

Évolution / Evolution

Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction ? Perspective philosophique

Jean Gayon

*Institut d'histoire et de philosophie des sciences et des techniques (UMR 8590 CNRS/Paris 1/ENS),
université Paris-1–Panthéon-Sorbonne, 13, rue du Four, 75006 Paris, France*

Reçu le 5 avril 2005 ; accepté après révision le 5 décembre 2005

Disponible sur internet le 20 mars 2006

Rédigé à l'invitation du Comité de lecture

Résumé

Les énoncés fonctionnels font problème du point de vue de la méthodologie des sciences de la nature : ils semblent expliquer les causes à partir de leurs effets. Les philosophes des sciences contemporains ont tenté de résoudre ce problème en montrant que les énoncés fonctionnels peuvent être traduits en formules causales ordinaires, sans perte de sens. Sont examinées successivement la solution d'Ernest Nagel (1961), la théorie « étiologique » (Wright, 1973) et la théorie systémique (Cummins, 1975). Ces conceptions sont examinées du double point de vue de leur cohérence et de leur signification pour la pratique biologique. **Pour citer cet article : J. Gayon, C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Do biologists need the concept of function? A philosophical perspective. Functional ascriptions are problematic from the point of scientific methodology: they seem to explain causes from their effects. Contemporary philosophers of science have proposed to solve this problem by showing that functional statements can be translated into ordinary causal statements with no loss of content. The paper examines the successive solutions proposed by Ernest Nagel (1961), the 'etiological' theories (Wright, 1973, and other versions of the etiological theory), and the 'systemic theory' (Cummins, 1975). These conceptions are examined in the perspective of both their coherence and their signification for practicing biologists. **To cite this article: J. Gayon, C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Biologie des causes prochaines ; Biologie des causes ultimes ; Fonction ; Philosophie des sciences ; Téléologie ; Théorie étiologique ; Théorie systémique

Keywords: Biology of proximate causes; Biology of ultimate causes; Function; Philosophy of science; Teleology; Etiological theory; Systemic theory

Adresse e-mail : gayon@noos.fr (J. Gayon).

Abridged English version

At all levels, the biological sciences make use of the notion of function. This is a puzzling fact in the history of modern science. Functional statements are indeed paradoxical from the viewpoint of the current methodology of the natural sciences: they seem to explain causes on the basis of their effects.

For more than thirty years, philosophers of science have intensively debated over the concept of function, functional statements and functional explanation. From a general perspective, they have attempted to translate functional statements into ordinary causal statements. Ernest Nagel [8] proposed the first simple solution. He proposed that any statement having the form “The function of X in the class of organisms O is Y ” is equivalent to a statement having the form “ X is a necessary condition [or a ‘cause’] of Y in the class of organisms O ”. But this solution does not hold, because it confounds functional effects and accidental effects. For instance, heartbeats are a necessary condition of the rhythmic sounds made by the heart, but it cannot be said that these sounds are a function of the heart.

After 1970, philosophers have looked for more convincing solutions. Two theories of function have been proposed. The ‘etiological’ theory of function [12] proposes that “a function of a trait is the effect for which that trait was selected” [9]. The ‘systemic’ theory of function [5] proposes that a function is a capacity that emerges in a system from more elementary capacities.

These two theories of function are useful for a proper understanding of the actual use of the term ‘function’ in the biological sciences. However, it is unlikely that the two theories can be unified. In fact, the two theories echo the distinction between the ‘biology of proximate causes’ and the ‘biology of ultimate causes’ proposed by Ernst Mayr. The systemic concept of function fits well with the aims and methods of the biology of proximate causes (or ‘functional biology’). The etiological concept of function fits well with the biology of ultimate causes (or ‘evolutionary biology’).

The reasons why biologists go on using the term ‘function’ in spite of its equivocal nature result most probably from a more or less explicit heuristic strategy : this term is useful for the purpose of communication between biological disciplines, and it correlatively reinforces the autonomy of the biological sciences in contrast with the other natural sciences.

