoord op de vraag hoe een item wordt 'gebruikt' door een organisme, en hebben doorgaans de volgende vorm: "Item or behavior *i* has biological role *f* in producing activity or capacity *c* of system *s* in the life of *o*-organisms." (Wouters, 2003, p. 639) Ter illustratie van de vorm van een F2-*ascription*: de slijmklieren (*i*) van de slijmprik (*o*) dragen bij tot de capaciteit van het epidermaal secretiesysteem om het organisme te verdedigen tegen predatoren die ademen door kieuwen (*c*), doordat ze een zeer grote hoeveelheid slijm produceren die in de kieuwen van de predator terechtkomt bij een aanval (*f*). De predator dreigt daardoor te stikken en laat zijn prooi los om te ontkomen aan het slijm. (Zintzen & al., 2011) (Spitzer, 1979)

---

<sup>22</sup> Een 'complexe capaciteit' omschrijft Wouters als "a capacity that is not merely the sum result of the properties of its parts, but the result of the way in which those parts and their activities are organized." (Wouters, 2003, p. 638)



Merk op dat de betekenis van F2 overeenkomt met de manier waarop 'functie' gedefinieerd wordt binnen de systemische benadering en binnen de *goal directed* benadering. (Wouters, 2005, p.147)

Ook F2 werd reeds eerder door Bock en von Wahlert onderscheiden, al hanteren zij een ander criterium dan Wouters om F2 te onderscheiden van F1. Het criterium dat Bock en von Wahlert hanteren, houdt verband met de predicaten die voorkomen in een *function ascription*. Wanneer deze predicaten niet verwijzen naar de omgeving van het organisme, wordt een F1 toegeschreven; wanneer de predicaten wel verwijzen naar de omgeving, wordt een F2 toegewezen. (Wouters, 2003, p. 640) Wouters toont echter aan dat dit criterium faalt. Ten eerste omvat een *F2-ascription* niet altijd een verwijzing naar de omgeving van het organisme. (Wouters, 2003, p. 641) Om dit te illustreren haalt Wouters volgend fragment van Bock en von Wahlert aan.

“Collagenous fibred tendons and ligaments possess great strength against tensile stresses and are highly non-compliant (not stretching), but they have no strength against compression or shearing forces which allows their roles as the intermediate structure between muscles and bones and the ties between in individual bones.” (Bock & von Wahlert, 1965, p. 275)

In het fragment wordt de term '*role*' gebruikt om te verwijzen naar het feit dat pezen de verbinding vormen tussen spieren en beenderen en tussen individuele beenderen. Bock en von Wahlert schenden hiermee hun eigen criterium aangezien ze niet verwijzen naar de omgeving van het organisme, maar toch spreken over de rol van een item. Een tweede reden waarom het criterium van Bock en von Wahlert volgens Wouters verworpen moet worden, is omdat een *F1-ascription* wel degelijk een verwijzing naar de omgeving van het organisme kan omvatten. Dit is bijvoorbeeld het geval bij functies als 'camouflage' en 'isolatie'. (Wouters, 2003, p. 641)

Wouters zelf maakt het onderscheid tussen F1 en F2 op een andere manier. F1 is volgens hem een kenmerk van een item 'op zich', terwijl F2 de manier is waarop een item bijdraagt tot een complexe capaciteit van het systeem waar het deel van uitmaakt. (Wouters, 2003, p. 641) Wouters illustreert de manier waarop hij het onderscheid maakt tussen F1 en F2 aan de hand van het hart. 'Samentrekken' is de F1 van het hart en deze functie wordt vervuld 'onafhankelijk' van de andere lichaamsonderdelen. Daarnaast heeft het hart een F2 in de bloedcirculatie. Deze rol kan echter enkel vervuld worden mits de aanwezigheid van het vaatstelsel. (Wouters, 2003, pp. 641-642)

### C) 'Functie als biologisch voordeel' (F3)

Een derde invulling van de notie 'functie' bij biologen houdt verband met de grotere biologische waarde, of het biologisch voordeel dat een bepaalde eigenschap biedt boven de afwezigheid van die eigenschap of de aanwezigheid van een alternatieve eigenschap.<sup>23</sup> (Wouters, 2003, p. 643) Bijvoorbeeld: de omvangrijke kop van adders heeft het biologisch voordeel dat ze zeer grote prooien in één keer kunnen inslikken en dat adders op die manier energie kunnen uitsparen. Organismen die niet zo'n grote kop hebben, kunnen hun prooi immers niet in één keer inslikken, en verliezen dus energie aan het versnijden van of kauwen op hun prooi. De grote kop van een adder heeft dus als *functie* het uitsparen van energie. (Forsman & Lindell, 1993) Wouters noemt deze invulling van 'functie' 'functie als biologisch voordeel' of 'functie 3' (F3). F3-*ascriptions* geven een antwoord op de vraag hoe een bepaalde eigenschap nuttig is voor een organisme. Ze hebben meestal de volgende vorm: "One biological advantage to organisms in condition  $c$ <sup>24</sup> of having trait  $t$  rather than trait  $t'$  is that those organisms can do  $v$  better if they have  $t$  than if they had  $t'$ ." (Wouters, 2003, p. 645) Volgend voorbeeld is een illustratie van een F3-function *ascription*: bij dieren die leven in een omgeving waar weinig licht is en over grote pupillen beschikken ( $c$ ) biedt de aanwezigheid van multifocale lenzen<sup>25</sup> ( $t$ ) het biologisch voordeel dat er geen chromatische vertroebeling van beelden optreedt ( $v$ ) zoals dat het geval zou zijn wanneer de lens niet multifocaal zou zijn omdat de verhouding tussen de brandpuntlengte en de diameter van de pupil dan te klein zou zijn. (Malström & Kröger, 2005)

Merk op dat de betekenis van F3 sterk overeenkomt met de definitie van 'functie' die gehanteerd wordt binnen de *propensity benadering*. (Wouters, 2005, p. 147)

Wouters vervolledigt de beschrijving van 'functie als biologisch voordeel' met enkele belangrijke verduidelijkingen. Ten eerste bespreekt hij vier verschillen tussen 'functie als biologische rol' (F2) en 'functie als biologisch voordeel' (F3). Het eerste verschil houdt in dat

---

<sup>23</sup> Waar ik spreek over 'eigenschap', gebruikt Wouters de term '*trait*'. In zijn doctoraat definiëert hij *traits* als volgt: (a) the presence or absence of certain items (such as hearts and circulatory systems), behavioural patterns (such as the fanning behaviour of a stickleback) and processes (such as the beating of a heart and the circulation of the blood) of/in individual organisms; and (b) the properties (features / characteristics) of the entities under (a) (such as the structure of the heart and blood-vessels and the rate of the heartbeat) or of the organism as a whole (such the size of an elephant). (Wouters, 1999, pp. 17-18)

<sup>24</sup> Wouters licht de betekenis van de notie 'conditie' niet verder toe maar geeft enkel aan dat condities zowel intern als extern kunnen zijn. (Wouters, 2007, p. 72) Voorbeelden van de zaken die Wouters condities noemt: het hebben van een bepaalde grootte, het uitoefenen van een activiteit, het medium waarlangs respiratie verloopt (water of lucht), en de manier waarop een organisme energie produceert. (Wouters, 2007, p. 73)

<sup>25</sup> Multifocale lenzen zijn lenzen met verscheiden concentrische zones die verschillende brandpuntlengtes hebben. (Malström & Kröger, 2005, p. 18)

een F2 wordt toegeschreven aan items, terwijl een F3 wordt toegeschreven aan eigenschappen. Wouters gebruikt de term 'item' om te verwijzen naar een 'onderdeel' van een organisme. Met 'eigenschap' verwijst hij naar de aan- of afwezigheid en kenmerken van een item, gedraging of proces eigen aan een organisme. F2's en F3's hebben, met andere woorden, een ander onderwerp. Het tweede verschil is dat *F2-ascriptions* niet comparatief zijn, terwijl *F3-ascriptions* dat wel zijn. In tegenstelling tot een F2, wordt een F3 toegeschreven op basis van de vergelijking van een bestaand organisme dat over een bepaalde eigenschap beschikt (bv. een vliegende eekhoorn die zich onder een scherpe hoek laat vallen), en een gelijkaardig hypothetisch organisme dat een alternatieve eigenschap heeft (bv. een vliegende eekhoorn die zich onder een grote hoek laat vallen). (Bishop, 2005) Wanneer het bestaand organisme 'beter af is' dan het hypothetische organisme, biedt de eigenschap waarover het bestaand organisme beschikt een biologisch voordeel. (Wouters, 2003, p. 645) Volgens Wouters worden dergelijke vergelijkingen in de vakliteratuur '*counterfactual comparisons*' genoemd en aangezien *F3-ascriptions* geconstrueerd worden op basis van *counterfactual comparisons*, noemt Wouters ze ook wel '*functional counterfactuals*'. (Wouters, 2003, p. 645) Het derde verschil houdt in dat een F3 inherent evaluatief is, terwijl een F2 dat niet is: een *F3-ascription* aan een eigenschap geeft aan dat die eigenschap een positieve bijdrage levert aan de *fitness* van het organisme, terwijl een *F2-ascription* enkel duidelijk maakt dat een item een bepaalde rol vervult in een systeem. Het vierde verschil is dat *F2-ascriptions* empirische veralgemeningen zijn, terwijl *F3-ascriptions* een nomologisch karakter hebben. (Wouters, 2003, pp. 647-649) Hij illustreert dat onderscheid aan de hand van de gespleten tong van een slang. De F2 van de tong is het bijdragen aan de complexe capaciteit 'het volgen van een geurspoor'. Wanneer een onbekende diersoort ontdekt zou worden met een gespleten tong, mag niet meteen besloten worden dat die tong dezelfde F2 heeft. Dat moet dan eerst geobserveerd worden. Met betrekking tot de F3 van de gespleten tong liggen de zaken anders. Een gespleten tong biedt immers altijd het voordeel dat een geurspoor op meer efficiënte wijze gevolgd kan worden. (Schwenk, 1994) Dit is een gevolg van het feit dat een spoor simultaan aan weerszijden van het organisme wordt waargenomen. Deze F3 kan met andere woorden worden toegeschreven aan elke gespleten tong die wordt gebruikt om geursporen te volgen, ook voor die van onbekende diersoorten. Een *F3-ascription* heeft dus een wetmatig karakter.

Ten tweede benadrukt Wouters dat de normativiteit van termen als 'biologische waarde' en 'biologisch voordeel' begrepen moet worden in termen van '*fitness*'. Een eigenschap is biologisch waardevol als het een verhoging van de *fitness* veroorzaakt en heeft een biologisch voordeel als het een hogere *fitness* veroorzaakt dan een alternatieve eigenschap. (Wouters, 2003, p. 646) De *fitness* van een organisme in een bepaalde levensomgeving

definieert Wouters als “the expected number of offspring of that organism in that type of environment.” (Wouters, 2003, p. 646)

#### D) ‘Functie als geselecteerd effect’ (F4)

Een vierde manier waarop de notie ‘functie’ wordt gebruikt door biologen, is om te verwijzen naar effecten van een eigenschap die verantwoordelijk zijn voor de selectie van die eigenschap door natuurlijke selectie. Bijvoorbeeld: de grijpstaart van de brulaap is geselecteerd omdat ze toelaat stevig vast te grijpen, zelfs aan smalle uiteinden van een tak of op andere, moeilijk bereikbare plaatsen. Dit komt vooral van pas tijdens het zoeken en verorberen van voedsel, en bij het afdalen. Het is dus de *functie* van de grijpstaart van de brulaap om zich op een veilige en stabiele manier vast te hechten, ook op plaatsen waar dat niet vanzelfsprekend is. (Emmons, 1983) Deze invulling van ‘functie’, noemt Wouters ‘functie als geselecteerd effect’ of ‘functie 4’ (F4). (Wouters, 2003, p. 649) *F4-ascriptions* geven een antwoord op de vraag waarom een eigenschap geselecteerd is in het verleden. (Wouters, 2003, p. 650) Merk op dat deze invulling van ‘functie’ overeenkomt met de manier waarop ‘functie’ gedefinieerd wordt binnen de *selected effects* benadering. (Wouters, 2005, p. 147) In tegenstelling tot de bespreking van F1, F2 en F3 geeft Wouters geen beschrijving van de structuur van *F4-ascriptions*.

Ook de F4-invulling van de notie ‘functie’ ontleent Wouters aan een andere auteur, zijnde George Williams. (Williams, 1966) In zijn werk stelt Williams dat er onvoldoende onderscheid wordt gemaakt tussen adaptaties en gunstige effecten van een eigenschap. Om helderheid te creëren, stelt Williams voor om de term ‘functie’ enkel te gebruiken wanneer het de effecten van een eigenschap betreft die verklaren waarom die eigenschap geselecteerd is. Volgens Williams leidt deze semantische beslissing tot meer helderheid. Hij illustreert dit aan de hand van volgend interessant voorbeeld.

Blauwe waaivissen leven overdag in het ademhalingssysteem van zeekomkommers. Ze beschikken nauwelijks over pigment en zijn dus zeer kwetsbaar voor daglicht. Hoewel het leven in zeekomkommers hen zowel beschermt tegen predators als tegen zonlicht, is enkel de bescherming tegen predators de *functie* van het wonen in zeekomkommers. Dit is immers de reden waarom het wonen in zeekomkommers in het verleden geselecteerd is geraakt. Pas later gingen blauwe waaivissen over steeds minder pigment beschikken en werden zo ook op een andere manier afhankelijk van zeekomkommers. (Wouters, 2003, pp. 649-650)

Geheel in lijn met Williams’ opvattingen, verduidelijkt Wouters de precieze betekenis van F4 aan de hand van volgende schematische weergave van de evolutionaire ontwikkeling van een eigenschap: veronderstel populatie *P* waarin organismen als gevolg van een mutatie

eigenschap *x* ontwikkelen die niet aanwezig is in non-mutante organismen. Veronderstel bovendien dat eigenschap *x* een hogere *fitness* veroorzaakt bij mutante organismen dan de *fitness* van de non-mutante organismen uit *P*. De mutante organismen produceren dus meer nakomelingen dan de non-mutante organismen. De mutatie verspreidt zich hierdoor snel in *P* en uiteindelijk zal *P* enkel bestaan uit organismen met eigenschap *x*. Wouters stelt dan dat eigenschap *x*, omwille van zijn effecten die bijdragen tot een hoger *fitness*, een (F4-) functie is.

Wouters vervolledigt zijn bespreking van F4 door kort enkele verschillen tussen F3's en F4's toe te lichten. Ten eerste zijn F3's, zoals reeds aangegeven, steeds normatief, terwijl F4's descriptief zijn: ze beschrijven de causale rol van een eigenschap in het proces van natuurlijke selectie. Ten tweede wordt een F3 toegeschreven omdat een eigenschap een voordeel oplevert aan een *organisme*. Bij F4's is dit niet zo. Volgens Wouters wordt een F4 toegeschreven omwille van een causale rol in de geschiedenis van een *eigenschap*. Ten derde zijn F3's comparatief terwijl F4's dat niet zijn. (Wouters, 2003, p. 652)

### **2.2.2 Wouters' theorie over de structuur van het functioneel explanans**

Wouters' theorievorming over de structuur van het explanans van functionele verklaringen is terug te vinden in de artikels '*Four Notions of Biological Function*' en '*Functional Explanation in Biology*'. (Wouters, 2003, 2005b) In het eerstgenoemde artikel vertrekt Wouters van de zojuist beschreven invullingen van het concept 'functie'. In het laatstgenoemde artikel beschrijft Wouters de structuur van het functionele explanans op een manier die toelaat om de informatieve waarde van functionele verklaringen aan te tonen. Slechts wanneer beide artikels in rekening worden genomen is het mogelijk om een goed beeld te vormen van Wouters' theorievorming betreffende de structuur van het functionele explanans. Zodoende bespreek ik beide.

#### A) Schema A

In '*Four Notions of Biological Function*' (Wouters, 2003) beschrijft Wouters de structuur van functionele verklaringen aan de hand van twee invullingen van het concept 'functie', zijnde F2 en F3.<sup>26</sup> Wouters zelf spreekt in dit verband soms over 'functionele verklaringen' en soms over '*design* verklaringen'. Aangezien de tweede term naar mijn mening (zeker binnen de

---

<sup>26</sup> Wouters maakt in zijn artikels geen onderscheid tussen het explanans en het explanandum van een functionele verklaring, maar spreekt enkel over 'verklaringen'. De termen 'explanans' en 'explanandum' laten echter toe om met een grotere precisie te schrijven. Daarom pas ik ze ook toe op Wouters' werk.

context van de biologie) een vreemde connotatie heeft, verkies ik in het kader van Wouters' theorie te spreken over functionele verklaringen. Merk op dat de betekenis van het begrip hier wordt vernauwd. In de inleiding definieerde ik een functionele verklaring als een verklaring waarvan het explanans een *function ascription* bevat, en hier worden er restricties geplaatst op deze *ascriptions*. Ik ben er echter van overtuigd dat deze vernauwing uiteindelijk weer een verruiming van scope zal toelaten. Ik kom hier op terug in het besluit.

Wouters' beschrijving van de structuur van het functionele explanans gaat als volgt:

“[...] a design explanation often starts with an attribution of a biological role [F2]. However, this function attribution is but the first step in the explanation, not the complete explanation. After this step the explanation continues by showing why it is more advantageous [F3] to perform the role in the way it is performed rather than in some other way.” (Wouters, 2003, p. 658)

Wouters formuleert hetzelfde idee ook op een meer formele wijze in volgend schema A:

“the biological role [F2] of item *i* with character *c* is to do *f*, and *i* having *c* is more advantageous [F3] than *i* having another character, because *i* can do *f* if it has character *c* but not if it had that other character.” (Wouters, 2003, p. 660)

Merk op dat, zoals eerder aangegeven, een *F3-ascription* altijd steunt op de vergelijking van een bestaand met een hypothetisch organisme. Omdat functionele verklaringen steeds een *F3-ascription* omvatten, zijn functionele verklaringen volgens Wouters zelf ook comparatief en tegenfeitelijk. (Wouters, 2007, p. 67)

## B) Schema B

In ‘*Functional Explanation in Biology*’ werkt Wouters zijn beschrijving van de structuur van het explanans van functionele verklaringen verder uit. Hij steunt hierbij op het ‘heuristische principe’ dat volgens hem in de biologische praktijk de leidraad vormt bij het zoeken naar een functionele verklaring. Wouters geeft helaas niet aan hoe hij tot zijn omschrijving van dit heuristische principe is gekomen, maar geeft het principe wel weer in een schema.

“If item/activity *i* of *x*-organisms has character *s1* and *i* does not have character *s2*, then there is a biological role *f* and there are conditions *c1* and *c2* such that: (1) conditions *c1* and *c2* apply to *x*-organisms; (2) in *x*-organisms item/activity *i* performs

biological role  $f$ , (3) in condition  $c1$  it is useful to perform biological role  $f$ , (4) in condition  $c2$  biological role  $f$  is better performed if item/activity  $i$  has character  $s1$  than if it has character  $s2$ " (Wouters, 2005b, p. 280)

Ik illustreer bovenstaand principe op basis van de Australische roodrugspin. Deze spin plant zich, net zoals de meeste spinnen, voort door middel van inwendige bevruchting. Na het paren worden de mannetjes zeer vaak opgegeten door het vrouwtje. Op het eerste zicht lijkt dit uiterst nefast voor de *fitness* van het mannetje. Toch blijkt dit bij nader inzien niet het geval te zijn. Het zich laten kannibaliseren door een vrouwtje na de paring blijkt immers ook enkele belangrijke *fitness*voordelen op te leveren. Ten eerste mag een mannetje dat zich laat kannibaliseren, langer copuleren. Ten tweede zal het vrouwtje gedurende een korte tijd na het verorberen van een mannetje waarmee ze gepaard heeft, andere potentiële partners afwijzen. Deze twee 'voordelen' verhogen de kans dat het mannetje nakomelingen zal krijgen, en verhogen dus de *fitness* van de mannetjesspin. (Andrade, 1996)

Wanneer de casus van de Australische roodrugspin in het schema van het heuristische principe wordt gegoten, levert dit volgend resultaat op:

Wanneer het paren (i) bij de mannelijke Australische roodrugspin (x) wordt afgesloten met een zelfopoffering tot kannibalisme ( $s1$ ), en niet met een vluchtpoging ( $s2$ ), dan zijn er de voortplanting ( $f$ ) en de condities dat Australische roodrugspinnen zich voortplanten door middel van inwendige bevruchting ( $c1$ ), mannetjes die zich laten kannibaliseren langer mogen copuleren ( $c2a$ ), en het vrouwtje gedurende een korte periode na het verorberen van het mannetje andere potentiële partners weigert ( $c2b$ ) zodat: (1) condities  $c1$ ,  $c2a$  en  $c2b$  van toepassing zijn op mannelijke Australische roodrugspinnen; (2) de voortplanting van mannelijke Australische roodrugspinnen gebeurt op basis van een paring, (3) het gegeven  $c1$  zinvol is om aan voorplanting te doen, (4) gegeven  $c2a$  en  $c2b$  de voortplanting beter verloopt wanneer het paren eigenschap  $s1$  heeft, dan wanneer het eigenschap  $s2$  heeft.

Volgens Wouters maakt het heuristisch principe dat men bij het opstellen van een functionele verklaring steeds vier zaken moet doen: (i) het specificeren van  $f$  (ii) het specificeren van  $c1$  en  $c2$ , en (iii) het verklaren van componenten (3) en (4) van het principe. (Wouters, 2005b, p. 281) Wouters' uiteindelijke karakterisering van de structuur van functionele verklaringen in schema B bestaat uit een combinatie van het heuristisch principe en de hierboven genoemde zaken :

"Item/activity  $i$  of  $x$ -organisms has character  $s1$  rather than  $s2$  because:

- (1) conditions *c1* and *c2* apply to *x*-organisms (in their present environment);
- (2) in *x*-organisms item/activity *i* performs biological role *f*;
- (3) in condition *c1* it is useful to perform biological role *f*;
- (4) in condition *c2* biological role *f* is performed better if item/activity *i* has character *s1* than *i* fit has character *s2*;
- (5) explanation of (3);
- (6) explanation of (4).” (Wouters, 2005b, p. 281)

### C) Bemerking bij schema's A en B

Op dit punt is het belangrijk om even terug te koppelen naar de definitie van ‘functionele’ verklaring die ik gaf in de inleiding. Ik stelde er dat een functionele verklaring een verklaring is waarvan het explanans een *function ascription* bevat. Merk nu op dat Wouters’ schema’s die de structuur van functionele verklaringen beschrijven, veronderstellen dat het explanans de toeschrijving van een F2 en een F3 bevat. Hieruit lijkt te volgen dat Wouters verklaringen waarvan het explanans andere (combinaties van) ‘soorten’ functie toeschrijft, niet als functionele verklaringen erkent. Dit is echter niet het geval. Zoals eerder aangegeven, hebben de schema’s A en B betrekking op wat Wouters soms *design* verklaringen noemt. Deze verklaringen hebben als explanandum het voordeel dat een bepaalde eigenschap biedt aan een organisme. Naast *design* verklaringen, erkent hij echter ook ‘mechanistische verklaringen’ en ‘historische selectie verklaringen’ als verklaringen waarvan het explanans een *function ascription* bevat. Wouters neemt dus een pluralistisch standpunt in met betrekking tot functionele verklaringen. De twee laatstgenoemde types van functionele verklaringen, verschillen van *design* verklaringen zowel in hun explanans als explanandum. ‘Mechanische verklaringen’ hebben volgens Wouters een complexe capaciteit van een organisme als explanandum, en het explanans bevat enkel F2-*ascriptions*. ‘Historische selectie verklaringen’ hebben als explanandum de aanwezigheid of het bestaan van een bepaalde eigenschap. Het explanans bevat zowel F2- als F4-*ascriptions*. (Wouters, 2003, pp. 657-658) Merk op dat Wouters niet alleen een onderscheid maakt tussen de drie ‘types’ functionele verklaringen, maar ook aantoonde op welke manier ze ‘verbonden’ zijn. Hij steunt hiervoor op zijn ‘4 invullingen van *functie*’.

### 2.2.3 Toetsing van Wouters’ theorie aan de vakliteratuur

Wouters is ervan overtuigd dat schema B een accurate explicatie vormt van de structuur van functionele verklaringen uit de biologische praktijk. Hij merkt wel nog op dat schema B in de praktijk niet altijd trouw wordt gebruikt. Er bestaan hiervoor twee redenen. Ten eerste is het



zo dat in componenten (5) en (6) van het schema respectievelijk componenten (3) en (4) worden verklaard door aan te tonen op basis van welke wetmatige relatie de 'nuttigheid' van een item of eigenschap verbonden is met de omgevingsomstandigheden van het organisme. Uiteindelijk moeten componenten (5) en (6) van het schema duidelijk maken op basis van welke natuurwetten 'nuttigheid' verbonden is met omgevingsomstandigheden. In de biologische praktijk zijn een groot deel van functionele verklaringen echter tentatief en het is dan ook vaak onduidelijk hoe componenten (5) en (6) moeten worden ingevuld. De tweede reden is dat biologen volgens Wouters zaken die vanzelfsprekend zijn, weglaten uit hun verklaringen. Het kan met andere woorden gebeuren dat bepaalde componenten die vanzelfsprekend zijn, niet worden opgenomen in een verklaring. (Wouters, 2005b, p. 281)

Om de werkbaarheid van schema B aan te tonen, past Wouters het toe op het artikel '*Why do Electric Fishes Swim Backwards?*' van Michael en Susan Lannoo. (Lannoo & Lannoo, 1993; A. G. Wouters, 2005b) Opdat Wouters' toepassing kan worden begrepen, geef ik eerst een samenvatting van het artikel van Lannoo en Lannoo.

Elektrische vissen vergaren informatie over hun omgeving door middel van zwakke elektrische ladingen die ze uitzenden. Die ladingen vormen een geladen patroon dat door andere organismen of objecten wordt verstoord. Langs gespecialiseerde receptoren kunnen elektrische vissen die verstoringen waarnemen. Het is opmerkelijk dat bijna alle elektrische vissen, die trouwens tot zeer uiteenlopende taxonomische groepen behoren, even vlot vooruit als achteruit kunnen zwemmen. Lannoo en Lannoo trachten dit fenomeen te verklaren op basis van een studie van mesvissen waarin ze volgende belangrijke vaststellingen deden. Ten eerste zwemmen de mesvissen voornamelijk bij het zoeken naar voedsel afwisselend vooruit en achteruit. Ten tweede vangt een mesvis zijn prooi in één plotse beweging. Ten derde bevinden de prooien zich vlak voor de vangst altijd in de buurt van de romp van de mesvis. En, ten vierde zoeken en evalueren elektrische vissen hun prooien met een even grote efficiëntie in donkere als in lichte omstandigheden. Uit die laatste observatie besluiten Lannoo en Lannoo dat mesvissen naar een prooi zoeken op basis van hun vermogen tot het uitzenden en waarnemen van elektrische ladingen. Dat besluit vormt de basis voor hun verklaring voor het afwisselend vooruit en achteruit zwemmen: op basis van de zwakke elektrische ladingen die mesvissen uitzenden en opvangen, verkrijgen ze slechts onscherpe beelden. Het meermaals zwemmen langs een potentiële prooi zorgt ervoor dat het door meerdere gespecialiseerde receptoren wordt waargenomen. Op die manier wordt er gecompenseerd voor de onscherpe beelden. De reden waarom mesvissen niet 'gewoon' meermaals (voorwaarts) voorbij een potentiële prooi zwemmen, maar wel afwisselend voorwaarts en achterwaarts, is volgens Lannoo en Lannoo omdat ze op die

manier op een gunstige manier gepositioneerd blijven ten aanzien van hun prooi. Mesvissen kunnen dan te allen tijde plots uithalen en de prooi vangen. (Lannoo & Lannoo, 1993)

De toepassing van Wouters' schema op de casus van de mesvissen bestaat erin het oorspronkelijke artikel van Lannoo en Lannoo te analyseren in termen van de zes componenten waaruit een functionele verklaring is opgebouwd volgens schema B met volgend schema als resultaat.

“Electric fishes swim backward because:

- (1a) electric fishes detect prey by means of an active electric sense;
- (5a) if prey is detected by electro-sensoric means the image is too blurred to assess the prey, due to the lack of a focusing mechanism;
- (5b) this problem is solved if the prey is scanned by swimming along it;
- (3) in the condition stated in (1a) it is useful to scan potential prey (this follows from (5a, b) and the assumption that the fitness of the fish increases if its ability to assess prey improves);
- (2) scanning is performed by sensing a potential prey while swimming along its length;
- (1b) to catch the prey the scan is to be followed by a lunge (c2);
- (6a) if the scan is performed forward the fish ends up with the tail near the prey;
- (6b) if the scan is performed backward the fish ends up with the head near the prey;
- (6c) a prey is more easily caught if the fish starts the lunge with the head near the prey;
- (4) under the conditions stated in (2) and (1b) it is more useful to perform the scan by swimming backward than by swimming forward (this follows from (6 a, b, c) and the assumption that the fitness of the fish increases if prey is more easily caught.) (A. G. Wouters, 2007, p. 282)

Op het eerste zicht lijkt schema B een zeer accurate beschrijving van de structuur van de functionele verklaring die werd opgesteld door Lannoo en Lannoo. In hoofdstuk drie wordt echter duidelijk waarom Wouters' theorie niet volledig slaagt in het beschrijven van de (functioneel) verklarende praktijk in de biologie.

## **Besluit**

Wouters beschouwt de manier waarop de hedendaagse discussie over functionele verklaringen wordt gevoerd als irrelevant voor biologen om vijf verschillende redenen: de dominantie van de *Philosophy of Mind*, de overdreven focus op het normatieve karakter van 'functie', het gebrek aan aandacht voor functionele verklaringen, de afstand tot de

biologische praktijk en het gebruik van 'mythes'. Wouters ontwikkelt een benadering die een alternatief vormt voor de benaderingen die deel uitmaken van de hedendaagse discussie. Hij baseert zich hiervoor op een studie van de biologische praktijk en bouwt zijn benadering op in twee stappen. De eerste stap bestaat uit het in kaart brengen van de verschillende manieren waarop het concept 'functie' wordt gebruikt door biologen. In totaal onderscheidt hij vier verschillende invullingen van het concept 'functie': 'functie als activiteit', 'functie als biologische rol', 'functie als biologisch voordeel', en 'functie als geselecteerd effect'. Op basis van de vier invullingen zet Wouters de tweede stap, namelijk de analyse van de structuur van het explanans van functionele verklaringen. Het resultaat van die analyse wordt gevat in schema's A en B. De toetsing van schema B aan een functionele verklaring uit de biologische praktijk lijkt op het eerste zicht succesvol. In hoofdstuk drie onderzoek ik of dit daadwerkelijk zo is: ik voer er een kritische analyse uit van Wouters' beschrijving van de structuur van functionele verklaringen, en meer algemeen, zijn opzet en methodologie.

## Hoofdstuk 3

### Een kritische analyse van Wouters' theorie

#### Inleiding

Op het eerste zicht lijkt Wouters' theorie over functionele benaderingen zeer interessant. Ten eerste staat zijn eenduidige focus op de biologie in schril contrast met de verwarde hedendaagse discussie die grotendeels wordt gevoerd in overeenstemming met de agenda van de *Philosophy of Mind*. Bovendien pleit Wouters, in tegenstelling tot de 'armchair philosophers' die zich voor hun bijdragen aan de hedendaagse discussie zeer sterk laten leiden door persoonlijke intuïties, voor aandacht voor de biologische *praktijk*. Naast Wouters' duidelijke focus en aandacht voor praktijk, lijken ook zijn resultaten (weergegeven in schema's A en B<sup>27</sup>) zeer waardevol.

In dit hoofdstuk ga ik na of die eerste positieve indruk overeind blijft na een kritische analyse van verschillende aspecten van Wouters' werk. Ik analyseer onder meer Wouters' opzet, zijn methodologie en gebruik van concepten uit de biologische praktijk, en de actieradius van zijn theorie. Naast een secure analyse van Wouters' werk kan dit hoofdstuk ook bekeken worden als een overzicht van aandachtspunten bij filosofisch onderzoek naar (functionele) verklaringen in de biologie.

#### 3.1 Wouters' onduidelijke opzet

Ik besloot in het vorige hoofdstuk dat schema B op het eerste zicht een accurate beschrijving lijkt te vormen van de structuur van de functionele verklaring uit het artikel van Lannoo en Lannoo. Ik stelde daarom dat Wouters' theorie op het eerste zicht zeer vruchtbaar lijkt, maar dat er nood is aan een verdere, kritische evaluatie. Het uitvoeren van zo'n analyse wordt echter bemoeilijkt doordat het onduidelijk is of Wouters' schema daadwerkelijk is opgesteld met als doel de structuur van een type van verklaring uit de biologische praktijk te *beschrijven*. In plaats van descriptief, zou Wouters' opzet immers ook normatief kunnen zijn: schema B legt dan richtlijnen vast voor 'goede' functionele verklaringen.<sup>28</sup> Het spreekt voor zich dat een descriptieve theorie op een andere manier geëvalueerd moet worden dan een normatieve. Het is dus belangrijk inzicht te ontwikkelen in Wouters' opzet om zijn theorie te kunnen evalueren. Hijzelf geeft echter nergens expliciet aan hoe zijn werk geïnterpreteerd

---

<sup>27</sup> Zie sectie 2.2.2.

<sup>28</sup> In hoofdstuk 4 ga ik dieper in op de betekenis van een descriptief en een normatief opzet.

moet worden. De enige aanwijzing omtrent het (normatieve / descriptieve) karakter van zijn werk over functionele verklaringen is te vinden in volgend fragment.

“I shall review this [contemporary debate about functional explanations] from the perspective of a philosopher of biology who is primarily interested in understanding the practice of biological inquiry. Such an enterprise has a value of its own and can also be useful to biologists in the same way the scientific study of grammar of a certain language can be useful to the speakers of that language. My main conclusion will be that in order to improve our understanding of the use of function attributions, the attention should be shifted from the study of intuitions to the study of the actual practice of biological inquiry.” (Wouters, 2005a)

Uit het fragment lijkt te volgen dat Wouters' opzet zowel een descriptieve als een normatieve component bevat. Enerzijds is er Wouters' nadruk op het belang van de studie van de biologische onderzoekspraktijk die de aanwezigheid van een descriptieve component lijkt te impliceren. Anderzijds is er Wouters' suggestie dat zijn werk nuttig is voor biologen zoals de studie van de grammatica van een taal nuttig is voor de sprekers van die taal. Die suggestie lijkt een normatieve component te impliceren: de grammatica van een taal is immers normatief.

Om de kritische analyse van Wouters' theorie te kunnen verderzetten, interpreteer ik zijn werk in dit hoofdstuk als descriptief.<sup>29</sup> Men zou immers kunnen argumenteren dat hij in het algemeen sterker focust op de descriptieve component omdat hij vaak spreekt over 'wat biologen in de praktijk doen' en 'de biologische praktijk'. Bovendien maakt hij veelvuldig gebruik van voorbeelden uit de vakliteratuur om zijn theorie af te toetsen of te illustreren. Het normatieve verdwijnt dan meer naar de achtergrond.

## **3.2 Wouters' terugkeer naar de biologische praktijk**

### **3.2.1 Wouters' methodologie**

#### A) Wouters' semantische analyse van het begrip 'functie'

Wouters heeft een duidelijke mening over de manier waarop inzicht in de structuur van functionele verklaringen in de biologie moet worden bereikt.

---

<sup>29</sup> In het vierde hoofdstuk beschouw ik Wouters' werk als normatief. Ik gebruik dan criteria die uit zijn werk kunnen worden afgeleid, bij de evaluatie van *function ascriptions* uit de praktijk.

“[T]he attention should be shifted from the study of intuitions [as is the case in the debate] to the study of the actual practice of biological inquiry.” (Wouters, 2005b, p. 123)

Geheel in lijn met die overtuiging bestaat Wouters' eerste stap in het ontwikkelen van een theorie over functionele verklaringen uit het in kaart brengen van “*what biologists call function*”. (Wouters, 2003, pp. 633-634) Hij stelt een overzicht op van de verschillende betekenissen die volgens hem aan het begrip ‘functie’ worden toegeschreven in de biologische praktijk. Zoals vermeld in hoofdstuk twee, onderscheidt hij ‘functie als activiteit’ (F1), ‘functie als biologische rol’ (F2), ‘functie als biologisch voordeel’ (F3) en ‘functie als geselecteerd effect’ (F4). In deze sectie ga ik na op welke manier Wouters dat overzicht precies heeft opgesteld.

In het artikel ‘*Four Notions of Biological Function*’ (Wouters, 2003) geeft Wouters expliciet aan dat hij drie van de vier concepten ontleent aan andere auteurs. F1 en F2 zijn afkomstig van morfologen Bock en von Wahlert (Bock & von Wahlert, 1965), en F4 is ontwikkeld door evolutionair bioloog Williams (Williams, 1966). De derde betekenis van ‘functie’ (F3) beschouwt Wouters als zijn eigen bijdrage, of, zoals hij het zelf zegt: “[my] *main addition to the existing views on different kinds of function in biology*”. (Wouters, 2003, p. 635) Wouters beschrijft echter niet hoe hij tot dit concept gekomen is. (Wouters, 2003) Pas in het essay ‘*The Functional Perspective of Organismal Biology*’, dat twee jaar later werd gepubliceerd, maakt Wouters duidelijk dat F3 gebaseerd is op Tinbergens concept ‘*survival value*’.<sup>30</sup> (Wouters, 2005c, p. 35) Wouters vindt ‘*survival value*’ echter misleidend omdat, in een evolutionaire context, niet alleen overleving maar ook reproductie een belangrijke maatstaf is. Wouters verkiest daarom termen als ‘biologische waarde’ en ‘biologisch voordeel’, in navolging van Martin Mahner en Mario Bunge. (Mahner & Bunge, 1997) (Wouters, 2005c, p. 35)

Uit het bovenstaande blijkt dat Wouters voor zijn semantische analyse indirect tewerk is gegaan: in plaats van naar de biologische praktijk te gaan kijken, heeft hij zich gebaseerd op wetenschapsfilosofisch werk van biologen. Hoewel die methode zeer waardevolle inzichten kan opleveren, sluit ze niet volledig aan bij Wouters' voornemen om een benadering van functionele verklaringen te ontwikkelen op basis van de studie van de biologische *praktijk*.

---

<sup>30</sup> Tinbergen stelt dat effecten van levensprocessen een bepaalde *survival value* hebben wanneer ze bijdragen tot de overleving van een organisme’. Hij voegt daar meteen aan toe dat het bij onderzoek naar *survival value* steeds belangrijk is om na te gaan op welke manier het effect bijdraagt tot de overleving, en of het effect een grotere bijdrage levert aan overleving dan een alternatief effect (dat voortkomt uit een alternatief proces). (Tinbergen, 1963, p. 418)

Wetenschapsfilosofisch onderzoek naar de betekenis van een concept door biologen kan immers bezwaarlijk tot de biologische praktijk worden gerekend.