1. Omniprésence des énoncés fonctionnels dans les sciences de la vie

Le langage fonctionnel est omniprésent dans l’ensemble des sciences de la vie. Or, le mot « fonction » engage un mode de penser. En effet, toute attribution fonctionnelle est perçue comme une ébauche d’explication. Le jour où l’on a dit que la fonction des hématies était d’apporter de l’oxygène aux tissus, on a proposé une explication de l’existence même de ces structures morphologiques, qui avaient été identifiées bien avant que Lavoisier n’eût établi la notion même d’oxygène. Les attributions fonctionnelles sont toujours comprises comme des expressions condensées visant à expliquer la présence de quelque chose.

En pratique, les biologistes utilisent la notion de fonction à propos de presque toutes les catégories de structures et processus intervenant dans la description et l’explication des phénomènes vitaux. S’agissant de structures, on peut mentionner : les systèmes (presque toujours désignés de manière explicitement fonctionnelle), les organes, les cellules, les macromolécules biologiques, les petites molécules organiques, mais aussi les molécules élémentaires, les atomes et leurs formes ioniques, dans des structures définies (par exemple l’ion ferrique dans l’hème de l’hémoglobine). Inversement, en montant dans la chaîne de complexité, des entités plus inclusives font aussi l’objet d’attributions fonctionnelles : en écologie, les organismes, les populations, les espèces elles-mêmes se voient imputer un rôle fonctionnel, en référence à des systèmes plus vastes, comme les colonies animales, les associations végétales, les biocénoses et écosystèmes. Quant aux processus, on remarque qu’ils font aussi l’objet d’imputations fonctionnelles. Par exemple, il est naturel de se demander quelle est la fonction du cycle de Krebs ou celle du transport des électrons dans la chaîne respiratoire mitochondriale. On s’interroge aussi parfois sur la fonction de processus aussi généraux que la respiration ou la vision. Notons ici un aspect typique des attributions fonctionnelles : elles se prêtent à une régression qui semble n’avoir pas de terme. Les réalités que l’on qualifie comme des grandes fonctions biologiques (par exemple, la respiration) se prêtent elles-mêmes, la plupart du temps, à des imputations fonctionnelles.

L’omniprésence des énoncés fonctionnels en biologie place cette discipline dans une situation exceptionnelle au sein des sciences de la nature, car ils sont paradoxaux du point de la méthodologie scientifique ordinaire : ils expliquent ou semblent expliquer un phénomène à partir de ses effets. Par exemple, lorsqu’on dit

que le cœur a pour fonction de faire circuler le sang chez les vertébrés, on ne veut pas simplement dire que le cœur, avec ses structures et mécanismes propres, *fait* circuler le sang, mais aussi que c'est son *rôle*, autrement dit qu'*il est là pour réaliser cet effet*. Cette situation épistémologique n'a pas de correspondant dans les sciences de la nature inorganique à l'époque moderne. L'on n'imagine pas que le chimiste, expliquant la liaison covalente entre atomes, dise : « la fonction des orbitales électroniques des atomes est de rendre possible la liaison covalente ». Le chimiste se contente d'expliquer la liaison covalente à partir de ce qu'il sait des orbitales électroniques. Le biologiste, en revanche, n'a pas de scrupule à dire : « la fonction de la chlorophylle est de permettre la photosynthèse dans les plantes » (exemples empruntés à Ernst Nagel [8]).

Comme Jean-Pierre Gasc, Sabine Renous et Armand de Ricqlès le soulignent dans leur introduction à ce volume, l'usage de la notion de fonction par les sciences de la vie montre qu'elles sont confrontées au vieux problème des causes finales. Le langage fonctionnel est un exemple spectaculaire d'un mode de pensée téléologique dans la science moderne. Bien entendu, cette téléologie n'est pas de nature intentionnelle. Lorsqu'un biologiste contemporain attribue une fonction à une structure ou à un processus biologique, il ne veut certainement pas dire qu'une intelligence supérieure a conçu et créé les organismes comme un ensemble de moyens agencés en vue de certaines fins. Mais ceci ne fait que rendre le problème plus ardu : si les attributions de fonctions ne renvoient pas à une téléologie intentionnelle, quelle est la signification du langage fonctionnel, si intuitivement téléologique ? En fait, il faut se demander si la notion de fonction, et les périphrases nombreuses qui lui sont associées (par exemple, telle chose est là « pour... », « en vue de... », « le rôle de tel organe est de... », etc.) sont vraiment téléologiques.