#### B) Wouters' beschrijving van de structuur van functionele verklaringen

Wouters' tweede stap in de ontwikkeling van zijn theorie is het beschrijven van de structuur van functionele verklaringen. Hij stelt hiertoe schema's A en B op. Ook voor deze schema's is het interessant om na te gaan op basis van welke methode Wouters deze beschrijvingen heeft ontwikkeld.

Bij schema A geeft Wouters geen informatie over de manier waarop het ontwikkeld is. Dit is jammer aangezien enkele belangrijke vragen op deze manier onbeantwoord blijven. Bijvoorbeeld: 'heeft Wouters zijn beschrijving van de structuur van functionele verklaringen ontwikkeld vanuit de biologische praktijk op basis van inductie of heeft hij zijn beschrijving ontwikkeld op basis van persoonlijke intuïties en vervolgens getoetst aan de biologische praktijk?' In het eerste geval: 'wat dient als basis voor inductie?' In het tweede geval: 'waar heeft Wouters zijn benadering aan afgetoetst?' Bijkomende vragen peilen naar de omvang en inhoud van de verzameling die fungeert als basis voor inductie/toetssteen (bv. interviews met onderzoekers, observaties in laboratoria, een literatuurstudie,...).

Bij schema B verduidelijkt Wouters wel enigszins hoe hij het ontwikkeld heeft. Hij geeft namelijk aan dat het is afgeleid van het vijfdelige heuristische principe dat ik eerder weergaf in hoofdstuk twee (sectie 2.2.2). Echter, aangezien Wouters het principe introduceert als een *deus ex machina*, blijven bovenstaande vragen onbeantwoord.

### 3.2.2 Conclusie

Wouters stelt dat de terugkeer naar de biologische praktijk noodzakelijk is om inzicht te ontwikkelen in functionele verklaringen. Het resultaat van bovenstaande kritische analyse van zijn methodologie is dan ook opmerkelijk. Het blijft immers onduidelijk of Wouters daadwerkelijk een studie van de biologische praktijk heeft uitgevoerd om tot zijn vier invullingen van functie en beschrijving van de structuur van functionele verklaringen te komen. Wouters' terugkeer naar de biologische praktijk is dus mogelijk onvolledig.

### **3.3 De reikwijdte van Wouters' theorie**

#### **3.3.1 Functionele biologie als actieradius**

Gegeven het pessimistische besluit betreffende Wouters' aandacht voor de biologische praktijk bij het uitwerken van zijn theorie, is het interessant om zelf na te gaan of Wouters' karakterisering van functionele verklaringen een accurate beschrijving vormt van functionele verklaringen uit de biologische praktijk. De meest voor de hand liggende manier om dit te doen, is het aftoetsen van Wouters' karakterisering aan voorbeelden uit de vakliteratuur. Om gericht te kunnen zoeken naar voorbeelden is inzicht in de precieze reikwijdte van Wouters' benadering noodzakelijk. Met 'reikwijdte' bedoel ik de biologische onderzoeksdomeinen waarbinnen Wouters' karakterisering van functionele benaderingen geldig zou moeten zijn. Wouters geeft in verscheidene fragmenten aan dat de actieradius van zijn karakterisering beperkt is tot het onderzoeksdomein van de 'functionele biologie'.

"My ultimate aim is to understand the practice of explanation in functional biology."  
(Wouters, 2003, pp. 633-634)

"I shall offer an analysis of the relevant practice of reasoning in functional biology (rather than of common sense examples and intuitions)." (Wouters, 1995, p. 435)

Prima facie lijkt het dus alsof Wouters de lezer voorziet van voldoende informatie om gericht op zoek te kunnen gaan naar alternatieve voorbeelden. Dit blijkt bij nader onderzoek echter niet het geval te zijn, het is immers onduidelijk wat 'functionele biologie' precies inhoudt.

#### **3.3.2 Het onduidelijke onderzoeksdomein van de functionele biologie**

A) Wouters' vaagheid rond het begrip 'functionele biologie'

Wouters geeft geen exacte definitie van het begrip 'functionele biologie' en de informatie die hij wel geeft, is tegenstrijdig. Aan de ene kant zijn er fragmenten waaruit lijkt te volgen dat de functionele biologie een domein is op 'metaniveau' dat betrekking heeft op verscheidene types van verklaringen, los van de concrete onderzoeksdomeinen waarin de verklaringen worden opgesteld. Aan de andere kant zijn er fragmenten waaruit lijkt te volgen dat de functionele biologie een onafhankelijk domein is op 'objectniveau' (zoals bijvoorbeeld ethologie, ecologie, enz.).

Voorbeelden van het eerste soort fragment zijn de volgende.



“In the recent history of philosophy we find several attempts to account for so-called “functional explanations”.<sup>31</sup> Many of these accounts fail to recognize that explanations in functional biology fall into several types. The following types of explanation are often called “functional explanation”: viability explanation, capacity explanation and explanation in terms of survival value.” (Wouters, 1995, pp. 435-436)

“Functional biologists tend to distinguish four questions that can be asked with respect to any biological phenomenon: (immediate) causation, development, function and evolution” (Wouters, 1995, p. 438)

Illustraties van het tweede type fragment zijn de volgende.

“The part of biology that investigates the life of individual organisms (the way they are built, the way they work, and the way they behave) is commonly called ‘functional biology’. As the name suggests, the study of function is central to this part of biological inquiry.” (Wouters, 2003, p. 633)

“Functional biology is a real biological science with its own point of view: the study of the life-state.” (Wouters, 2005c, p. 67)

Indien de eerste interpretatie correct is, blijft een belangrijke vraag omtrent Wouters’ karakterisering van functionele verklaringen onbeantwoord, namelijk: in welke biologische onderzoeksdomeinen (op objectniveau) worden er verklaringen opgesteld die beantwoorden aan wat Wouters gekarakteriseerd heeft als ‘functionele verklaringen’? Zolang deze vraag niet beantwoord is, blijft het onduidelijk wat nu precies de actieradius van Wouters’ theorie is. Het is in dit verband wel opvallend dat de meeste voorbeelden die Wouters aanhaalt, afkomstig zijn uit de ethologie en de morfologie.

Indien de tweede interpretatie correct is, is het spijtig dat Wouters nalaat enkele standaardwerken uit het onderzoeksdomein van de functionele biologie aan te reiken, of kort de ontwikkelingsgeschiedenis van het onderzoeksdomein te bespreken. Nu blijft de inhoud van ‘de functionele biologie’ ook vanuit deze interpretatie immers geheel onduidelijk.

---

<sup>31</sup> Omdat auteurs bij het opstellen van die verschillende types van verklaringen vaak gebruik maken van het concept ‘functie’, gebruikt Wouters de term ‘functionele verklaringen’ als een verzamelnaam. Ik heb de term ‘functionele verklaring’ echter voorbehouden voor wat Wouters eerst ‘*viability* verklaringen’ noemt (Wouters, 1995), en later ‘design verklaringen’ (Wouters, 2007).

B) Poging tot het verkrijgen van een eenduidige beschrijving van het begrip 'functionele biologie'

Gegeven het hierboven beschreven hiaat in Wouters' theorie ben ik, zowel offline als online, op zoek gegaan naar een eenduidige en algemeen aanvaarde karakterisering van het begrip 'functionele biologie'.

In de wetenschappelijke literatuur vond ik volgende karakterisering die veelvuldig voorkomt aangezien ze is opgenomen in het voorwoord van de uitgebreide reeks '*Functional Biology Series*'. (Arai, 1997; Esch & Fernández, 1993; Hughes, 1989; Laybourn-Parry, 1984; Shick, 1991; Wootton, 1984)

"The main aim of this series will be to illustrate and to explain the way organisms 'make a living' in nature. At the heart of this –their functional biology- is the way organisms acquire and then make use of resources in metabolism, movement, growth, reproduction, and so on." (Wootton, 1984)

Bovenstaande karakterisering lijkt te impliceren dat de functionele biologie onder meer (bepaalde elementen van) volgende disciplines omvat: kinematica, ontwikkelingsbiologie, celbiologie, biochemie, biologie van de voortplanting,... Deze karakterisering lijkt geen enkele biologische subdiscipline uit te sluiten en is bijgevolg zo algemeen dat ze nauwelijks werkbaar is.

Online vond ik volgende betrouwbare zoekresultaten:

De webpagina van de '*Laboratory of Functional Biology*' aan de KU Leuven bevat een bespreking van drie onderzoeksgroepen die deel uitmaken van de '*Laboratory of Functional Biology*', zijnde de '*yeast biotechnology group*', de '*plant physiology group*' en de '*plant metabolic signaling group*'. Wat de drie onderzoeksgroepen gemeenschappelijk hebben, is dat ze in eerste instantie fysiologische of biochemische processen bestuderen. (Winderickx, 2009)

De website van de universiteit van Dublin bevat volgende beschrijving van de '*Functional Biology Degree*':

"The course focuses on comparing and contrasting the comparative physiology of plants and animals and other organisms [...] by comparing the way different kinds of

organisms function in the context of their structure [...]. Many of the mechanisms organisms use for survival are conserved across species, allowing the revelation of key functional principles. Furthermore, the mechanisms organisms have evolved depend on their interactions with the environment through time. Finally, functional biology has important roles to play in elucidating the effects of gene mutations and/or deletions affecting protein function and environmental effects on gene expression.” (Wride, 2012)

Volgens de website van het *SciLifeLab* ten slotte, is de functionele biologie een onderzoeksdomein waarbinnen

“automated facilities are being established for screening human cells with chemical libraries and/or siRNA technologies. The purpose is to knock out genes for functional studies and to screen for protein interactions using chemical libraries to find drug candidates or diagnostic markers. A large series of domestic animal disease models provide valuable and original insights into disease biology.” (SciLifeLab, 2011)

Het is duidelijk dat bovenstaande ‘online karakterisering’ van de functionele biologie sterk verschillen. Aangezien bovendien geen van de drie algemeen aanvaard is, lijkt het er op dat de functionele biologie geen vastomlijnd onderzoeksdomein is.

### **3.3.3 Conclusie**

Wouters geeft aan dat de actieradius van zijn theorie samenvalt met het domein van de functionele biologie, maar verduidelijkt onvoldoende wat dit onderzoeksdomein precies inhoudt. Ook alternatieve bronnen leveren geen eenduidige en wijdverbreide karakterisering op. Het meest voor de hand liggende besluit is dan ook dat het gaat om een soort *containerterm* waarmee een lappendeken van onderzoeksdomeinen wordt benoemd. Hieruit volgt dat het onduidelijk blijft waar wouters’ theorie precies over gaat, wat de waarde van zijn werk behoorlijk aantast.

## **3.4 Kritische analyse van het gebruik van het concept ‘biologisch voordeel’**

### **3.4.1 ‘Biologisch voordeel’ bij Wouters**

Wouters stelt dat functionele verklaringen het antwoord vormen op contrastieve vragen zoals “why is it more *useful* to the organism to perform the relevant biological role in the way it is

performed than in some other way?” (Wouters, 2005c, p. 40, italics added) Informatie over de ‘*nuttigheid*’, of het ‘biologisch voordeel’ van eigenschappen vormt volgens Wouters dus een zeer belangrijk onderdeel van een functionele verklaring. Hieruit volgt dat, opdat zijn theorie over functionele verklaringen volledig zou zijn, ze een antwoord moet geven op de volgende twee vragen: ‘wat is een biologisch voordeel?’ en ‘hoe wordt een voordeel vastgesteld in de praktijk?’ De eerste vraag wordt idealiter beantwoord met een definitie van het concept ‘biologisch voordeel’. De tweede vraag met een overzicht van methodes die biologen gebruiken om het voordeel van een eigenschap na te gaan. Op die manier wordt immers duidelijk hoe de definitie van ‘biologisch voordeel’ in de praktijk geoperationaliseerd wordt. In deze sectie ga ik na of Wouters een antwoord geeft op beide vragen.

In ‘*Four Notions of Biological Function*’ geeft Wouters zelf een zeer duidelijke definitie van het concept ‘biologisch voordeel’:

“Advantage articulations are special kinds of statements about biological value. A certain trait (*t*) has positive biological value as compared to another trait (*t'*) if a hypothetical organism that results from replacing *t* by *t'* would be worse off than the actual organism. An organism is better off than another organism if the fitness of the first organism is higher than that of the second.” (Wouters, 2003, p. 645)

De eerste vraag is hiermee beantwoord. Merk overigens op dat de tweede vraag, op basis van het antwoord op de eerste, geherformuleerd kan worden als volgt: op basis van welke methode wordt de *fitness* van bestaande organismen vergeleken met die van hypothetische organismen?

Wouters’ antwoord op de tweede vraag is zeer beperkt. Slechts in één fragment haalt hij kort twee methodes aan op basis waarvan het volgens hem mogelijk is om de *fitness* van een organisme te meten. De eerste methode houdt in dat het aantal geproduceerde nakomelingen bij organismen met eigenschap *t* en organismen met eigenschap *t'* die in dezelfde omgeving leven, vergeleken wordt. Indien organismen met eigenschap *t* gemiddeld meer nakomelingen produceren dan organismen met eigenschap *t'*, geldt dit als een indicatie voor de waarheid van de stelling dat organismen met eigenschap *t* een hogere *fitness* hebben. De tweede methode omschrijft Wouters als ‘het evalueren van de fysische bouw van een organisme door na te gaan of bepaalde biologische rollen op efficiënte wijze worden vervuld’. (Wouters, 2003, p. 646) De criteria die worden gebruikt bij die evaluatie moeten samenhangen met de *fitness* van het organisme. Een voorbeeld is ‘het aantal vissen dat gevangen wordt in een bepaalde tijdspanne’. Hoewel in deze omschrijving een bruikbare

methode doorschemert, is ze onvoldoende uitgewerkt om inzicht te kunnen verwerven in de manier waarop de aanwezigheid van een biologisch voordeel in de praktijk wordt onderzocht. In feite reikt Wouters dus slechts één bruikbare methode aan. Maar, ook bij die methode stelt er zich een probleem: ze kan niet worden toegepast op hypothetische organismen en hierdoor kan de *fitness* van bestaande organismen niet vergeleken worden met die van hypothetische organismen. Het blijft dus onduidelijk hoe een biologisch voordeel, zoals Wouters het definieert, moet worden aangetoond.<sup>32</sup>

Samengevat geeft Wouters wel een duidelijke definitie van 'biologisch voordeel', maar reikt hij geen methode aan die toelaat een dergelijk voordeel vast te stellen in de praktijk. Het is mogelijk dat de uitwerking van een uitgebreide methodologie buiten Wouters' descriptieve doelstelling valt. In dat geval blijft het echter opmerkelijk dat Wouters nergens aangeeft dat het biologisch voordeel van een eigenschap moet worden aangetoond alvorens het geclaimd wordt bij het opstellen van een functionele verklaring. Het gebruik van een onvoldoende onderbouwde claim kan er immers voor zorgen dat de waarde van een functionele verklaring wordt aangetast.

### 3.4.2 'Biologisch voordeel' in de biologische praktijk

Zoals aangegeven in de vorige sectie, reikt Wouters geen bruikbare methode aan om het bestaan van een biologisch voordeel aan te tonen. Het contrast met de biologische praktijk is op dit vlak zeer groot: in vakliteratuur worden F3-*ascription* uitgebreid onderbouwd op basis van verscheidene methodes. Indien het bestaan van het voordeel van een eigenschap (nog) niet is aangetoond, wordt duidelijk aangegeven dat de uitspraak 'slechts' hypothetisch is. Deze regel wordt overigens ook gehanteerd in de artikels die Wouters zelf aanhaalt omdat ze goede voorbeelden van functionele verklaringen bevatten. Ik geef hiervan twee voorbeelden.

- Het artikel '*Why Snakes Have Forked Tongues*' bevat een functionele verklaring voor de 'gevorktheid' van slangentongen die steunt op de claim dat een gevorkte tong een voordeel biedt bij het volgen van een geurspoor. (Schwenk, 1994) De auteur gaat uitgebreid in op de verschillende aanwijzingen die, in combinatie, het bestaan van dat

---

<sup>32</sup> Ook in een ander artikel spreekt Wouters over methodes die toelaten om het biologisch voordeel van een eigenschap te bepalen. (Wouters, 1995, p. 442) Hij doet dit echter in het kader van een verdere verduidelijking van het concept 'biologisch voordeel': om te benadrukken dat biologische voordelen gegeven hun comparatieve aard niet rechtstreeks waarneembaar zijn, geeft Wouters aan dat voordelen moeten worden vastgesteld op basis van '*experiment*' en '*calculation*'. Hij besteedt in die context geen aandacht aan de verdere uitwerking van beide methodes.

voordeel aantonen. De meest overtuigende aanwijzing is de experimentele studie van Kahmann waarin het gevorkte deel van de tong operatief werd verwijderd. (Kahmann, 1932) Het resultaat van die operatie was dat het vermogen van de slangen om een geurspoor te volgen sterk verminderde, of zelfs verdween. Om uit te sluiten dat het de tongpunten zijn die de sleutelrol spelen bij het volgen van een geurspoor (in plaats van de 'gevorktheid' van de tong) werden bijkomende studies uitgevoerd door onder meer Halpern en Kubie. (Halpern & Kubie, 1980)

- Het artikel '*Comparative Behaviour of Sand and Mountain Gazelles*' bevat een functionele verklaring voor de 'eigenschap' van zandgazellen dat ze hun territorium afbakenen met hoopjes uitwerpselen. (Habibi et al., 1993) Centraal in de verklaring staat de claim dat het achterlaten van hoopjes uitwerpselen een belangrijk voordeel biedt: de uitwerpselen blijven langer aanwezig dan geursporen en zandgazellen moeten daarom minder tijd besteden aan het afbakenen van hun zeer uitgestrekte territoria. (Habibi et al., 1993, p. 51) Aangezien dat voordeel nog niet is vastgesteld geven de auteurs geven duidelijk aan dat hun centrale claim een hypothese is.

Het is opmerkelijk dat Wouters bij het bespreken van de hierboven vermelde artikels voorbijgaat aan alle methodologische overwegingen, en enkel oog heeft voor het resultaat ervan (de functionele verklaring). Meer aandacht voor methodologie zou nochtans zeer interessant zijn aangezien het inzicht zou verschaffen in de manier(en) waarop zijn schema's geoperationaliseerd worden in de praktijk.

Wat volgt is een eerste aanzet tot een uitbreiding van Wouters' benadering van functionele verklaringen opdat ze nauwer zou aansluiten bij de biologische praktijk. Het is een korte bespreking van drie voorname methodes die in de praktijk gehanteerd worden om een biologisch voordeel of F3 aan te tonen. Omwille van het vergelijkende karakter van het F3-concept, zijn die methodes vaak complex. Aangezien een uitgebreide bespreking van de methodes te ver zou leiden, licht ik ze steeds toe aan de hand van een casus. De biologisch geschoolde lezer kan deze delen overslaan.

#### A) De experimentele methode

Bij de experimentele methode wordt er steeds vertrokken vanuit de hypothese dat een eigenschap (de manier waarop een item of gedraging (F1) zijn biologische rol (F2) vervult) voordeliger (F3) is dan een welbepaalde alternatieve manier waarop die rol vervuld zou kunnen worden. 'Voordelig' moet ook hier begrepen worden in termen van *fitness*. Om na te gaan of de hypothese klopt, wordt een experiment opgezet waarin de effecten op de *fitness*

van zowel de aan- als afwezigheid van die eigenschap worden nagegaan. Er wordt dan een bestaand organisme, dat over een bepaalde eigenschap beschikt, vergeleken met een hypothetisch organisme dat in alle opzichten gelijkaardig is aan het bestaande organisme, maar niet over die eigenschap beschikt. Om het hypothetische organisme voor te stellen, wordt gebruik gemaakt van een dummy of gemanipuleerd organisme. Indien uit het experiment duidelijk blijkt dat het hypothetisch organisme over een lagere *fitness* beschikt dan het bestaande organisme, vormt dit een sterke indicatie voor het biologisch voordeel van die eigenschap. Om te illustreren hoe de zojuist beschreven procedure zich vertaalt in de praktijk, ga ik dieper in op het artikel '*Why is the Eye-like Spot of the Oyanirami Fish Coreoperca Kawamebari Located near the Real Eye?*' van Yasutoshi Kohda en Munetaka Watanabe.<sup>33</sup> (Kohda & Watanabe, 1991)

Bij het opstellen van hun hypothese maken Kohda en Watanabe gebruik van de volgende informatie:

- (i) Sommige vissoorten, waaronder de oyanirami, hebben '*eye-like spots*' of oogvlekken op de kieuwen. Het zijn cirkelvormige vlekken die vaak sterk gelijken op een oog.
- (ii) De biologische rol van de oogvlekken bestaat uit het bedreigen van rivalen. Op die manier lokken ze confrontaties uit.
- (iii) Bij een confrontatie met rivalen stellen de meeste vissen zich frontaal op en zetten hun kieuwen open. De oogvlekken staan dan exact op de plaats waar men de echte ogen zou verwachten, en het lijkt dan alsof de vissen een extra grote kop hebben.
- (iv) oyanirami vormen een uitzondering op deze regel. Zij stellen zich bij een confrontatie soms ook lateraal op.
- (v) Het bedreigende effect van de oogvlekken treedt bij laterale opstelling even sterk op.
- (vi) Bij een gewelddadige confrontatie worden de echte ogen van oyanirami gemaskeerd door donkere banden terwijl de oogvlekken extra opvallend worden.

De hypothese van Kohda en Watanabe houdt in dat oogvlekken op de kieuwen het biologisch voordeel bieden dat ze bij een confrontatie de aandacht afleiden van de echte ogen. Een belager kan dan nauwelijks het onderscheid maken en zal bijgevolg niet altijd naar de (zeer kwetsbare) echte ogen happen, maar ook naar de oogvlekken. Uit die hypothese leiden de auteurs volgende voorspelling af: oogvlekken die verder verwijderd zijn van de echte ogen zullen efficiënter de aandacht afleiden van de echte ogen dan oogvlekken die er dicht bij staan.

---

<sup>33</sup> Andere voorbeelden van artikels waarin de experimentele methode wordt toegepast zijn '*The Advantages of a Rolling Foot in Human Walking*' (Adamczyk et al. 2006), '*Clumping versus Spacing out: Experiments on Nest Predation in Fieldfares (*Turdus pilaris*)*' (Andersson & Wiklund, 1978), '*The Acoustic Advantage of Hunting at Low Heights Above Water*' (Siemers et al. 2001) evenals het eerder vermelde artikel van Schwenk over de gespleten tong van een slang. (Schwenk, 1994)

Om hun hypothese te testen, voeren Kohda en Watanabe een experiment uit waarbij ze gebruik maken van twee types dummies uit silicone en rubber. Bij het eerste type staan de oogvlekken (overeenkomstig het patroon van echte oyanirami) op de kieuwen geschilderd. Dat zijn de 'normale dummies'. Zij beelden bestaande organismen uit. Bij het tweede type dummy staan de oogvlekken dicht bij de staart. Dit zijn de 'rear' of 'staart'-dummies. Zij beelden het hypothetisch organisme uit dat, gegeven hun hypothese, over een grotere *fitness* zou moeten beschikken dan de bestaande organismen.

Het experiment bestaat erin echte oyanirami te confronteren met een 'normale dummy' of met een 'staart-dummy', waarop ze zich bedreigd voelen en aanvallen. Op basis van de bijtsporen die de oyanirami aanbrengen, wordt de *fitness* van de bestaande (voorgesteld door de 'normale dummy') en hypothetische organismen geëvalueerd: hoe kleiner de verhouding tussen het aantal bijtsporen in de 'echte ogen' en het aantal bijtsporen in de oogvlekken, hoe hoger de *fitness*. Aangezien de 'staart'-dummy meer bijtsporen vertoont in de 'echte ogen' dan de normale dummy besluiten Kohda en Watanabe dat de positionering van oogvlekken verder van de echte ogen, geen biologisch voordeel biedt bij een gewelddadige confrontatie met een rivaal. Merkwaardig genoeg bieden de oogvlekken wel het voordeel dat ze de aandacht van een belager afleiden, wanneer ze dicht bij de echte ogen staan.

## B) De mathematische methode

Bij deze methode wordt een hypothese over het biologisch voordeel van een eigenschap getest op basis van een wiskundig model van het biologisch proces waar die eigenschap aan bijdraagt. Wanneer de variabelen van dat model worden ingevuld, kan de efficiëntie of snelheid waarmee zo'n proces verloopt, worden berekend. De uitkomst van die modellen is doorgaans positief gecorreleerd met de *fitness* van een organisme. Ook deze methode is comparatief. Een belangrijk verschil met de experimentele methode is dat men niet een bestaand met een hypothetisch organisme vergelijkt, maar wel twee verschillende soorten organismen waar eenzelfde biologische rol wordt vervuld door verschillende items of gedragingen. Dus, door de variabelen van een wiskundig model in te vullen met waarden die experimenteel zijn vastgesteld bij twee verschillende soorten organismen, kan het fitness-voordeel van de eigenschap van één van beide soorten worden bepaald.

Het onderzoek naar het biologisch voordeel van tweevoetigheid vormt een goede illustratie van de mathematische methode.<sup>34</sup> (Fedak & Seeherman, 1979; Roberts et al., 1998; Taylor

---

<sup>34</sup> Andere voorbeelden van artikels waarin de mathematische methode wordt toegepast zijn 'The Gaits of Primates' (O'Neill & Schmitt, 2012), 'Fingerprints are unlikely to increase the friction of primate



& Rowntree, 1973) De oorspronkelijke hypothese is afkomstig van bioloog Richard Snyder. (Snyder, 1945, 1949, 1952) Hij suggereerde in 1945 dat tweevoetigheid bij hagedissen een energetisch voordeel biedt omdat hun voorste ledematen dan niet gebruikt worden. Zelf heeft hij die hypothese echter nooit onderzocht. In de afgelopen decennia gebeurde dat wel, door verschillende onafhankelijke onderzoekers. Ze gebruikten zeer gelijkaardige methodes die uit drie stappen bestaan. De eerste stap is het meten van het zuurstofverbruik tijdens de voortbeweging van zowel twee- als viervoetige organismen. De tweede stap is het invoeren van de meetresultaten in een wiskundig model van het metabolisme van de organismen waardoor het energieverbruik tijdens de voortbeweging kan worden berekend. Ten slotte wordt het energieverbruik van twee- en viervoetige organismen vergeleken per gewichtscategorie. Op basis van het onderzoek werd duidelijk dat tweevoetigheid geen biologisch voordeel biedt boven viervoetigheid.

### C) Extra: de 'correlatie-methode'

Ik vermeld de correlatie-methode slechts terloops omdat ze, in tegenstelling tot de eerste twee methodes, niet gebruikt kan worden bij het opstellen van verklaringen die qua structuur aansluiten bij Wouters' schema B. Het hanteren van de 'correlatie-methode' gebeurt immers zonder kennis van de biologische rol (F2) die een eigenschap vervult. Samengevat houdt de methode in dat een hypothese over het biologisch voordeel van een eigenschap wordt onderzocht door te zoeken naar een correlatie tussen de aanwezigheid van die eigenschap en een hogere overleving of reproductie. De correlatie-methode congrueert dus in feite met de eerste methode die Wouters aanreikt om het verschil in *fitness* tussen twee soorten organisme te onderzoeken.

Het artikel '*Use and Importance of Feathers as Nest Lining in Tree Swallows (Tachycineta bicolor)*' van Winkler vormt een zeer goede illustratie van de correlatie-methode. (Winkler, 1993) In het artikel wordt de volgende hypothese onderzocht: de gewoonte van boomzwaluwen om hun nesten te bekleden met veren die afkomstig zijn van andere vogelsoorten biedt het (biologisch) voordeel dat hun kuikens sneller groeien, en dus ook sneller het nest verlaten. Om die hypothese te onderzoeken, ging Winkler voor drie opeenvolgende jaren (1987-1989) na of er een significante positieve correlatie bestaat tussen het aantal veren waarmee een nest gevoerd is, en de mate waarin in het broeden

---

*fingerpads*' (Warman & Ennos, 2009) en '*Energetic Advantages of Burst Swimming of Fish*' (Weihs, 1974).

succesvol verliep.<sup>35</sup> In de jaren 1987 en 1989 stelde Winkler een niet-significante positieve correlatie tussen beide variabelen. In het jaar 1988 werd er echter een sterk significante positieve correlatie waargenomen. Op basis van het laatste resultaat besluit Winkler dat de gewoonte van boomzwaluwen om hun nest te voeren met 'vreemde' veren het voordeel biedt dat de kuikens sneller opgroeien.

### 3.4.3 Conclusie

Zoals reeds aangegeven in hoofdstuk twee bevat een functionele verklaring volgens Wouters' schema's A en B altijd (i) een claim over het biologisch voordeel van een eigenschap en (ii) een verklaring van dat voordeel. Een functionele verklaring is bijgevolg pas overtuigend wanneer het bestaan van het geclaimde biologisch voordeel is aangetoond. Wouters reikt hiervoor echter geen bruikbare methode aan.

Dit 'gebrek' kan worden opgelost door te kijken naar de biologische praktijk, waar er verschillende methodes gehanteerd worden om een voordeel aan te tonen. Ik gaf een eerste aanzet tot een overzicht van dergelijke methodes en besprak de experimentele methode, de mathematische methode en de correlatie-methode.

### Besluit

Ik eindigde het tweede hoofdstuk met de vaststelling dat Wouters' theorie op het eerste zicht zeer waardevol is. Om dat besluit te verifiëren voerde ik in dit hoofdstuk een kritische analyse uit van zijn werk. Uit die analyse blijkt dat Wouters' theorie op verscheidene vlakken tekortschiet. Ten eerste is het zeer moeilijk om te evalueren in welke mate Wouters' schema's A en B 'geslaagd' zijn aangezien het onduidelijk is of Wouters' opzet descriptief, dan wel normatief is. Immers, wanneer het doel onbekend is, kan niet worden bepaald of het bereikt is.

Een tweede tekort van Wouters' werk is dat het onvoldoende informatie bevat over de methodes op basis waarvan de theorie over functionele verklaringen geconstrueerd is. Dergelijke informatie is interessant, maar in het geval van Wouters is ze noodzakelijk. Wouters zet zich immers expliciet af tegen de hedendaagse discussie over functionele verklaringen en pleit voor een terugkeer naar de biologische praktijk. Echter, zolang er onduidelijkheid bestaat omtrent die terugkeer, blijft het onzeker of Wouters er in geslaagd is zich te onttrekken aan de traditionele wijze van discussievoeren over functionele verklaringen.

---

<sup>35</sup> De criteria die Winkler gebruikt voor 'succesvol broeden', zijn 'de gemiddelde snelheid waarmee de kuikens groeien', 'de maximale periode waarin de kuikens in het nest blijven', en 'het percentage van het aantal kuikens dat slaagt in het uitvliegen'. (Winkler, 1993, p. 31)

Een derde 'gebrek' houdt in dat Wouters de reikwijdte van zijn theorie onvoldoende heeft gespecificeerd. Hij spreekt over 'de functionele biologie' maar geeft geen verdere informatie. Ook het werk van andere auteurs en onderzoekers biedt geen verheldering: de term 'functionele biologie' wordt veelvuldig gebruikt, maar helaas niet op een eenduidige manier. De betekenis van 'functionele biologie' blijft dus onduidelijk en het spreekt voor zich dat een theorie met onduidelijke reikwijdte aan kracht moet inboeten.

Ten vierde reikt Wouters geen bruikbare methode aan om het bestaan van een biologisch voordeel aan te tonen. Dit is verwonderlijk aangezien F3-*ascriptions* volgens hem een sleutelrol spelen in functionele verklaringen. Het tekort kan worden verholpen op basis van een studie van de biologische praktijk, waar het bestaan van biologische voordelen op basis van verscheidene methodes wordt onderzocht. Uit het vierde tekort lijkt dus te volgen dat Wouters' onvoldoende gehoor heeft gegeven aan zijn eigen pleidooi voor 'meer aandacht voor de biologische praktijk'.

Na een hoofdstuk van kritiek zou men zich kunnen afvragen waarom Wouters' theorie het zwaartepunt vormt van deze masterproef. Daarom is het interessant om kort enkele belangrijke voordelen van Wouters' werk te herhalen. Ook bij het bespreken van de voordelen, steun ik op een descriptieve interpretatie van Wouters' werk.<sup>36</sup>

Net zoals vele andere auteurs is Wouters geïnteresseerd in functionele verklaringen, maar in tegenstelling tot vele anderen neemt hij afstand van de hedendaagse discussie die over dit onderwerp gevoerd wordt. Hij heeft hiervoor twee belangrijke redenen. De eerste is dat Wouters zich wil concentreren op functionele verklaringen *in de biologie* en de hedendaagse discussie, waarvan het zwaartepunt bij de *Philosophy of Mind* ligt, bijgevolg nauwelijks interessant is. De tweede reden is dat de discussie volgens Wouters te sterk wordt gevoerd op basis van persoonlijke intuïties, en onvoldoende op basis van studies van de wetenschappelijke praktijk. Samengevat kiest Wouters voor onderzoek naar functionele verklaringen in de *biologische praktijk*. Deze keuze geeft hem het voordeel dat hij zijn onderzoek ten gronde kan voeren. Omdat hij zich beperkt tot 'de biologie' moet Wouters niet de inspanning leveren om het gebruik van 'functie' binnen totaal verschillende domeinen, zoals bijvoorbeeld de *Philosophy of Mind* en de ingenieurswetenschappen, te verenigen in één theorie.<sup>37</sup> Dankzij zijn focus op praktijk raakt Wouters niet afgeleid door eindeloze discussies waarin auteurs elkaars intuïties betwisten.

Een tweede belangrijke sterkte van Wouters is dat hij zijn theorie over functionele verklaringen baseert op de vier verschillende invullingen van *functie* die hij aantrof in het werk van biologen. Die vier 'bouwstenen' vormen op zich zeer handige instrumenten bij de

---

<sup>36</sup> In hoofdstuk vier zal ik aandacht besteden aan de voordelen die Wouters' theorie biedt wanneer ze normatief geïnterpreteerd wordt.

<sup>37</sup> Het dient te worden opgemerkt dat 'de biologie' zeker geen homogeen onderzoeksdomein is.

analyse van *function ascriptions* uit de vakliteratuur, maar Wouters gaat ook verder en gebruikt de bouwstenen in de uitwerking van een theorie over verklaringen die 'modulair' is. Die modulaire benadering van verklaringen heeft als voordeel dat de relevantie van een pluralistische houding ten aanzien van 'soorten verklaringen' duidelijk wordt: de basismodules kunnen op verschillende manieren gecombineerd worden en leveren dan verklaringen op 'van een bepaalde soort'.<sup>38</sup> Wouters onderscheidt in totaal drie verschillende soorten verklaringen: mechanische (opgebouwd uit F2-*ascriptions*), functionele (opgebouwd uit F2- en F3-*ascriptions*) en historische selectie verklaringen (opgebouwd uit F2- en F3 *ascriptions*). Dankzij zijn pluralistische houding is Wouters vrijgesteld voor de (hoogstwaarschijnlijk) onmogelijke opdracht om een unificerende theorie te ontwikkelen over verklaringen waarin *functie* wordt gebruikt. Merk ten slotte op dat Wouters niet 'zomaar' pluralist is, zijn modulaire theorie over functionele verklaringen heeft als extra voordeel dat het duidelijk maakt op welke manier de verschillende soorten verklaringen met elkaar verbonden zijn. Ondanks de geformuleerde kritieken, is Wouters' theorie wanneer deze wordt benaderd als een descriptieve theorie, duidelijk waardevol.

---

<sup>38</sup> Met verklaring 'van een andere soort' bedoel ik verklaringen waarvan het explanandum anders wordt ingevuld. Een functionele verklaring, die een voordeel verklaart, is bijvoorbeeld van een andere soort dan een mechanische verklaring, die een capaciteit verklaart.

## Hoofdstuk 4

### Evaluatie van *function ascriptions* uit de biologische praktijk

#### Inleiding

In hoofdstuk drie werd duidelijk welke de sterktes en zwaktes zijn van Wouters' theorie wanneer ze descriptief geïnterpreteerd wordt. Zoals reeds aangekondigd, hanteer ik in dit hoofdstuk de alternatieve invalshoek en beschouw ik Wouters' werk als normatief. Ik ga er met andere woorden van uit dat zijn conceptueel apparaat en schema's A en B richtlijnen bevatten voor functionele verklaringen die worden opgesteld in de biologische praktijk. Het doel is om na te gaan of Wouters theorie gegeven deze invalshoek 'vruchtbaar' is. Levert ze inzicht op in de manier waarop *function ascriptions* afwijken van de norm? Laat ze toe om na te gaan of *ascriptions* op voldoende en gepaste wijze onderbouwd zijn? Maakt ze het mogelijk om uitspraken te doen over de methode die gebruikt wordt om een *ascription* te onderbouwen? Om deze vragen te beantwoorden voer ik geen analyse uit van Wouters' werk (zoals ik dat deed in het derde hoofdstuk), maar gebruik het als maatstaf bij de analyse van *function ascriptions* uit de praktijk.

Het is wel belangrijk om op te merken dat Wouters nergens aangeeft dat zijn theorie over functionele verklaringen, noch het onderliggend conceptueel apparaat, methodologische richtlijnen voor de biologische praktijk impliceert. De wijze waarop ik zijn werk in dit hoofdstuk 'gebruik' is dus als het ware een verdere uitwerking van zijn ideeën.

Concreet onderzoek ik in dit hoofdstuk twee artikels, namelijk "*Why the long face? A comparative study of feeding kinematics of two pipefishes with different snout lengths.*" (Van Wassenbergh et al., 2011) en "*Why is the Eye-like Spot of the Oyanirami Fish Coreoperca kawamebari Located near the Real Eye?*" (Lannoo & Lannoo, 1993) Ik start telkens met een analyse van het besluit van het artikel en bepaal welke *function ascriptions* er gedaan worden. Vervolgens bekijk ik de onderzoeksvragen (die bepalend zijn voor de keuze voor een bepaald methode) en de methodes op basis waarvan de *function ascriptions* onderbouwd worden. Ten slotte ga ik na of het 'bewijsmateriaal' dat op basis van de gebruikte methodes wordt verzameld (i) volstaat en (ii) van het juiste 'soort' is om de *function ascriptions* uit het besluit te onderbouwen. Ik gebruik hierbij de vier kenmerken aan de hand waarvan Wouters het onderscheid tussen F2- en F3-*ascriptions* definieert als criteria.<sup>39</sup>

---

<sup>39</sup> Ik besprak Wouters' onderscheid tussen F2 en F3-*ascriptions* in sectie 2.2.1.