Il n'y a guère que deux issues concevables à cette question. Ou bien les énoncés fonctionnels sont de simples commodités de langage sans réelle objectivité, et il faut alors montrer qu'on peut les traduire sans perte de sens en des énoncés causals ordinaires. Ou bien ce sont des énoncés vraiment téléologiques, indispensables en tant que tels aux sciences de la vie, mais alors il faut montrer comment ceci est compatible avec l'usage ordinaire des schèmes causals dans les sciences de la nature, usage qui exige une asymétrie temporelle entre la cause et l'effet (la cause précède l'effet).

La présente communication fournit une image des débats qui ont eu cours sur ce sujet en philosophie des sciences depuis une bonne quarantaine d'années,

plus particulièrement depuis le milieu des années 1970. Certains biologistes, comme Walter Bock ou George Lauder y ont été associés. Les philosophes qui s'y sont investis sont eux-mêmes venus d'horizons différents. Certains, à l'origine, étaient des représentants majeurs du courant dominant en philosophie des sciences au milieu du XX^e siècle, le positivisme logique (notamment Carl Hempel et Ernest Nagel) ; leur motivation était de mettre un terme au scandale des énoncés fonctionnels, en montrant qu'ils pouvaient être traduits en des énoncés causals ordinaires. D'autres sont plus spécifiquement des philosophes de la biologie. D'autres enfin, peut-être le plus grand nombre, sont des philosophes intéressés à la psychologie et aux sciences cognitives. Ceci n'est pas étonnant car, dans ces sciences, le fonctionnalisme n'est pas seulement un objet de réflexion au second degré, c'est aussi un enjeu théorique fondamental. Il faut souligner que ce débat est typiquement moderne. Bien que dans le passé des médecins, des biologistes, des philosophes, des spécialistes de sciences humaines se soient souvent interrogés sur l'usage du concept de fonction dans les sciences, ce n'est qu'à l'époque contemporaine que l'on s'est préoccupé de définir avec précision ce terme. Les textes canoniques de ce débat, qui a littéralement explosé au cours des années 1980 et 1990, peuvent être aisément trouvés dans quelques excellentes collections d'articles, publiées depuis la fin des années 1990 [1,2,4]. En ce qui concerne la question du fonctionnalisme dans les sciences psychologiques et cognitives, le lecteur pourra se reporter aux références [3,10].

2. Une solution apparemment simple, mais intenable (Nagel)

Ernest Nagel a été l'un des plus influents philosophes des sciences de la seconde moitié du XX^e siècle. Son livre *The Structure of Science* (1961) demeure un traité de référence [8]. Avec Carl Hempel, et l'ensemble des philosophes des sciences de l'école néopositiviste, Nagel croyait dans l'unité méthodologique de la science. On ne s'étonnera donc pas qu'il ait cherché à montrer que les énoncés fonctionnels, si caractéristiques des sciences de la vie, n'étaient qu'un effet de langage, sans conséquence grave pour la méthodologie des sciences de la vie. La solution qu'il a proposée est typique de ce que l'on peut appeler un programme éliminativiste, consistant à traduire tout énoncé fonctionnel par un énoncé causal ordinaire, censé lui être rigoureusement équivalent. La solution de Nagel est à cet égard la plus simple et la plus élégante qui ait jamais été pro-

posée. Selon le philosophe américain [8], tout énoncé ayant la forme :

« La fonction d'un item *I* dans une classe d'organismes *O* est *F* »

peut se traduire sans perte de sens par un énoncé de la forme :

« L'item *I* est une condition nécessaire du caractère *F* dans la classe d'organismes *O*. »

Par exemple, il y a équivalence entre

« La fonction du cœur chez les vertébrés est de pomper le sang »

et

« Le cœur est une condition nécessaire du pompage du sang chez les vertébrés. »

La traduction proposée par Nagel s'appuie sur l'une des interprétations logiques les plus classiques de la cause comme condition nécessaire de quelque chose. Il existe d'autres interprétations logiques traditionnelles de la notion de cause, comme condition suffisante ou encore comme condition nécessaire et suffisante. Nagel s'appuie sur la notion de cause comme condition nécessaire, car c'est la plus communément employée en physiologie et en médecine. L'intérêt de cette notion de la cause est qu'elle indique immédiatement un moyen d'agir sur un phénomène : si la cause invoquée est une condition nécessaire, il suffit de supprimer la cause pour supprimer l'effet (selon le vieil adage médical *tol-lata causa tollitur effectus*, « si l'on supprime la cause on supprime l'effet »). Si l'on admet l'équivalence entre condition nécessaire et cause, la solution de Nagel à l'énigme du langage fonctionnel est particulièrement simple. Elle consiste à dire qu'un énoncé fonctionnel n'est en fait rien d'autre qu'un énoncé causal ordinaire dans lequel le locuteur concentre son attention sur l'effet. Par exemple, selon Nagel, il est strictement équivalent de dire

« La chlorophylle est une cause [= condition nécessaire] de la photosynthèse »

et

« La photosynthèse est un effet de la présence de chlorophylle. »

Ou, en généralisant, il est équivalent de dire « *Y* est un effet de *X* » et « *Y* est une cause [= condition nécessaire] de *Y* ». Un énoncé fonctionnel n'est donc pour

Nagel qu'une périphrase commode pour dire « *Y* est un effet de *X* ». La différence entre un énoncé fonctionnel et un énoncé causal ordinaire n'est, dans ces conditions, rien d'autre qu'une différence psychologique, une différence dans l'attention sélective que nous portons aux termes d'un énoncé. Celui qui attribue une fonction à quelque chose concentre son attention sur l'effet, mais le principe de causalité n'est pas violé. Dans certaines sciences, on s'autorise ce mode d'expression, dans d'autres non. Les sciences de la vie usent abondamment de cette ressource, car elles ont affaire à des systèmes mettant en jeu des réseaux de causalité complexes.

Malheureusement, l'élégante solution de Nagel rencontre une objection fatale, car elle ignore la différence capitale entre un effet fonctionnel et un effet accidentel. La fonction de l'hémoglobine est de transporter l'oxygène, elle n'est pas de colorer le sang. La fonction du cœur est de pomper le sang, elle n'est pas de faire les bruits si utiles au diagnostic du médecin. Pourtant, dans les organismes pourvus de sang, la couleur du sang a bien pour cause, au sens de condition nécessaire, la présence d'hémoglobine. De même, dans les vertébrés, le cœur est bien la cause des bruits liés au pompage périodique. Comme l'a bien remarqué Larry Wright dans le texte qui a été à l'origine des débats contemporains [11], la solution de Nagel ne permet pas de distinguer un effet fonctionnel d'un effet accidentel. Notons ici que l'expression « effet accidentel » ne signifie pas nécessairement un effet occasionnel. Dans les deux cas que nous avons cités, l'effet est constant et typique. Il est dit « accidentel » par rapport à l'effet fonctionnel.

L'échec de la solution proposée par Nagel nous permet de cerner un aspect important de la notion de fonction. Lorsque le biologiste (ou tout autre praticien d'une discipline scientifique empirique, ou encore le technologue) l'utilise, il ne s'intéresse pas seulement à l'effet réel d'un certain dispositif ou processus. Il ne s'intéresse pas seulement à ce qu'il *fait*, mais aussi à ce qu'il est *censé faire*. On peut se souvenir ici de l'origine étymologique du mot « fonction ». Ce mot a une racine latine : il vient du verbe *fungor*, qui signifie « s'acquitter de » (s'acquitter d'une obligation, d'une charge). Le terme a un sens proche de celui d'*officium* (office, faire office). Ce terme a donc une origine juridique. Il n'a pas de strict équivalent dans la langue grecque, bien qu'on ait traduit, chez des auteurs comme Aristote ou Galien, d'assez nombreux termes grecs différents par le mot « fonction ». Avec ses connotations juridiques et administratives, l'étymologie du mot « fonction » attire notre attention sur la normativité de cette notion. Un organe – un cœur par exemple – peut *ne pas fonction-*

ner bien, voire ne pas fonctionner du tout. Cela ne nous empêche pas de penser que la fonction de cet organe est de pomper le sang. Cette remarque n'est d'ailleurs pas spécifique aux sciences de la vie. Elle vaudrait aussi dans le domaine des machines, où la notion de fonction est tout aussi indispensable : ce n'est pas parce la machine à laver ne marche pas que sa fonction n'est pas de laver le linge. Il est essentiel à l'idée de fonction, telle qu'elle est couramment utilisée en biologie, médecine, technologie, que la fonction puisse n'être pas remplie (dysfonctionnement, pathologie, panne...).