## 4.1 Why the long face? A comparative study of feeding kinematics of two pipefishes with different snout lengths.

### 4.1.1 Toelichting bij het artikel

Het artikel van Van Wassenbergh et al. is een vergelijkende studie van twee soorten zeenaalden<sup>40</sup>. Ze behoren tot de familie van de Syngnathidae die er om bekend staat prooien te kunnen vangen op de zeer korte tijd van vijf à zeven milliseconden dankzij hun bijzondere manier van voeden die 'pivot feeding' wordt genoemd. (Van Wassenbergh et al., 2011, p. 1786) Terwijl de meeste aquatische dieren hun prooi opzuigen, of samen met het omgevende water omsluiten met hun bek, brengen *pivot feeders* hun mond dicht bij een prooi alvorens ze op te zuigen. (Allen et al., 2006) Ze maken hierbij gebruik van specifiek mechanisme waarvan de belangrijkste componenten worden weergegeven in figuur 1.

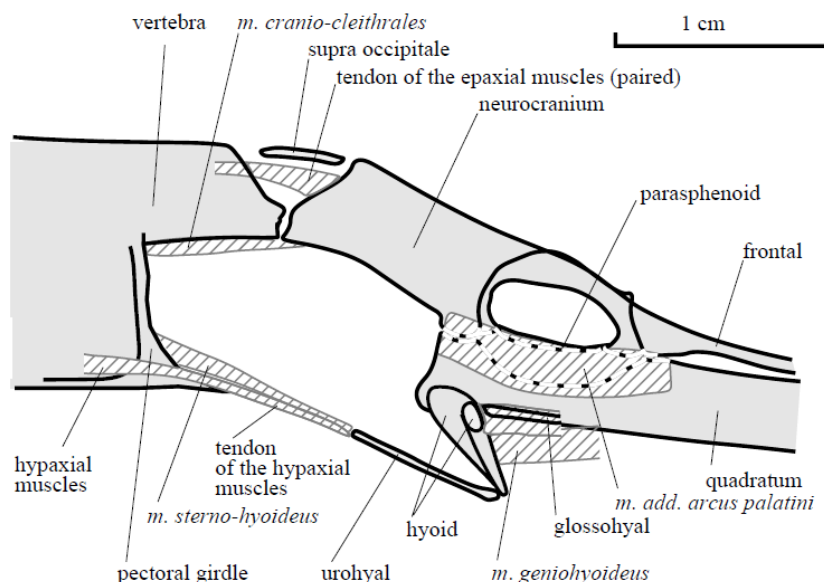


Fig. 1. Schematische weergave van het buccale deel van een zeenaald, nadat de kieuwen werden verwijderd.<sup>41</sup> (de Lussanet & Muller, 2007, p. 567)

De kennis over het mechanisme onderliggend is aan *pivot feeding*, is voorlopig nog onvolledig. Volgens de Lussanet en Muller begint *pivot feeding* met het intrekken van het kraakbeen dat op figuur één 'urohyal' wordt genoemd. Deze beweging heeft als gevolg dat het tongbeen ('hyoid' op fig.1) wegdraait van het hoofd. In de volgende fase spelen de epaxiale en de hypaxiale spieren de hoofdrol. Eerst wordt het hoofd 'vergrendeld'. Bij

<sup>40</sup> Het betreft de soorten *D. dactyliophorus* en de *D. melanopleura*. De eerstgenoemde soort heeft een lange snuit, de tweede een korte. (Van Wassenbergh et al., 2011, p. 1788)

<sup>41</sup> Meer specifiek betreft het een schematische weergave van het buccale deel van de *Syngnathus acus*, waarbij zowel de kieuwen als de *musculus pharyngo-cleithralis* werden verwijderd. (de Lussanet & Muller, 2007, p. 563)

sommige soorten zeenaalden is het hoofd in deze vergrendelde positie neerwaarts gericht, bij andere soorten verandert de oriëntatie van het hoofd niet. Vervolgens wordt de ‘vergrendeling’ opgeheven en maakt het hoofd een razendsnelle opwaartse bewegingen waardoor de mond tot bij de prooi gebracht wordt. Zoals figuur 2 duidelijk illustreert, verandert de positie van het lichaam bij *pivot feeding* niet, op een kleine neerwaartse beweging na. (de Lussanet & Muller, 2007, p. 566)

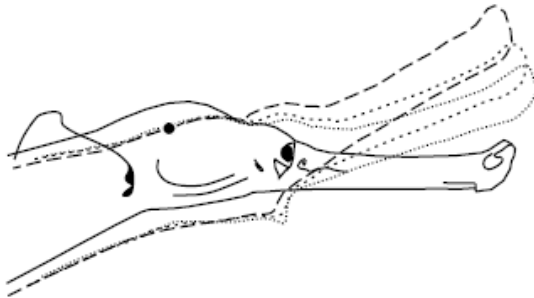


Fig. 2. Laterale weergave van een zeenaald die aan *pivot feeding* doet. De onderste tekening (volle lijn) geeft de beginpositie weer, de bovenste tekening (streepjes) de eindpositie. De zwarte stip stelt het nekgewricht voor. (de Lussanet & Muller, 2007, p. 563)

Hoewel alle Syngniathidae aan *pivot feeding* doen, en bovendien op gelijkaardige prooien jagen, bestaat er een grote intersoortelijke variatie in de lengte van de snuit. Deze variatie heeft onderzoekers aangezet tot het bestuderen van voor- en nadelen van korte en lange snuiten.<sup>42</sup> Zo onderzoeken Van Wassenbergh et al. bijvoorbeeld de hypothese dat een lange snuit het voordeel biedt dat de mond met een hogere lineaire snelheid beweegt. (Van Wassenbergh et al., 2011, pp. 1786-1787)

#### 4.1.2 *Function ascriptions* in het besluit

Het besluit van ‘*Why the long face*’ bevat drie *function ascriptions*. De eerste twee zitten vervat in volgend fragment.

“The kinematic data support the hypothesis that pipefishes with relatively long snouts can generate higher angular velocities of head rotation compared to a congeneric with a relatively short snout. Furthermore, a longer snout is advantageous to the pipefish in striking its prey at a larger distance.” (Van Wassenbergh et al., 2011, p. 1796)

<sup>42</sup> Het gaat dan over de relatieve lengte van de snuit. Dit is de verhouding tussen de lengte van de snuit (van het puntje van de snuit tot achter het oog) en de lengte van de kop (van het puntje van de snuit tot aan het nekgewricht). (Van Wassenbergh et al., 2011, p. 1787)

Ik haal eerst de tweede *function ascription* aan. Er wordt gesteld dat het 'kunnen vangen van prooien vanop grotere afstand' een *voordeel* biedt aan organismen met een lange snuit. Dit is een *F3-ascription*. De tweede *function ascription* is eveneens een *F3-ascription*, maar deze is iets minder duidelijk te ontwaren omdat het niet letterlijk als een voordeel wordt gepresenteerd. Het betreft het feit dat een lange snuit toelaat om de kop met een hogere hoeksnelheid te draaien. Het is echter gerechtvaardigd om te stellen dat dit een 'verdoken' *F3-ascription* is aangezien in het artikel op enkele regels onder het geciteerde fragment wordt verwezen naar '*these benefits*'. (Van Wassenbergh et al., 2011, p. 1796)

Bij de tweede *F3-ascription* dienen twee bemerkingen te worden gemaakt. Ten eerste wordt de *ascription* in het artikel soms anders verwoord. Er wordt dan gesteld dat een lange snuit toelaat om de *mond* met een hogere *lineaire snelheid* te bewegen. Hoewel beide formuleringen niet gelijk zijn, zijn ze wel nauw met elkaar verbonden. De hoeksnelheid van het hoofd is de mate waarin de hoek tussen hoofd en lichaam over een bepaald tijdsinterval verandert, terwijl de lineaire snelheid van de mond, de afstand is die de mond aflegt op een cirkelvormige baan in een bepaalde tijdspanne. Wanneer de mond wordt beschouwd als een (meetkundig) punt op het hoofd, en er wordt verondersteld dat het hoofd een (onvolledige) cirkelvormige beweging maakt, kan de lineaire snelheid van de mond worden berekend door de hoeksnelheid van het hoofd te vermenigvuldigen met de straal van de cirkelvormige baan waarop de mond beweegt. (Mc. Lester & St. Pierre, 2008)

Ten tweede wordt er elders in het artikel naar de tweede *F3-ascription* verwezen door middel van de term 'adaptatie':

"A recent biomechanical model hypothesized that a longer snout is an *adaptation* to reach the prey as fast as possible. The model elegantly showed that species bearing a relative long snout have shorter prey-reach times [...] compared to species with shorter snouts." (de Lussanet & Muller, 2007, p. 562, italics added) in (Van Wassenbergh et al., 2011, p. 1787)

Ik kom later nog terug op de reden waarom bovenstaande verwijzing naar een *F3-ascription* zo opvallend is.

De derde *function ascription* uit het besluit is een negatieve *F2-ascription* en kan enkel tussen de regels worden gelezen.

"Both pipefish species showed very similar, stereotyped feeding kinematics and the capability of adjusting their head rotation could not be demonstrated." (Van Wassenbergh et al., 2011, p. 1796)



In het fragment wordt gesteld dat *pivot feeding* bij zeenaalden gebeurt op basis van een stereotiep bewegingspatroon. Dat patroon, waarvan een opwaartse draaibeweging van het hoofd de belangrijkste component vormt, kan volgens hun onderzoek niet worden bijgestuurd. Van Wassenbergh et. al verwijzen hier in feite naar een vaststelling die in het artikel uitgebreid wordt besproken, namelijk dat zeenaalden geen gebruik maken van informatie over de (veranderende) positie van een prooi wanneer ze aan *pivot feeding* doen. Het neurale feedbacksysteem op basis van visuele informatie speelt met andere woorden geen *rol* in het mechanisme onderliggend aan *pivot feeding*. (Van Wassenbergh et al., 2011, pp. 1794- 1975)

#### 4.1.3 Onderzoeksvragen

Van Wassenbergh et al. leiden hun specifieke onderzoeksvragen af op basis van twee belangrijke bronnen. De eerste bron is een mathematisch model van *pivot feeding* bij zeenaalden dat werd ontwikkeld door de Lussanet en Muller. (de Lussanet & Muller, 2007) Het model suggereert dat een lange snuit het voordeel biedt dat de mond sneller bij een prooi kan worden gebracht ten gevolge van twee factoren. Ten eerste is de hoek waarover het hoofd gedraaid moet worden kleiner. Ten tweede zijn zeenaalden met een lange snuit in staat om hun snuit te versmallen waardoor ze minder weerstand van het water ondervinden. De tweede bron is een dieetstudie die aantoont dat Syngniathidea die over lange snuit beschikken, meer 'moeilijk te vangen' prooien consumeren dan soorten met een korte snuit. (Kendrick & Hyndes, 2005)

Op basis van het model en de dieetstudie worden drie onderzoeksvragen afgeleid. De eerste is de vraag of de suggestie dat 'een lange snuit toelaat om een hogere hoeksnelheid van het hoofd te genereren' correct is. Vooraleer deze vraag te beantwoorden, is het volgens Van Wassenbergh et. al nodig om een evaluatie uit te voeren van het model van de Lussanet en Muller aangezien het op een zware vooronderstelling steunt. De twee onderzoekers gaan er immers van uit dat het hoofd bij sommige zeenaalden over een minder grote hoek gedraaid moet worden (om de mond bij een prooi te brengen) *omdat* ze over een lange snuit beschikken. Ze veronderstellen met andere woorden dat het rotatiepunt van het hoofd van zeenaalden met een lange snuit op dezelfde plek gelegen is als bij zeenaalden met korte snuit, en dat de draaistraal van het hoofd bijgevolg enkel wordt bepaald door de lengte van de snuit. Indien zou blijken dat deze vooronderstelling niet gerechtvaardigd is, wordt onderzoek naar de vermeende grotere hoeksnelheid *dankzij* een lange snuit veel minder interessant.

De tweede onderzoeksvraag polst naar een potentieel nadelig gevolg van het feit dat bij organismen met een lange snuit de ogen verder verwijderd zijn van de mond, namelijk dat de

mond minder accuraat tot bij de prooi kan worden gebracht. De derde onderzoeksvraag houdt verband met manier waarop het zojuist vermelde nadeel gecompenseerd wordt. Van Wassenbergh et al. onderscheiden twee mogelijke compensatiemechanismen en willen achterhalen welke van de twee daadwerkelijk gehanteerd wordt. (Van Wassenbergh et al., 2011, p. 1788) De eerste mogelijke ‘oplossing’ bestaat erin dat zeenaalden, in plaats van de mond rechtstreeks tot bij de prooi te brengen, steeds een identieke positie aannemen ten aanzien van de prooi en vervolgens toeslaan door middel van een stereotiep kinematisch patroon. De alternatieve ‘oplossing’ houdt in dat zeenaalden over een uitgebreid feedbacksysteem beschikken dat toelaat om de positie van een prooi precies in te schatten, en het kinematisch aanvalspatroon aan te passen op basis van die informatie.

#### 4.1.4 Methodes en resultaten

Zoals reeds aangegeven, vangen Van Wassenbergh et. al aan met een evaluatie van de vooronderstelling (betreffende het rotatiepunt van het hoofd) die onderliggend is aan het mathematisch model van de Lussanet en Muller. Ze analyseren daartoe veertig video-opnames van zeenaalden die aan *pivot feeding* doen. Bij die analyse concentreren ze zich op twee oriëntatiepunten: de punt van de snuit en de ogen. Door de totale verplaatsing van beide oriëntatiepunten na te gaan, en deze gegevens op een gepaste manier met elkaar te vergelijken, wordt het rotatiepunt gevonden. Uit deze analyse blijkt dat de vooronderstelling van de Lussanet en Muller gegrond is. Bijgevolg is hun model aannemelijk, en blijft het interessant om de suggestie dat ‘een lange snuit toelaat om een hogere hoeksnelheid van het hoofd te genereren’ te onderzoeken.

Om de eerste twee onderzoeksvragen te beantwoorden, voeren Van Wassenbergh et al. een kinematische analyse uit van twee soorten zeenaalden: één soort met een lange snuit, de andere met een korte snuit. Deze analyse is gelijkaardig aan de zojuist vermelde analyse, maar uitgebreider. In plaats van twee oriëntatiepunten, worden er nu zeven vastgelegd. Deze worden weergegeven in figuur 3.

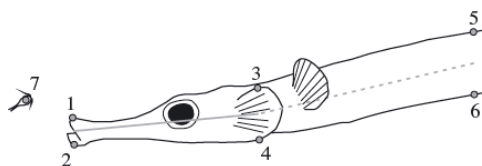


Fig. 3. schematische weergave van de zeven oriëntatiepunten: dorsaal en ventraal op de punt van de snuit, dorsaal en ventraal op het kieuwdeksel, dorsaal en ventraal op het lichaam op ongeveer één hoofdlangte afstand, en het middelpunt van de prooi. (Van Wassenbergh et al., 2011, pp. 1789-1790)

Op basis van de verplaatsingen van de oriëntatiepunten, worden voor elke soort de volgende tien 'kinematische profielen' berekend, en dit zowel voor succesvolle als voor onsuccesvolle pogingen tot *pivot feeding*: (i) de totale hoek waarover het hoofd draait, (ii) de hoeksnelheid waarmee het hoofd draait, (iii) de totale hoek waarover het lichaam draait, (iv) de hoeksnelheid waarmee het lichaam draait, (v) de totale afstand die de mond aflegt, (vi) de lineaire snelheid van de mond, (vii) de totale afstand die de prooi aflegt, (viii) de lineaire snelheid van de prooi, (ix) de initiële afstand tussen zeenaald en de prooi, en (x) de initiële hoek tussen zeenaald en de prooi. (Van Wassenbergh et al., 2011, p.1790)

Vervolgens wordt uit die profielen wordt verdere informatie afgeleid. Eerst worden er twee 'afstanden' bepaald: (i) de afstand tussen zeenaald en prooi wanneer het hoofd van de zeenaald maximaal gedraaid is, en (ii) de maximale afstand die de prooi aflegt tussen twee frames van de video-opname. Daarnaast wordt er ook een hoek berekend, namelijk deze tussen zeenaald en prooi wanneer het hoofd van de zeenaald maximaal gedraaid is. Dan worden er ook negen tijdsvariabelen bepaald: (i) de tijd waarop de prooi een maximale afstand aflegt, (ii) de tijd waarop de prooi een maximale snelheid bereikt, (iii) de tijd waarop een zeenaald zijn prooi vangt, (iv) de tijd waarop het hoofd van de zeenaald maximaal gedraaid is, (v) de tijd waarop het hoofd een maximale hoeksnelheid bereikt, (vi) de tijd waarop het lichaam maximaal gedraaid is, (vii) de tijd waarop het lichaam een maximale hoeksnelheid bereikt, (viii) de tijd waarop de mond een maximale afstand heeft afgelegd, en (ix) de tijd waarop de mond een maximale lineaire snelheid bereikt. (Van Wassenbergh et al., 2011, p.1790)

Deze grote hoeveelheid aan informatie over onderling verbonden variabelen wordt dan door middel van een hoofdcomponentenanalyse herschreven op basis van de meest voorname variabelen, of 'hoofdcomponenten'. (Jolliffe, 2002, p. 1) Het resultaat van de hoofdcomponenten wordt grafisch weergegeven in een grafiek. De resultaten voor de zeenaalden met korte en lange snuiten kunnen dan gemakkelijk vergeleken worden.<sup>43</sup>

Uit de hoofdcomponentenanalyse blijkt dat zeenaalden met een lange snuit inderdaad in staat zijn tot het genereren van een hogere hoeksnelheid van het hoofd. De eerste onderzoeksvraag is hiermee beantwoord. Maar dat is nog niet alles. Bij de uitvoering van de analyse ontstond immers, schijnbaar onverwacht, inzicht in wat potentieel een tweede voordeel vormt van een lange snuit. Uit de waarnemingsgegevens bleek immers duidelijk dat

---

<sup>43</sup> Wegens gebrek aan tijd kan ik helaas niet meer aandacht besteden aan de (wiskundige en wetenschappelijke) betekenis van een hoofdcomponentenanalyse. Een uitgebreide studie van dergelijke analyses zou echter zeer interessant zijn, aangezien die inzicht kan opleveren in de voorwaarden waar 'hoofdcomponenten' aan moeten voldoen, en de manier waarop de grote hoeveelheid data wordt gereduceerd zonder een groot verlies aan informatie. Het hoeft niet gezegd dat dergelijke inzichten noodzakelijk zijn voor een volledige methodologie.

zeenaalden met een lange snuit er in slagen om prooien te vangen vanop een grotere afstand. Dit heeft mogelijks als voordeel dat prooien de naderende predator minder snel zien naderen, wat de kans op een succesvolle aanval van de zeenaald aanzienlijk verhoogt. (Van Wassenbergh et al., 2011, p. 1794)

Om de tweede onderzoeksvraag te beantwoorden, vergelijken Van Wassenbergh et al. de verhouding tussen het aantal succesvolle en het aantal onsuccesvolle pogingen tot *pivot feeding* van de twee soorten zeenaald die als proefdier werden gebruikt. Uit die vergelijking blijkt dat zeenaalden met een lange snuit gemiddeld zestig procent minder efficiënt jagen dan zeenaalden met een korte snuit. Deze vaststelling vormt volgens de onderzoekers een sterke aanwijzing voor het feit dat een lange snuit het nadeel biedt dat de mond minder accuraat tot dicht bij de prooi kan worden gebracht.