3. Théorie étiologique et théorie systémique de la fonction

Dans les années 1970, le débat des philosophes sur la notion de fonction a pris un tour nouveau. On a plus ou moins renoncé à l'idée que l'usage de cette notion était un effet de langage superficiel, et l'on a cherché à comprendre ce qui était en jeu, tout en restant dans l'esprit d'une science authentiquement naturaliste. Toutes les théories contemporaines de la fonction ont leur origine dans deux textes pionniers de Larry Wright [12] et Robert Cummins [5]. Ces textes ont été au point de départ de deux classes de théories de la fonction, qu'on appelle conventionnellement les théories « étiologiques » et les théories « systémiques » de la fonction. Par « théorie de la fonction », il faut entendre des tentatives de définition que l'on met à l'épreuve de contre-exemples. Une fois un contre-exemple clairement établi, il n'y a que deux solutions : ou bien renoncer à la définition et en chercher une autre ; ou bien admettre que le mot ne devrait pas être utilisé dans le contexte où l'on a identifié un contre-exemple. Ces « théories » de la fonction sont donc un peu plus que de simples « conceptions ».

Les avantages et limites des deux théories ont été abondamment discutés depuis près de trente ans. Un débat animé et riche en est né, probablement sans précédent, car aussi curieux que cela paraisse, ni les médecins, ni les biologistes, ni les philosophes n'ont vraiment essayé, dans le passé, de définir avec précision la notion de fonction. Ce débat est évidemment passablement abstrait, mais il n'est pas sans intérêt pour les biologistes, car il s'agit de savoir si un terme qu'ils emploient abondamment est un terme superflu, s'il est polysémique ou non, et s'il exprime quelque chose de réel et d'essentiel à l'intelligibilité des phénomènes biologiques.

Nous n'entrerons pas ici dans le détail des définitions particulières qui ont été données par tel ou tel

auteur. Nous nous contenterons de caractériser aussi simplement que possible les deux grandes sortes de définitions qui ont été discutées.

Les théories étiologiques et systémiques ont quelque chose en commun. Les unes et les autres s'efforcent de construire un concept général de la fonction, en accord avec l'usage scientifique courant de la notion de causalité, telle qu'elle est employée dans la science moderne. Mais, au-delà de cette base commune de discussion, la notion de fonction est envisagée sous deux perspectives bien différentes. Les théories dites « étiologiques » soutiennent que les attributions de fonction à un item donné n'ont de sens que par rapport à l'histoire causale passée qui a conduit cet item à exister. Les théories systémiques font le choix inverse : elles s'intéressent à un système tel qu'il existe à un temps t et attribuent une fonction à un item, dans la mesure où il est physiquement capable de produire cet effet, sans s'intéresser à l'histoire dont ce système est le produit. Les théories étiologiques de la fonction comprennent celle-ci en référence à l'histoire évolutive qui a conduit au système que l'on considère. Elles sont donc *backward looking* (rétrogrades). Les théories systémiques considèrent, au contraire, que l'histoire évolutive est non pertinente pour comprendre ce qu'est une fonction. Seules comptent alors les dispositions du système tel qu'il existe. Les théories systémiques sont dites *forward looking* (antérogrades) (*Introduction in [1]*).

Dans le cas des objets biologiques, la conception étiologique revient à dire qu'une fonction n'est rien d'autre qu'un « effet sélectionné ». Ou plus précisément : dire qu'un certain trait (par exemple, le cœur) a une certaine fonction (pomper le sang) signifie que cet item a été retenu par l'évolution parce qu'il a été avantageux pour les organismes qui le possédaient. Karen Neander a fourni la formule la plus simple de cette définition : « La fonction d'un trait est l'effet pour lequel il a été sélectionné » [9]. Ce n'était pas là exactement la conception que Larry Wright avait à l'esprit lorsqu'il a proposé l'expression même de conception « étiologique » des fonctions [12]. Mais cette expression est demeurée comme synonyme de la conception de la fonction comme « effet sélectionné », après que Robert Cummins l'eut interprétée comme telle dans le texte où il a proposé sa propre conception « systémique » [5]. La conception étiologique est étroitement solidaire d'une théorie biologique particulière, la théorie de la sélection naturelle. Dans cette perspective, la notion de fonction est subordonnée à celle d'adaptation, à condition, bien sûr, de comprendre les adaptations de manière darwinienne, c'est-à-dire comme des caractères

qui ont été retenus au cours de l'évolution parce qu'ils ont eu des effets avantageux pour la survie et la reproduction des organismes ancêtres dans un milieu donné. L'un des intérêts majeurs de cette conception est de montrer pourquoi les biologistes ont tellement besoin de la notion de fonction : s'il est vrai que la théorie de l'évolution par sélection naturelle est la plus englobante des théories biologiques, et si la majorité des traits des êtres vivants sont sous le contrôle de la sélection naturelle, l'omniprésence des énoncés fonctionnels en biologie n'est pas une simple commodité de langage. Les biologistes parlent de fonction à chaque fois qu'un trait (par exemple, le diaphragme) est censé avoir un effet donné (dilater les cavités pulmonaires), eu égard à l'histoire évolutive passée de ce trait (le trait en question a conféré un avantage adaptatif aux individus ancêtres). C'est pourquoi les philosophes disent couramment que la conception étiologique de la fonction permet de comprendre la normativité des fonctions : tel trait est là parce qu'il est censé avoir tel effet, même si, en pratique, il peut arriver qu'il ne le fasse pas, ou pas bien (du fait, par exemple, d'une malformation ou d'une maladie).

Il est important de noter, car c'est là un point qui a suscité de nombreuses équivoques, que cette conception de la fonction ne s'applique pas à des individus, mais à des « types », au sens philosophique du terme (c'est-à-dire des classes d'individus qui partagent des traits communs). Cette précision permet de parer à l'objection selon laquelle un trait nouveau et avantageux qui apparaîtrait par mutation chez un individu n'aurait pas de « fonction », car il ne serait pas là en vertu d'un avantage conféré à des ancêtres. Pour être tenable, la conception étiologique de la fonction exige de raisonner en référence à des types : la fonction est alors imputée, non à tel ou tel être singulier, mais à un « type », en l'occurrence un ensemble d'individus qui partagent pour un trait donné la même histoire évolutive. Le lecteur biologiste familier de la littérature néo-darwinienne contemporaine prendra garde de ne pas considérer ici le mot « type » comme s'il impliquait une quelconque adhésion à la vision typologique des espèces (ou de quelque taxon que ce soit). Il s'agit ici de la distinction, usuelle en logique, entre deux genres d'entités, les « individus » et les « classes logiques » (ou « types »). Nous n'avons pas dit qu'une fonction au sens étiologique est imputée à une espèce, car ce serait illégitimement restreindre le champ d'application de la notion. Dans la théorie étiologique, une fonction est attribuée à toute classe d'individus qui partagent un trait, en vertu du fait que ce trait a conféré un avantage sélectif à un