Hier dient echter een belangrijke opmerking te worden gemaakt. De reeds aangehaalde dieetstudie toont aan dat Syngnatae met een lange snuit doorgaans grote (en moeilijk te vangen) prooien eten. (Kendrick and Hyndes, 2005) De keuze voor het gebruik van kleine prooidieren bij de video-opnames van Van Wassenbergh et al., zou het verschil in efficiëntie dus al gedeeltelijk kunnen verklaren. (bron p 1796)

De observatie dat er geen verschil bestaat tussen de kinematische profielen van succesvolle en onsuccesvolle pogingen tot *pivot feeding* vormt een eerste indicatie voor het antwoord op de derde onderzoeksvraag. Het gebrek aan contrast wijst er immers op dat er geen feedback optreedt. Er zijn echter nog sterker argumenten voorhanden. Ten eerste blijkt uit de hoofdcomponentenanalyse dat er geen correlatie bestaat tussen de hoek waarover het hoofd gedraaid wordt en de initiële afstand en hoek tussen zeenaald en prooi. Ten tweede is er eerder onderzoek van Van Wassenbergh en De Rechter dat aantoont dat de gemiddelde reactietijd van zeenaalden op een externe stimulus achttien milliseconden bedraagt, terwijl de tijd waarop een zeenaald zijn mond tot bij de prooi brengt slechts vijf milliseconden bedraagt. (Van Wassenbergh & De Rechter, 2010) Het is dus zeer onwaarschijnlijk dat het neurale feedback-systeem een rol speelt in de positionering van de mond bij de prooi. Veel aannemelijker is dat zeenaalden gebruik maken van het tweede compensatiemechanisme dat door de onderzoekers werd voorgesteld: ze proberen steeds een identieke positie aan te nemen ten aanzien van de prooi en slaan vervolgens toe door middel van een stereotiep kinematisch patroon.

#### 4.1.5 Evaluatie van de gebruikte methodes op basis van Wouters' werk<sup>44</sup>

A) Het biologisch voordeel dat het hoofd met grotere hoeksnelheid draait

Het eerste biologisch voordeel dat wordt aangehaald in het besluit van 'Why the long face' houdt in dat zeenaalden met een lange snuit hun hoofd kunnen draaien met een hogere hoeksnelheid. De methode op basis waarvan tot die F3 wordt besloten, is een uitgebreide kinematische analyse van zeenaalden die aan *pivot feeding* doen. Die methode strookt volledig met het eerste criterium dat Wouters gebruikt om een F3 te onderscheiden, namelijk dat het nooit een item of gedraging als onderwerp heeft, maar altijd een eigenschap.<sup>45</sup> Bij de uitvoering van de kinematische analyse wordt er immers, op basis van informatie over de plaatsverandering van bepaalde *items* (de punt van de snuit, de kieuwen en het lichaam) bij *pivot feeding*, gezocht naar de snelheid van die plaatsverandering. Die snelheid is een kwantitatieve *eigenschap* van items die bijdragen tot het voedingsproces dat typisch is voor zeenaalden.

Wouters' tweede criterium bestaat er in dat F3-*ascriptions* comparatief zijn. Hoewel de kinematische analyse die Van Wassenbergh et al. uitvoeren niet comparatief is an sich, wordt er weldegelijk een vergelijkend onderzoek gevoerd: er wordt immers zowel een hoofdcomponentenanalyse uitgevoerd voor zeenaalden met een lange, als met een korte snuit, en vervolgens worden beide resultaten vergeleken. De methode respecteert dus ook het tweede criterium.

Het derde criterium stelt dat er slechts over een biologisch voordeel wordt gesproken wanneer een eigenschap een groter *fitness*voordeel oplevert dan een alternatieve eigenschap. Een F3-*ascription* is met andere woorden evaluatief. De gebruikte methode strookt niet volledig met dit criterium aangezien de kinematische analyse niet verduidelijkt op welke manier de hogere hoeksnelheid van het hoofd een *fitness*voordeel biedt aan zeenaalden met een lange snuit. Het is mogelijk dat de onderzoekers er vanuit zijn gegaan dat het in de natuur altijd voordelig is om 'sneller' of 'sterker' te zijn, maar volgende twee fragmenten lijken alvast het tegendeel te bevestigen.

"This [The higher linear velocities of the mouth during *pivot feeding* in species with longer snouts] does not necessarily mean, however, that species with relatively longer

---

<sup>44</sup> In 'four notions of biological function' bespreekt Wouters vier criteria waar een F3 volgens hem aan beantwoordt. In deze sectie maak ik bij de evaluatie van de gebruikte methodes enkel gebruik van de eerste drie criteria, namelijk 'een eigenschap als onderwerp', 'comparatief' en 'waarde geladen'. Het vierde criterium ('wetmatig karakter') gebruik ik niet omdat het volgens mij deel uitmaakt van Wouters' theorie over de informatieve waarde van functionele verklaringen dan van zijn theorie over de structuur ervan. Zoals aangegeven in de inleiding, maakt de behandeling van deze theorie geen deel uit van mijn masterproef.

<sup>45</sup> Zie hoofdstuk 2, sectie 2.2. voor een definitie van 'item' en 'eigenschap'.

snouts capture their prey in a smaller time interval, since *D. dactylophorus* needed c. 5.5 ms while *D. melanopleura* only needed c. 3.1 ms to reach its prey.” (Van Wassenbergh et al., 2011, p. 1794)

“These benefits, however, do not necessarily guarantee prey-capture success, since the species with a long snout included in this study was able to capture its prey in only 31% of the prey-capture events recorded, while the species with a short snout was successful in 91% of the prey-capture events.”<sup>46</sup> (Van Wassenbergh et al., 2011, p.1796)

Voorlopig is de claim dat een lange snuit, doordat die toelaat het hoofd met een hogere hoeksnelheid te draaien, een voordeel biedt aan zeenaalden niet gerechtvaardigd. Er is nood aan onderzoek naar de manier waarop die hogere snelheid een *fitness*voordeel oplevert. Zoals eerder aangegeven, wordt in het artikel ook een fragment geciteerd waarin een lange snuit gegeven zijn F3 (het snelheidsvoordeel) een ‘potentiële adaptatie’ wordt genoemd. ‘Adaptatie’ wordt best gedefinieerd als een eigenschap die gegeven een bepaald voordeel geselecteerd is geraakt door natuurlijke selectie, en valt samen met Wouters’ F4. Zoals aangegeven in hoofdstuk twee bestaan er enkele verschillen tussen F3’s en F4’s: de eerste zijn normatief en comparatief, en worden toegekend op basis van een focus op het organisme terwijl de tweede descriptief en niet comparatief zijn, en worden toegekend op basis van een focus op de eigenschap. Hoewel het niet verkeerd is om op basis van een F3-*ascription* aan een eigenschap te spreken over de *potentiële* F4 van die eigenschap, is het belangrijk om niet te vergeten dat beide invullingen van ‘functie’ niet gelijk zijn. Wanneer men een F4-*ascription* wilt onderbouwen op basis van een gefundeerde F3-*ascription* is er nood aan aanvullende informatie: men moet aantonen dat de toegeschreven F3 het voordeel is dat ervoor zorgde dat een eigenschap geselecteerd werd boven de alternatieve eigenschappen voorhanden in de populatie. Deze informatie wordt niet aangereikt door Van Wassenbergh et al. De suggestie dat een lange snuit een adaptatie is, kan bijgevolg (voorlopig) niet worden hard gemaakt.

B) Het biologisch voordeel dat prooien vanop grotere afstand gevangen worden

Het tweede biologisch voordeel dat in het besluit wordt geclaimd, is dat zeenaalden met een lange snuit hun prooi vanop een grotere afstand vangen. Deze claim wordt onderbouwd op

---

<sup>46</sup> Bij dit fragment dient volgende eerder gemaakte opmerking herhaald te worden. Het verschil in de verhouding tussen het aantal succesvolle en onsuccesvolle pogingen tot voeden wordt mogelijks (deels) verklaard doordat er bij de opnames gebruik werd gemaakt van kleine prooien, terwijl zeenaalden met een lange snuit in het wild doorgaans op grotere prooien jagen. (zie sectie 4.1.4)

basis van een vergelijking van waarnemingsgegevens. Die methode respecteert het eerste criterium, aangezien de gegevens betrekking hebben op de grootte van een afstand, en deze grootte een kwantitatieve *eigenschap* is van een voedingsproces van zeenaalden.

Het is duidelijk dat de methode ook strookt met Wouters' tweede criterium, het betreft immers een vergelijking van gegevens. Aan het derde criterium wordt echter niet beantwoord. Louter het vergelijken van de afstanden vanwaar zeenaalden een prooi vangen, levert immers geen inzicht op in het eventuele *fitness*voordeel dat een langere afstand zou opleveren. Van Wassenbergh et al. zijn zich hier van bewust, en formuleren de tweede F3-*ascription* zeer voorzichtig.

“Despite the lack of direct evidence for this, a higher mouth-prey distance could decrease the chance of the prey noticing the approaching predator. Therefore, this might positively influence prey-capture success.” (Van Wassenbergh et al., 2011, p. 1794)

Het is dan ook opmerkelijk dat er, ondanks bovenstaand fragment, in ‘*Why the long face*’ toch wordt besloten dat het jagen vanop een grotere afstand een voordeel biedt. Ook hier is er immers nood aan verder onderzoek. Tot het moment dat dat onderzoek is uitgevoerd, is de tweede F3-*ascription* niet gerechtvaardigd.

### C) De (onbestaande) biologische rol van het neurale feedbacksysteem bij *pivot feeding*

In hun besluit stellen Van Wassenbergh et al. dat het neurale feedbacksysteem op basis van visuele informatie geen rol speelt in het mechanisme van *pivot feeding* bij zeenaalden. Deze negatieve F2-*ascription* wordt in het artikel onderbouwd op basis van drie verschillende waarnemingsgegevens: (i) de kinematische profielen van succesvolle en onsuccesvolle pogingen tot voeden zijn identiek, (ii) er bestaat geen correlatie tussen de beweging van het hoofd en de initiële positie van de prooi, en (iii) de reactietijd op een externe stimulus is langer dan de tijdsperiode waarin een prooi wordt gevangen.

Hoewel uit Wouters' theorie duidelijke methodologische richtlijnen zijn af te leiden voor F3-*ascriptions*, is dit in veel mindere mate het geval voor F2-*ascriptions*. Een grondige evaluatie van de bewijsvoering voor een F2-*ascription* louter op basis van Wouters' werk is dus zeer moeilijk. Maar, zoals ik reeds aangaf in hoofdstuk één, valt Wouters' definitie van een F2 samen met de invulling van ‘functie’ binnen de systemische benadering, bijgevolg is het

misschien mogelijk om de *F2-ascription* van Van Wassenbergh et. al. te evalueren op basis van methodologische richtlijnen die binnen deze benadering werden ontwikkeld.<sup>47</sup>

De eerste auteur die vanuit de systemische benadering duidelijke richtlijnen lijkt te formuleren, is Cummins. Hij stelt dat een F2 moet worden vastgesteld op basis van de analytische strategie. (Cummins, 1975, p. 759) Zoals reeds aangegeven in hoofdstuk één, houdt deze strategie in dat een complexe capaciteit geanalyseerd wordt in subcapaciteiten. Een F2 is dan elke subcapaciteit die bijdraagt aan de complexe capaciteit. Cummins illustreert de analytische methode op basis van de assemblagelijijn van een product: de complexe capaciteit van het vervaardigen van het product wordt geanalyseerd in termen van de afzonderlijke capaciteiten, of functies, van werknemers en machines. (Cummins, 1975, p. 760) Cummins' analytische strategie is echter niet onmiddellijk toepasbaar op de complexe capaciteit '*pivot feeding*'. In tegenstelling tot een assemblagelijijn, die doorgaans wordt ondergebracht in een fabriekshal, volledig geïsoleerd van andere 'complexe capaciteiten', is *pivot feeding* immers een complexe capaciteit van een organisme dat over meerdere, onderling verbonden, complexe capaciteiten beschikt. Vooraleer de analytische strategie kan worden toegepast op *pivot feeding*, moeten dus eerst de relevante subcapaciteiten en bijhorende materiële componenten geïdentificeerd worden. Aangezien Cummins hiervoor geen methode aanreikt, kan de analytische strategie niet gebruikt worden als richtlijn bij de evaluatie van de *F2-ascription* van Van Wassenbergh et. al.

Craver is een andere auteur die de systemische benadering aanhangt. Ook hij heeft enkele methodologische richtlijnen uitgewerkt op basis van zijn theorie over functionele verklaringen. (Craver, 2007) Cravers' theorie, ook wel de '*mutual manipulability account*' genoemd, houdt in dat het toeschrijven van een F2 aan een component van een mechanisme onderliggend aan een complexe capaciteit, slechts gerechtvaardigd is wanneer een verandering in het gedrag van die component een verandering in het gedrag van het mechanisme teweegbrengt, en andersom. Meer formeel formuleert hij het als volgt:

“(i) X is part of S; (ii) in the conditions relevant to the request for explanation there is some change to X's  $\Phi$ -ing that changes S's  $\Psi$ -ing; and (iii) in the conditions relevant to the request for explanation there is some change to S's  $\Psi$ -ing that changes X's  $\Phi$ -ing.  
(Craver, 2007, p. 135)

Cravers' bijhorende methodologische richtlijnen zijn zeer duidelijk. Om zeker te zijn dat de tweede voorwaarde gerespecteerd wordt, moet bij het opstellen van een *F2-ascription* een

---

<sup>47</sup> In wat volgt gebruik ik 'F2' ook om te verwijzen naar het functieconcept dat binnen de systemische benadering gehanteerd wordt.



*bottom-up* experiment worden uitgevoerd waarbij wordt ingegrepen op de capaciteit van een component. Vervolgens moet men nagaan of die ingreep gevolgen heeft voor de capaciteit van het mechanisme. Merk op dat het 'ingrijpen' op twee manieren kan worden opgevat: ofwel wordt de activiteit gestimuleerd, ofwel wordt ze bemoeilijkt of zelfs onmogelijk gemaakt. Om te garanderen dat een *ascription* aan de derde voorwaarde voldoet, moet een *top-down* experiment worden uitgevoerd waarbij de activiteit van het mechanisme wordt gestimuleerd, om na te of de activiteit in sommige componenten toeneemt.

Op het eerste zicht kunnen Cravers richtlijnen, in tegenstelling tot die van Cummins, wel gebruikt worden bij de evaluatie van de *F2-ascription* van Van Wassenbergh et. al. Craver reikt immers wel een methode aan op basis waarvan de componenten van een mechanisme geïdentificeerd kunnen worden. Toch is ook een evaluatie van de voorgelegde casus op basis van Cravers richtlijnen niet vanzelfsprekend. Om een *bottom-up* experiment te kunnen uitvoeren, is het immers noodzakelijk dat de precieze locatie van de component waar men een *F2* aan wilt toeschrijven, gekend is. Enkel op basis van die informatie kan een doelgerichte ingreep op de component worden uitgevoerd. Helaas is de precieze locatie van het 'neurale feedbacksysteem op basis van visuele informatie' niet gekend. Wegens een gebrek aan informatie over het betrokken mechanisme kunnen dus ook Cravers richtlijnen niet gebruikt worden bij de evaluatie van de *F2-ascription* van Van Wassenbergh et. al.

Merk op dat uit het feit dat Cravers methodologische richtlijnen voor *F2-ascriptions* niet volledig van toepassing zijn op de voorgelegde claim, besloten zou kunnen worden dat de claim geen *F2-ascription* is. In het manuscript '*On the role of DN-explanation in Biology*' reiken Gervais en Weber echter een zeer sterk argument aan tegen de idee dat het uitgesloten is dat een claim een *F2-ascription* is wanneer ze niet geëvalueerd kan worden op basis van Cravers richtlijnen. De auteurs stellen het volgende:

“Ontologically speaking, we may safely assume that every biological capacity has a mechanism responsible for it. Epistemologically speaking however, our knowledge of these mechanisms is likely to be incomplete to a lesser or greater degree.” (Gervais & Weber, 2013, p. 2)

Gervais en Weber wijzen er met andere woorden op dat een gebrek aan informatie over biologische mechanismen niet impliceert dat die mechanismen (en hun componenten met *F2*'s) niet bestaan. Het is bijgevolg mogelijk om een geldige *F2-ascription* te doen, zonder dat deze beantwoordt aan Cravers richtlijnen. Er is voor dergelijke claims (waarbij er een gebrek aan informatie is over het betrokken mechanisme) wel nood aan alternatieve

richtlijnen om aan te tonen dat ze gerechtvaardigd zijn. Gervais en Weber reiken zo'n alternatieve richtlijn aan op basis van een analyse van enkele casussen. Vooraleer ik dieper inga op hun richtlijn, haal ik daarom één van hun casussen aan waarbij er helemaal geen informatie voorhanden is over het onderliggende mechanisme, en er toch algemeen erkende F2-ascriptions worden gedaan. Het betreft het navigeervermogen van duiven.

Getrainde duiven zijn in staat om vanop verre en onbekende bestemmingen naar huis te navigeren. Het enige wat met zekerheid gesteld kan worden over deze capaciteit, is dat ze twee subcapaciteiten omvat: het vermogen om zich te oriënteren op basis van de zon, en het vermogen om zich te oriënteren op basis van het magnetisch veld van de aarde. Men zegt soms ook wel dat duiven over een 'zonnekompas' en een 'magnetisch kompas' beschikken. Ondanks een gebrek aan informatie over de locatie van de componenten van het onderliggende mechanisme en hun interactie, zijn volgende F2-ascriptions algemeen erkend<sup>48</sup>: (i) Er bestaan componenten (*p*) van het mechanisme (*m*) dat de biologische rol heeft van zonnekompas (*f*) en duiven (*o*) toelaat zich te oriënteren op basis van de stand van de zon (*c*), en (ii) er bestaan componenten (*p*) van het mechanisme (*m*) dat de biologische rol heeft van magnetisch kompas (*f*) en duiven (*o*) toelaat zich te oriënteren op basis van het magnetisch veld van de aarde (*c*).

Gervais en Weber gaan onder meer voor bovenstaande casus na hoe de 'vage' *function ascriptions* onderbouwd worden. Zoals eerder aangegeven, formuleren ze op basis van dergelijke *casestudies* een alternatieve methodologische richtlijn die gebruikt kan worden bij de evaluatie van F2-ascriptions uit de biologische praktijk.

Gervais en Weber stellen vast dat onderzoekers bij het onderbouwen van een 'vage' F2-ascription steeds vertrekken vanuit een hypothese omtrent het bestaan van een mechanisme met een bepaalde capaciteit. In het onderzoek naar het navigeervermogen van duiven wordt zo bijvoorbeeld het bestaan van een magnetisch kompas verondersteld. Vervolgens worden er stellingen afgeleid over causale relaties die zouden bestaan indien de hypothese waar is, en die niet zouden bestaan indien de hypothese vals is. Voor de casus van het navigeervermogen van duiven neemt deze stap volgende vorm aan<sup>49</sup> :

---

<sup>48</sup> Zoals reeds aangegeven in hoofdstuk twee is de algemene vorm van een F2-ascription volgens Wouters de volgende: "Item or behavior *i* has biological role *f* in producing activity or capacity *c* of system *s* in the life of *o*-organisms." (Wouters, 2003, p. 639) Ten voordele van de continuïteit heb ik 'item' hier vervangen door 'component', en 'systeem' door 'mechanisme'. Deze aanpassingen zijn zuiver semantisch.

<sup>49</sup> Merk op dat de causale relatie enkel wordt besproken in de context van een bewolkte dag. De reden hiervoor is dat eerder werd aangetoond dat duiven over een zonnekompas beschikken. Aangezien op basis van de aanwezigheid van een zonnekompas dezelfde causale relaties verwacht worden als op basis van de aanwezigheid van een magnetisch kompas, is de aan- of afwezigheid van

“If pigeons have a magnetic backup compass then on clouded days one expects a causal relation between carrying a magnet around the neck or not and average flight direction.”

“If pigeons do not have a magnetic backup compass then on clouded days one expects no causal relation between carrying a magnet around the neck or not and average flight direction.” (Gervais & Weber, 2013, p. 13)

Ten slotte wordt er door middel van experimenten nagegaan of die causale relaties bestaan. Indien dit het geval is, wordt op basis van abductie besloten dat hun hypothese correct was, indien de relatie niet bestaat, wordt op grond van modus tollens besloten dat de hypothese vals is.<sup>50</sup> Gervais en Weber noemen dit soort experiment hypothetico-deductief. (Gervais & Weber, 2013)

In het kader van onderzoek naar het navigevermogen van duiven voerde Keeton een toevalsexperiment uit met duiven. (Keeton, 1971) Hij liet een experimentele groep met een magneet om hun hals, en een controlegroep duiven met een koperen staafje (bij wijze van placebo) om hun hals naar huis navigeren op een bewolkte dag. Keeton vergeleek de afgelegde trajecten van beide groepen en stelde een significant verschil vast: de experimentele groep had duidelijk meer moeite om zich te oriënteren. Het experiment vormt op deze manier een sterk argument voor de idee dat duiven over een magnetisch kompas beschikken.

Nu duidelijk is dat vage *F2-ascriptions* deel uitmaken van de biologische praktijk, en dat ze onderbouwd worden door middel van een hypothetico-deductieve methode, is het mogelijk om de negatieve claim van Van Wassenbergh et. al te evalueren.

Van Wassenbergh et. al vertrekken van de idee dat zeenaalden over een visueel feedbacksysteem op basis van visuele informatie beschikken. Indien dit systeem een rol speelt bij *pivot feeding*, wordt verwacht dat volgende stellingen waar zijn:

(i) Er bestaat een causale relatie tussen de kans dat een ingezette poging tot voeden succesvol afloopt, en de mate waarin het kinematisch profiel van die poging verschilt van het gemiddelde profiel. Er wordt met andere woorden verwacht dat een zeenaald de

---

de causale relatie slechts relevant in een context waar het zonnekompas zijn functie niet kan vervullen. Dit is bijvoorbeeld een bewolkte dag.

<sup>50</sup> In het tweede geval ziet het volledige redeneerschema er uit als volgt:

(i) 'hypothese A is juist'  $\supset$  'causale relatie R bestaat'

(ii) 'causale relatie R bestaat niet'

Uit (ii) en (i) volgt wegens modus tollens 'hypothese A is vals'.

veranderende positie van een prooi tijdens een poging tot *pivot feeding* opmerkt, en zijn bewegingen aanpast opdat zijn poging tot voeden succesvol zou aflopen.

(ii) Er bestaat een causale relatie tussen de hoek waarover de zeenaald zijn hoofd draait bij *pivot feeding*, en de initiële positie van de prooi te aanzien van de zeenaald.

(iii) De gemiddelde reactietijd van een zeenaald op externe stimuli korter is dan de tijdspanne waarbinnen een zeenaald zijn prooi vangt.<sup>51</sup>

De waarheid van de eerste twee stellingen wordt nagegaan op basis van het experiment dat ik besprak in sectie 4.1.4 Beide stellingen blijken vals. De derde stelling wordt weerlegd op basis van een eerder uitgevoerde experimentele studie. (De Rechter & Van Wassenbergh, 2011)

Aangezien alledrie stellingen vals zijn, wordt op basis van *modus tollens* besloten dat het neurale feedbacksysteem op basis van visuele informatie geen rol speelt bij *pivot feeding*. De werkwijze van van Wassenbergh et. al beantwoordt duidelijk aan de hypothetico-deductieve methode. Hun negatieve *F2-ascription* is bijgevolg volledig gerechtvaardigd.

## **4.2 Why is the Eye-like Spot of the Oyanirami Fish *Coreoperca kwamebari* Located near the Real Eye?**

### **4.2.1 Toelichting bij het artikel**

Het artikel van Kohda en Watanabe werd reeds toegelicht in sectie 3.4.2 Het wordt er aangehaald ter illustratie van de experimentele methode.

### **4.2.2 Function ascriptions in het besluit**

Het besluit bevat twee *F2-ascriptions*. Ze zitten allebei vervat in volgend fragment.

“As the eye-like spots of the oyanirami are on the gill cover edges, their function is twofold, for threatening in frontal display and also as decoy marks in the lateral view.”

(Kohda & Watanabe, 1991, p. 122)

De onderzoekers claimen dat de oogvlekken van oyanirami functioneren (i) als dreigingsmiddel en (ii) als afleidingsmiddel. In het artikel ‘*Why is the eye-like spot located*

---

<sup>51</sup> Merk op dat deze stelling geen betrekking heeft op de aan- of afwezigheid van een causale relatie (zoals Gervais’ en Webers model van de hypothetico-deductieve methode vraagt). Toch vormt de waarheid van deze stelling een voorwaarde voor de mogelijkheid dat om het even welk feedbacksysteem op basis van externe stimuli een rol speelt bij *pivot feeding*.

*near the real eye?* wordt enkel de tweede F2-*ascription* onderzocht. De eerste F2-*ascription* werd reeds eerder in andere artikels onderbouwd.<sup>52</sup> In wat volgt besteed ik dan ook enkel aandacht aan de methodologie van de tweede *function ascription*.

#### 4.2.3 Onderzoeksvragen

De manier waarop Kohda en Watanabe hun onderzoeksvraag afleiden, is enigszins verwarrend. Hun uitgangspunt bestaat er in dat oogvlekken een sleutelrol spelen in het bedreigen van rivalen. De eerste vraag die ze, op basis van die informatie, formuleren is de volgende.

“Why [...] is the spot located at the edge of the gill cover? [...] Is the spot’s position related to any effect other than threatening?” (Kohda & Watanabe, 1991, p. 120)

Ze vragen zich met andere woorden af of de oogvlekken, naast het bedreigen van rivalen, nog een tweede F2 hebben die een verklaring biedt voor de positionering van de vlekken op de kieuwdeksels. Vervolgens veronderstellen ze dat oogvlekken inderdaad een tweede F2 hebben, namelijk het afleiden van de aandacht van de echte ogen tijdens een gewelddadige confrontatie.<sup>53</sup> Deze F2 zou volgens de auteurs echter pas optimaal vervuld worden, wanneer de vlekken ver verwijderd zijn van de echte ogen. De uiteindelijke onderzoeksvraag die Kohda en Watanabe formuleren is dan ‘of oogvlekken die gepositioneerd zijn aan de staart, efficiënter de aandacht afleiden van de echte ogen, dan vlekken op de kieuwdeksels’. Deze vraag kan geherformuleerd worden als volgt: ‘biedt de eigenschap van het hebben van oogvlekken dicht bij de staart het *voordeel* dat de aandacht van rivalen op meer efficiënte wijze wordt afgeleid van de echte ogen?’. Uit deze herformulering blijkt duidelijk dat de onderzoeksvraag in feite peilt naar het bestaan van een F3.

Indien het antwoord op de vraag positief is, is het waarschijnlijk zo dat de locatie van oogvlekken enkel bepaald wordt door de rol die ze spelen in het bedreigen van rivalen. De initiële vraag is dan beantwoord.<sup>54</sup>

Het is belangrijk om op te merken dat Kohda en Watanabe’s onderzoeksvraag steunt op de idee dat de oogvlekken ook de F2 van afleidingsmiddel hebben. Dit idee wordt in het artikel echter slechts als hypothese geformuleerd. De onderzoeksvraag steunt dus op een zware vooronderstelling.

---

<sup>52</sup> (Barends & Barends-Van Roon, 1950), (Kohda, 1983) en (Kohda & Watanabe, 1990)

<sup>53</sup> Hiervoor bestaan verschillende aanwijzingen die ik reeds aanhaalde in sectie 3.4.2. De aanwijzingen volstaan echter niet om te besluiten dat de hypothese correct is.

<sup>54</sup> Deze redenering is niet helemaal correct. Ik kom hier op terug in sectie 4.2.6.

#### 4.2.4 Methodes en resultaten

De experimentele methode waar Kohda en Watanabe gebruik van maken, werd reeds uitgebreid besproken in het vorige hoofdstuk.

Hun onderzoek maakt duidelijk dat oogvlekken bij de staart geen voordeel bieden boven oogvlekken op de kieuwdeksels: bij 'rear-spot dummies' werden 56% van de beten in de ogen aangebracht, bij normale dummies 'slechts' 22%. Kohda en Watanabe besluiten het volgende.

“[a]s eye-like spots of oyanirami are located near the real eyes, they serve as decoys to attract rival attacks and so deflect them from the real eyes.” (Kohda & Watanabe, 1991, p. 121)

Bovenstaand fragment heeft betrekking op een F2. Dit is opmerkelijk aangezien Kohda en Watanabe ertoe besluiten op basis van onderzoek naar een F3. Ze lijken dus zeer verward omtrent hun precieze doel, en het juiste middel om dat doel te bereiken. Ik kom hier op terug in een volgende sectie.

#### 4.2.5 Evaluatie van de gebruikte methodes op basis van Wouters' werk

De onderzoeksvraag van Kohda en Watanabe peilt naar het bestaan van een biologisch voordeel van oogvlekken die bij de staart staan: leiden dergelijke vlekken op meer efficiënte wijze de aandacht af bij een gewelddadige confrontatie dan vlekken op de kieuwdeksels?

Om deze vraag te beantwoorden, wordt er gebruik gemaakt van een experimentele methode.

Het onderwerp van die methode is de *locatie* van de oogvlekken, en dit is geen item of gedraging, maar een eigenschap. De methode strookt dus alvast met Wouters' eerste criterium voor *F3-ascriptions*. Ook aan het tweede criterium wordt beantwoord, want het onderzoek is duidelijk comparatief: de verdeling van bijtsporen bij 'normale dummies' wordt vergeleken met de verdeling bij 'rear-spot dummies'. Uit die vergelijking blijkt dat *rear-spot dummies* in verhouding meer bijtsporen vertonen in de 'echte ogen'. Mocht het echte organismen betreffen, zouden vlekken bij de staart dus geen *fitness*voordeel opleveren. Verwondingen aan de ogen hebben immers vaker fatale gevolgen dan verwondingen elders op het lichaam. (Kohda & Watanabe, 1991, p. 120) Aangezien de methode toelaat een uitspraak te doen over de *fitness* van oyanirami met oogvlekken bij de staart (in vergelijking met oyanirami met oogvlekken op de kieuwen) strookt ze ook met Wouters' derde criterium.

De manier waarop de negatieve F3-*ascription* wordt onderbouwd, is dus conform Wouters werk over functionele verklaringen.

#### 4.2.6 Verwarring in het artikel

Hoewel de centrale onderzoeksvraag wordt beantwoord op basis van een gepaste methode, blijft de kwaliteit van het artikel van Kohda en Watanabe twijfelachtig. Het is immers onduidelijk op welke manier het (negatieve) antwoord op de onderzoeksvraag het algemene besluit impliceert. Hoe kan immers de rol van oogvlekken als afleidingsmiddel worden afgeleid uit de vaststelling dat de positionering van oogvlekken bij de staart geen *fitnessvoordeel* oplevert? In wat volgt argumenteer dat deze afleiding onmogelijk is. Ik beschrijf daartoe redenering die Kohda en Watanabe's volledige redenering op formele wijze, en wijs op basis van inferentieregels uit de klassieke logica aan waar het probleem ontstaat.

Kohda en Watanabe vertrekken van een premisse die is opgebouwd uit drie proposities:

A: 'Oogvlekken vervullen een biologische rol als afleidingsmiddel'

B: 'Oogvlekken die bij de staart gepositioneerd zijn, bieden het voordeel dat ze de aandacht op meer efficiënte wijze afleiden van de echte ogen'

C: 'Oyanirami met oogvlekken op de staart worden bij een aanval door een rivaal in verhouding minder vaak gebeten in de echte ogen.'

De relatie die ze veronderstellen tussen A, B en C is de volgende:  $(A \ \& \ B) \supset C$ . Minder formeel stelt de premisse dat 'als oogvlekken een biologische rol vervullen als afleidingsmiddel en oogvlekken die bij de staart gepositioneerd zijn het voordeel bieden dat ze de aandacht op meer efficiënte wijze afleiden van de echte ogen, dan worden oyanirami met oogvlekken op de staart bij een aanval door een rivaal in verhouding minder vaak gebeten in de echte ogen'.

Door middel van de experimentele methode gaan Kohda en Watanabe vervolgens na of (C) correct is. Aangezien dit niet het geval is, voegen ze een extra premisse toe, namelijk ' $\sim C$ '.

Op basis van de twee premissen ' $(A \ \& \ B) \supset C$ ' en ' $\sim C$ ' besluiten Kohda en Watanabe tot de waarheid van 'A', en stellen dat oogvlekken een biologische rol vervullen als afleidingsmiddel. Dit besluit is echter ongeldig volgens de klassieke logica. Uit ' $(A \ \& \ B) \supset C$ ' en ' $\sim C$ ' volgt immers, op basis van de inferentieregel 'modus tollens' dat ' $\sim(A \ \& \ B)$ '. Dit wilt zeggen dat 'A' en 'B' niet tezamen waar zijn. Om 'A' te kunnen afleiden, is heel andere informatie vereist, en deze informatie reiken Kohda en Watanabe niet aan. In het licht van

hun vraagstelling hebben Kohda en Watanabe in feite een irrelevant experiment uitgevoerd. Om inzicht te krijgen in de waarheid van 'A', hadden ze als volgt te werk moeten gaan.

Ten eerste moeten volgende proposities gebruikt worden om een premisse op te zetten:

~A: 'Oogvlekken vervullen geen biologische rol als afleidingsmiddel'

E: 'Oyanirami zonder oogvlekken worden bij een aanval door een rivaal in verhouding niet vaker gebeten in de ogen dan oyanirami met oogvlekken.'

De premisse is dan de volgende: ' $\sim A \supset E$ '. Minder formeel stelt ze dat 'als oogvlekken geen biologische rol vervullen als afleidingsmiddel dan worden oyanirami zonder oogvlekken bij een aanval door een rivaal in verhouding niet vaker gebeten in de ogen dan oyanirami met oogvlekken'.

Vervolgens moet de waarheid van 'E' worden nagegaan op basis van een experiment dat zeer gelijkaardig is aan het experiment van Kohda en Watanabe. Het enige verschil bestaat er in, dat er gebruik moet worden gemaakt van een '*zero spot dummy*'. Slechts indien dit experiment aantoont dat ' $\sim E$ ' (oyanirami zonder oogvlekken worden bij een aanval in verhouding vaker in de ogen gebeten dan oyanirami met oogvlekken), mag besloten worden tot de waarheid van 'A'. Het volledige inferentieschema ziet er dan uit als volgt:

(1)  $\sim A \supset E$

(2)  $\sim E$

(3)  $\sim \sim A$

(4) A

Uit (1) en (2) wegens modus tollens

Uit (3) wegens dubbele negatie

Het is nu duidelijk dat Kohda en Watanabe voor hun onderzoek wel een geschikte methode hebben gehanteerd, maar deze op irrelevante wijze hebben toegepast.

## Besluit

In dit hoofdstuk werden in totaal vier *function ascriptions* afkomstig uit twee artikels geëvalueerd. Waar mogelijk gebruikte ik als criteria de methodologische richtlijnen die kunnen worden afgeleid uit Wouters' theorie. Voor de evaluatie van F2-*ascriptions* steunde ik op de methodologische richtlijnen die worden uitgewerkt in het manuscript van Gervais en Weber. De evaluaties leverden enkele interessante vaststellingen op. De eerste houdt verband met de F3 die Van Wassenbergh et. al toeschrijven aan de lange snuit van zeenaalden *omdat* een dergelijke snuit toelaat het hoofd met een hogere hoeksnelheid te draaien. De onderzoekers lijken bij deze *ascription* te veronderstellen dat het draaien van het



hoofd met een *hogere* snelheid sowieso een voordeel oplevert. Wouters wijst er echter op dat 'voordeel' steeds begrepen moet worden in termen van *fitness*. Opdat de F3-*ascription* verantwoord zou zijn, moet dus eerst worden aangetoond dat het draaien van het hoofd met een hogere hoeksnelheid een *fitness*voordeel oplevert voor zeenaalden met een lange snuit. Ten tweede wordt er in '*why the long face*' naar een vermeende F3 verwezen als een potentiële F4. Hoewel deze verwijzing niet verkeerd is, is ze mogelijk misleidend. Beide invullingen van functie zijn immers niet gelijk. Om op basis van een F3-*ascription* te besluiten tot een F4-*ascription* is aanvullende informatie vereist. Op basis van de eerste twee vaststellingen blijkt dat Wouters' theorie inderdaad toelaat om na te gaan of *function-ascriptions* aan de norm beantwoorden.

Een derde vaststelling heeft betrekking op de F2-*ascription* van Kohda en Watanabe die niet correct onderbouwd is. Een evaluatie van de *ascription* op basis van de methodologisch richtlijnen van Gervais en Weber maakt duidelijk dat de onderzoekers wel gebruik hebben gemaakt van een gepaste methode, maar de verkeerde informatie hebben afgeleid. Eens dat probleem duidelijk is, is het zeer gemakkelijk een onderzoek (zeer gelijkaardig aan het uitgevoerde onderzoek) voor te stellen dat wel toelaat op een geldige manier tot de F2-*ascription* te besluiten. Uit deze vaststelling blijkt dat Wouters theorie het mogelijk maakt om (i) de geschiktheid van de methode die gebruikt wordt bij het onderbouwen van een *function ascription* te onderbouwen, te evalueren, en (ii) te oordelen of een *ascription* voldoende onderbouwd is.

Uit bovenstaande evaluaties lijkt dus alvast te volgen dat het conceptueel apparaat onderliggend aan Wouters' theorie zeer vruchtbaar is.

In het besluit van hoofdstuk drie haalde ik reeds enkele sterktes aan van Wouters' theorie (wanneer deze als zijnde descriptief wordt benaderd). Deze lijst kan nu worden uitgebreid met de voordelen die Wouters' theorie biedt wanneer ze normatief wordt beschouwd: het conceptueel apparaat onderliggend aan Wouters' theorie, is om een zeer handig instrument bij de evaluatie van *function ascriptions* uit de praktijk.

## Besluit

Ik begon deze masterproef met een overzicht van de hedendaagse discussie over functionele verklaringen in de biologie. Ik onderscheidde vier grote benaderingen: de *selected effects* benadering, de systemische benadering, de *goal directed* benadering en de *propensity* benadering. Een belangrijke oorzaak voor de veelheid aan benaderingen ligt in het feit dat auteurs zich bij het uitwerken van een theorie voornamelijk op persoonlijke intuïties baseren. Deze intuïties zijn bovendien gevormd door de verschillende onderzoeksdomeinen van waaruit de auteurs deelnemen aan de discussie. Bijgevolg verloopt de discussie 'ongestuurd'.

Later introduceerde ik de alternatieve benadering van Arno Wouters. De reden voor de introductie van deze relatief onbekende auteur, is zijn focus op functionele verklaringen in een bepaald onderzoeksdomein, namelijk de biologie. Deze focus sluit nauw aan bij mijn eigen interesse. Wouters' theorie is echter ook om andere redenen interessant. Ten eerste fundeert hij zijn theorie in een studie van de wetenschappelijke praktijk in plaats van zich louter op persoonlijke intuïties te baseren. Ten tweede is zijn onderliggend conceptueel apparaat (de vier invullingen van functie) bruikbaar bij de analyse en evaluatie van *function ascriptions* uit de biologische praktijk. Ook de derde sterkte van Wouters' theorie komt voort uit zijn conceptueel apparaat: het laat hem toe een modulaire theorie over verklaringen waarvan het explanans een *function ascription* bevat, uit te werken. Op deze manier wordt duidelijk dat functionele, mechanistische en historische selectie verklaringen ondanks hun verschillen, uit dezelfde modules zijn opgebouwd. Wouters integreert met andere woorden de verschillende theorieën uit de discussie in één pluralistische benadering van verklaringen die een *function ascription* bevatten.

Uit een kritische analyse van Wouters' theorie bleek echter dat er ook een aantal problemen zijn, en dat bepaalde aspecten nog om verdere uitwerking vragen. Op basis van deze tekortkomingen, kunnen volgens mij enkele waardevolle aandachtspunten voor verder onderzoek naar functionele verklaringen worden afgeleid. Ten eerste moet bepaald worden of het onderzoek dat men voert naar functionele verklaringen descriptief of normatief is. Op dit moment (met de informatie vervat in deze masterproef indachtig) lijkt het mij interessant om eerst een diepgaande descriptieve studie uit te voeren. De resultaten van deze studie kunnen vervolgens fungeren als basis voor verder normatief onderzoek. Op deze manier worden er pas richtlijnen voor functionele verklaringen opgesteld, nadat de gevoeligheden van biologen in kaart zijn gebracht. Uit het eerste aandachtspunt volgt er een tweede: bij het uitvoeren van de descriptieve studie mag men niet denken in termen van 'de biologie', maar moet zoals reeds aangegeven in de inleiding, op specifieke biologische disciplines worden

gefocus. Elke discipline wordt immers gekenmerkt door specifieke gevoeligheden. Biologische disciplines hanteren bijvoorbeeld verschillende niveaus van beschrijving (van organismen over celorganellen tot moleculen), beschouwen empirisch onderzoek van groter of kleiner belang en nemen verschillende verhoudingen aan ten aanzien van modellering en theorievorming. Plantkunde is geen genetica. Een derde punt dat onvoldoende is uitgewerkt bij Wouters houdt verband met wetenschappelijke methodologie. Volgens Wouters houdt het opstellen van een functionele verklaring telkens het toeschrijven van een voordeel aan een eigenschap in. Het zou dan zeer interessant zijn om na te gaan op welke manier zo'n voordeel in biologische disciplines wordt toegeschreven. Met andere woorden: wat zijn de methodologische criteria om een voordeel vast te stellen? Het derde aandachtspunt houdt dus in feite in dat het descriptieve onderzoek naar functionele verklaringen wordt uitgebreid naar de onderzoeksmethodiek van biologen in de praktijk.

Samengevat pleit ik op basis van de informatie in deze masterproef voor onderzoek naar functionele verklaringen dat (i) fijnmazig is (telkens focust op een specifieke biologische discipline), (ii) in de eerste fase descriptief is (dit zowel met aandacht voor de gevoeligheden van biologen als hun onderzoeksmethodiek), en (iii) toelaat om in een tweede fase richtlijnen op te stellen (voor de vorm, het gebruik en de constructie van) functionele verklaringen. De constructie van richtlijnen voor de praktijk moet met andere woorden bottom-up gebeuren.<sup>55</sup>

---

<sup>55</sup> Dankzij deze aanpak, kunnen enkele zaken die onderweg verloren zijn, opnieuw worden opgehaald. In hoofdstuk twee (sectie 2.2.2) gaf ik aan mee te gaan in Wouters' vernauwing van de betekenis van de term 'functionele verklaring'. In hoofdstukken twee en drie lag de focus bijgevolg exclusief op verklaringen waarvan het explanans een F2- en een F3-*ascription* bevat. Systemische en historische selectie verklaringen (die wel beantwoorden aan de ruime definitie van 'functionele verklaring') werden buiten beschouwing gelaten. Op basis van deze vernauwing, heb ik bovenstaand pleidooi ontwikkeld. Ik ben er nu, aan het eind van mijn masterproef, echter van overtuigd dat de betekenis van 'functionele verklaring' in het slotpleidooi opnieuw ruim mag worden opgevat. De initiële vernauwing werpt dus vruchten af.

## Bibliografie

- Adamczyk, P. G., Collins, S. H., & Kuo, A. D. (2006). The Advantages of a Rolling Foot in Human Walking. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 3953-3963.
- Adams, F. R. (1979). Goal-State Theory of Function Attributions. *Canadian Journal of Philosophy*, 9(3), 493-518.
- Allen, C., & Bekoff, M. (1995). Biological function, adaptation, and natural design. *Philosophy of Science*, 62(4), 609-622.
- Allen, G. L., Pondella, D. J., & Horn, M. H. (2006). *The Ecology of Marine Fishes. California and adjacent Waters*. London: University of California Press.
- Amundson, R., & Lauder, G. V. (1994). Function without Purpose - the Uses of Causal Role Function in Evolutionary Biology. *Biology & Philosophy*, 9(4), 443-469.
- Andersson, M., & Wiklund, C. G. (1978). Clumping versus Spacing out: Experiments on Nest Predation in Fieldfares (*Turdus pilaris*). *Animal Behaviour*, 26(4), 1207-1212.
- Andrade, M. C. B. (1996). Sexual Selection for Male Sacrifice in the Australian Redback Spider. *Science, New Series*, 271(5245), 70-72.
- Arai, M. N. (1997). *A Functional Biology of Scyphozoa*. London: Chapman & Hall.
- Beckner, M. (1959). *The Biological Way of Thought*. New York: Colombia University Press.
- Bertin, A., & Cezilly, F. (2003). Sexual selection, antennae length and the mating advantage of large males in *Asellus aquaticus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(4), 698-707.
- Biémont, C., & Vieira, C. (2006). Junk DNA as an Evolutionary Force. *Nature*, 443(5), 521-524.
- Bigelow, J., & Pargetter, R. (1987). Functions. *Journal of Philosophy*, 84(4), 181-196.
- Bishop, K. L. (2005). The relationship between 3-D kinematics and gliding performance in the southern flying squirrel, *Glaucomys volans*. *The Journal Experimental Biology*, February(209), 689-701.
- Bock, W. J., & von Wahlert, G. (1965). Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, 19(3), 269-299.
- Boorse, C. (1976). Wright on Functions. *Philosophical Review*, 85(1), 70-86.
- Boorse, C. (1977). Health as a Theoretical Concept. *Philosophy of Science*, 44, 542-573.
- Boorse, C. (2002). A Rebuttal on Functions. In C. R. Ariew A., Perlman M. (Ed.), *Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology* (pp. 63-112). United States: Oxford University Press Inc., New York.
- Braithwaite, R. (1953). *Scientific Explanation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Buller, D. J. (1998). Etiological Theories of Function: A Geographical Survey. *Biology and Philosophy*, 13(4), 505-527.

- Burger, K., Gimpl, G., & Farenholz, F. (2000). Regulation of receptor function by cholesterol. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 57(11), 1577-1592.
- Canfield, J. (1964). Teleological Explanation in Biology. *British Journal for the Philosophy of Science*, 14(56), 285-295.
- Craver, C. F. (2001). Role functions, mechanisms, and hierarchy. *Philosophy of Science*, 68(1), 53-74.
- Cummins, R. (1975). Functional-Analysis. *Journal of Philosophy*, 72(20), 741-765.
- Cummins, R. (1977). Programs in the Explanation of Behavior. *Philosophy of Science*, 44, 269-287.
- Cummins, R. (1983). *The Nature of Psychological Explanation*. Cambridge: MIT Press.
- Davies, P. S. (2000). The Nature of Natural Norms: Why Selected Functions are Systemic Capacity Functions. *Noûs*, 34(1), 85-107.
- Davies, P. S. (2001). *Norms of Nature*. Cambridge: MIT Press.
- Dretske, F. L. (1988). *Explaining Behavior*. Cambridge: MIT Pres.
- Emmons, L. H. (1983). Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates. *The American Naturalist*, 121(4).
- Enç, B., & Adams, F. (1992). Functions and Goal Directedness. *Philosophy of Science*, 59(4), 635-654.
- Esch, G. W., & Fernández, J. C. (1993). *A Functional Biology of Parasitism: Ecological and Evolutional Implications*. London: Chapman & Hall.
- Ewald, P. W., & William, A. (1982). Function of the Tongue in Nectar Uptake by Hummingbirds. *The Auk*, 99(3), 573-576.
- Fedak, M. A., & Seeherman, H. J. (1979). Reappraisal of Energetics of Locomotion Shows Identical Cost in Bipeds and Quadrupeds Including Ostrich and Horse. *Nature*, December(282), 713-176.
- Festen, J., & van Herwaarden, C. L. A. (1999). Slijmproductie. In M. Demets, J. H. Dijkman, C. Hilveringen & D. S. Postma (Eds.), *Longziekten* (pp. 388-391). Assen: van Gorcum.
- Forsman, A., & Lindell, L. E. (1993). The advantage of a bid head: swallowing performance in adders, *Vipera berus*. *Functional Ecology*, 7(2), 183-189.
- Gandelman, M. (2001). Eyebrow and eyelash reconstruction. *Operative Techniques in Oculoplastic, Orbital and Reconstructive Surgery*, 4(2), 94-99.
- Godfrey-Smith, P. (1994). A Modern History Theory of Functions. *Noûs*, 28(3), 344-362.
- Gordon, D. M., Paul, R. E., & Thorpe, K. (1993). What is the function of encounter patterns in ant colonies? *Animal Behaviour*, 45, 1083-1100.
- Griffiths, P. E. (1992). Adaptive Explanation and the Concept of a Vestige. In P. E. Griffiths (Ed.), *Trees of Life* (pp. 111-131). Dordrecht: Kluwer.

- Griffiths, P. E. (1993). Functional Analysis and Proper Functions. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 44, 409-422.
- Habibi, K., Thouless, C. R., & Lindsay, N. (1993). Comparative behaviour of sand and mountain gazelles. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 299, 41-53.
- Halpern, M., & Kubie, J. (1980). Chemical access to the vomeronasal organs of garter snakes. *Physiological Behavior*, 24, 367-371.
- Hempel, C. (1959). The Logic of Functional Analysis. In G. L. (Ed.), *Symposium on Sociological Theory*. New York: Free Press.
- Hughes, R. N. (1989). *A Functional Biology of Clonal Animals*. London: Chapman & Hall.
- Kahmann, H. (1932). Sinnesphysiologische Studien an Reptilien. I. Experimentelle Untersuchungen über das Jakobsonsche Organ der Eidechsen und Schlangen. *Zoologische Jahrbücher Physiologie*, 51, 173-237.
- Knope, M. L., & Scales, J. A. (2013). Adaptive morphological shifts to novel habitats in marine sculpin fishes. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(3), 472-482.
- Kohda, Y., & Watanabe, M. (1990). The aggression-releasing effect of the eye-like spot of the oyanirami *Coreoperca kawamebari*, a freshwater serranid fish. *Ethology*, 84, 162-166.
- Kohda, Y., & Watanabe, M. (1991). Why is the Eye-like Spot of the Oyanirami Fish *Coreoperca Kawamebari* Located near the real eye? *Ethology*, 87(1-2), 119-122.
- Lannoo, M. J., & Lannoo, S. J. (1993). Why do Electric Fishes Swim Backwards? An Hypothesis Based on Gymnotiform Foraging Behavior Interpreted Through Sensory Constraints. *Environmental Biology of Fishes*, 36(2), 157-165.
- Larracuente, A. M., & Daven, C. P. (2012). The Selfish Segregation Distorter Gene Complex of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 192(1), 33-53.
- Lauder, G. V. (1990). Functional morphology and systematics: Studying functional patterns in an historical context. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990(21), 317-340.
- Laybourn-Parry, J. (1984). *Functional Biology of Free-Living Protozoa*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.
- Mahner, M., & Bunge, M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*. Berlin: Springer.
- Malström, T., & Kröger, R. H. H. (2005). Pupil Shapes and Lens Optics in the Eyes of Terrestrial Vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 209, 18-25.
- Melander, P. (1997). *Analyzing Functions: An Essay on a Fundamental Notion in Biology*. Stockholm: Almqvist & Wiksell.
- Millikan, R. G. (1984). *Language, Thought and Other Biological Categories: New Foundations for Realism*. United States of America: The MIT Press.
- Millikan, R. G. (1989a). An Ambiguity in the Notion of 'Function'. *Biology & Philosophy*, 4(2), 172-176.

- Millikan, R. G. (1989b). Biosemantics. *The Journal of Philosophy*, 86, 281-297.
- Millikan, R. G. (1989c). In Defense of Proper Functions. *Philosophy of Science*, 56(2), 288-302.
- Millikan, R. G. (2002). Biofunctions: Two Paradigms. In C. R. Ariew A., Perlman M. (Ed.), *Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology* (pp. 111-143). United States: Oxford University Press In., New York.
- Mitchell, S. D. (1993). Dispositions or Etiologies? A Comment on Bigelow and Pargetter. *The Journal of Philosophy*, 90(5), 249-259.
- Nagel, E. (1961). *The Structure of Science*. New York: Harcourt Brace Jovanovich.
- Nagel, E. (1977). Functional Explanations in Biology. *The Journal of Philosophy*, 74(5), 280-301.
- Nagel, E. (1979). *Teleology Revisited and other Essays in the Philosophy and History of Science*. New York: Columbia University Press.
- Neander, K. (1983). *Abnormal Psychobiology*. La Trobe.
- Neander, K. (1991). Functions as Selected Effects: The Conceptual Analyst's Defence. *Philosophy of Science*, 58, 168-184.
- Nissen, L. (1997). *Teleological Language in the Life Sciences*. Lanham: Rowman & Littlefield.
- O'Neill, M. C., & Schmitt, D. (2012). The Gaits of Primates: Center of Mass Mechanics in Walking, Cantering and Galloping Ring-Tailed Lemurs, *Lemur catta*. *Journal of Experimental Biology*, 215, 1728-1739.
- O'Shaugnessy, B. (1970). The Powerlessness of Dispositions. *Analysis*, 31, 1-15.
- Orgel, L. E., & Crick, F. H. C. (1980). Selfish DNA - the Ultimate Parasite. *Nature*, 284(5757), 604-607.
- Papineau, D. (1987). *Reality and Representation*. Oxford: Blackwell.
- Roberts, T. J., Kram, R., Weyand, P. G., & Taylor, C. R. (1998). Energetics of Bipedal Running. I. Metabolic Costs of Generating Force. *Journal of Experimental Biology*, 201, 2745-2751.
- Ruse, M. E. (1971). Functional Statements in Biology. *Philosophy of Science*, 38(1), 87-&.
- Schwenk, K. (1994). Why Snakes Have Forked Tongues. *Science*, 263(5153), 1573-1577.
- SciLifeLab. (2011) Retrieved 25/03/2013, from [http://www.scilifelab.se/index.php?content=functional\\_biology](http://www.scilifelab.se/index.php?content=functional_biology)
- Shick, J. M. (1991). *A Functional Biology of Sea Anemones*. London: Chapman & Hall.
- Siemers, B. M., Stilz, P., & Schnitzler, H. (2001). The Acoustic Advantage of Hunting at Low Heights Above Water: Behavioral Experiments on the European 'Trawling' Bats *Myotis Capaccinii*, *M. dasycneme* and *M. daubentonii*. *Journal of Experimental Biology*, 204, 3843-3854.

- Silapunt, S., & al., e. (2004). Eyebrow Reconstruction: Options for Reconstruction of Cutaneous Defects of the Eyebrow. *Dermatologic Surgery*, 30(4), 530-535.
- Snyder, R. C. (1945). The Anatomy and Function of the Pelvic Girdle and Hindlimb in Lizard Locomotion. *American Journal of Anatomy*, 95(1), 1-45.
- Snyder, R. C. (1949). Bipedal Locomotion of the Lizard *Basiliscus basiliscus*. *Copeia*, 1949(2), 64-70.
- Snyder, R. C. (1952). Quadrupedal and Bipedal Locomotion of Lizards. *Copeia*, 1952(2), 64-70.
- Sober, E. (1993). *Philosophy of Biology*. Boulder CO: Westview Press.
- Sommerhoff, G. (1950). *Analytical Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Sommerhoff, G. (1959). The Abstract Characteristics of Living Organisms. In F. E. Emery (Ed.), *Systems Thinking*. London: Harmondsworth.
- Spitzer, R. H., Downing, S. W., & Koch, E. A. (1979). Metabolic-morphologic events in the integument of the Pacific hagfish (*Eptatretus stoutii*). *Cell and Tissue Research*, 197(2), 235-255.
- Stuart-Fox, D., Whiting, M. J., & Moussali, A. (2006). Camouflage and color change: antipredator responses to bird and snake predators across multiple populations in a dwarf chameleon. *Biology Journal of Linnean Society*, 88, 437-446.
- Taylor, C. R., & Rowntree, V. J. (1973). Running on two or on four legs: which consumes more energy? *Science* 179(4069), 186-187.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410-433.
- Walsh, D. M. (1996). Fitness and function. *British Journal for the Philosophy of Science*, 47(4), 553-574.
- Warman, P. H., & Ennos, A. R. (2009). Fingerprints are unlikely to increase the friction of primate fingerpads. *The Journal of Experimental Biology*, July(212), 2016-2022.
- Weihs, D. (1974). Energetic Advantages of Burst Swimming of Fish. *Journal of Theoretical Biology*, 1974(48), 215-229.
- Williams, G. C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Winderickx, J. (2009). Functional Biology Retrieved 25/03/2013, from [http://bio.kuleuven.be/pf/functional\\_biology](http://bio.kuleuven.be/pf/functional_biology)
- Winkler, D. W. (1993). Use and Importance of Feathers as Nest Lining in Tree Swallows (*Tachycineta Bicolor*). *The Auk*, 110(1), 29-36.
- Woodfield, A. (1976). *Teleology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wootton, R. J. (1984). *A Functional Biology of Sticklebacks*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.



- Wouters, A. (1995). Viability Explanation. *Biology & Philosophy*, 10, 435-475.
- Wouters, A. (1999). *Explanation Without A Cause*. Universiteit Utrecht, Utrecht.
- Wouters, A. (2003). Four Notions of Biological Function. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 34(4), 633-668.
- Wouters, A. (2005a). The function debate in philosophy. *Acta Biotheoretica*, 53(2), 123-151. doi: DOI 10.1007/s10441-005-5353-6
- Wouters, A. (2005b). Functional Explanation in Biology. In A. A. Festa R., Peijnenburg J. (Ed.), *Cognitive Structures in Scientific Inquiry* (Vol. 84, pp. 269-293). Amsterdam/New York: Rodopi.
- Wouters, A. (2005c). The Functional Perspective of Organismal Biology. In T. A. C. Reydon & L. Hemerik (Eds.), *Current Themes in Theoretical Biology: a Dutch Perspective*. Dordrecht: Springer.
- Wouters, A. (2007). Design explanation: determining the constraints on what can be alive. *Erkenntnis*, 67(1), 65-80.
- Wride, M. (2012). Functional Biology Degree Retrieved 25/03/2013, from <http://www.naturalscience.tcd.ie/undergraduate/functional-biology.php>
- Wright, L. (1973). Functions. *Philosophical Review*, 82(2), 139-168.
- Wright, L. (1976). *Teleological Explanations: An Etiological Analysis of Goals and Functions*. Berkeley: University of California Press.
- Zeigler, D. D. Biology Sub-Disciplines Retrieved 8/05/2013, from <http://www.uncp.edu/home/zeiglerd/subdisciplines.htm>
- Zintzen, V., & al., e. (2011). Hagfish predatory behaviour and slime defence mechanism. *Sci. Rep.*, 1(131).
- Zweers, G. A. (1979). Explanation of structure by optimization and systemization. *Netherlands Journal of Zoology*, 29(3), 418-440.

## Lijst van figuren

Fig. 1. Schematische weergave van het buccale deel van een zeenaald .....	69
Fig. 2. Laterale weergave van een zeenaald die aan pivot feeding doet. ....	70
Fig. 3. schematische weergave van de zeven oriëntatiepunten.....	74