(des) ancêtre(s). Il peut aussi bien s'agir d'une petite lignée locale dans une population que d'une population, une espèce, ou tout autre taxon de rang plus élevé. Ces entités généalogiques sont assurément des entités spatio-temporellement délimitées, mais en tant qu'elles sont des collections d'individus, elles constituent des classes d'objets au sens du logicien. En l'occurrence, l'attribut qui définit de manière homogène la classe logique en question n'est rien d'autre que l'appartenance à une même lignée généalogique. Par ailleurs, il serait erroné de penser que, dans la conception étiologique, les fonctions sont attribuées aux populations, espèces et autres clades en tant que tels : ce n'est pas à la population ou à l'espèce qu'est attribuée la fonction, mais aux individus typiques qui les composent. Ce serait une toute autre question que de se demander si des entités collectives autres que les organismes individuels, comme les populations, les espèces ou les écosystèmes, peuvent avoir des « fonctions ». En fait, dans la conception étiologique, c'est difficilement pensable, car cela voudrait dire que les fonctions seraient attribuées à ces entités en tant qu'elles sont des parties d'entités plus vastes. Par exemple, on pourrait envisager d'attribuer une fonction à une espèce donnée dans un écosystème. Mais c'est là un genre d'assertion que la théorie étiologique de la fonction ne peut guère admettre, et c'est sans doute là l'une des limites majeures de cette théorie, en général ignorée. En effet, les écosystèmes n'étant pas des entités généalogiques, il est problématique de raisonner sur eux comme si des effets y avaient été « sélectionnés » dans le passé chez ce qu'il faudrait alors appeler des « écosystèmes ancêtres ». Nous ne discuterons pas ici davantage de la vaste question de savoir si les attributions fonctionnelles peuvent vraiment être réalisées à tous les niveaux d'intégration (voir sur ce point l'étude que nous avons consacrée à ce sujet [6]). Il nous suffit ici d'avoir souligné que la conception étiologique de la fonction prend implicitement pour référence l'organisme, et qu'elle n'est cohérente qu'à condition de raisonner, non sur des organismes individuels, mais sur des collections d'individus.

À l'inverse de la théorie étiologique de la fonction, la conception systémique interprète les attributions fonctionnelles sans référence à l'histoire antérieure. Elle interprète la notion de fonction exclusivement du point de vue de la structure d'un système donné, et de la capacité qu'il a à produire tel ou tel effet. Comme l'a dit Robert Cummins, qui élabora le premier cette conception de la fonction [5], c'est une chose de décrire les facteurs qui ont déterminé l'apparition d'une struc-

ture ou d'un processus, c'en est une autre d'expliquer comment les caractères présents d'un certain système le rendent capable d'accomplir une certaine fonction. La conception systémique admet que des items différents, ayant des origines différentes, peuvent avoir la même fonction, accomplie sur la base des mêmes mécanismes. En cela, elle se conforme à un usage courant en biologie et en paléontologie. Depuis le XIX^e siècle, en effet, on distingue soigneusement les homologies et les homoplasies. Les homologies portent sur des traits appartenant à des organismes semblables, en raison d'une origine généalogique commune ; les homoplasies ou convergences évolutives concernent des organismes présentant des similitudes fonctionnelles qui ne sont pas dues à une origine commune. La théorie systémique de la fonction prend acte de ce fait très général, et définit en conséquence la notion de fonction sur une base autre que la descendance commune et la sélection naturelle. La théorie systémique est ouvertement mécaniste et analytique : selon Cummins, et ceux qui s'en sont réclamés, une fonction est une capacité ou disposition qui émerge de capacités plus élémentaires. Dans cette conception, ce qui est en jeu dans l'usage biologique de la notion de fonction, ce n'est pas l'histoire évolutive passée d'un système biologique, mais sa structure et son fonctionnement tels qu'ils peuvent être décrits de manière générique. La théorie systémique s'applique d'ailleurs aussi bien aux systèmes techniques qu'aux systèmes biologiques. Remarquons au passage un piège bien connu, mais redoutable, dans toutes les discussions de savants ou de philosophes sur le langage fonctionnel : « fonction » et « fonctionnement » ne signifient pas la même chose. Lorsque Mayr, par exemple, a parlé de la « biologie fonctionnelle » (*functional biology*), il n'avait pas à l'esprit la « biologie de l'adaptation » (c'est-à-dire la biologie évolutive), mais la biologie du fonctionnement [7]. Il adoptait ainsi, sans le savoir et comme par anticipation, la notion systémique de la fonction.

La différence entre le concept étiologique (ou évolutionniste) et le concept systémique (ou dispositionnel) de fonction peut être caractérisée en termes de pouvoir explicatif des énoncés fonctionnels. Les deux conceptions admettent que les énoncés fonctionnels sont des explications implicites, c'est-à-dire, soit des formules abrégées d'explications effectives, soit des promesses d'explication. Mais la nature de l'explication fonctionnelle n'est pas la même dans les deux cas. Dans la conception étiologique, dire que la fonction du cœur est de pomper le sang, c'est dire que le cœur « est là parce qu'il pompe le sang » (*X is there because it does*

Z) [12]. Ou, plus précisément : c'est parce que des structures analogues ont pompé le sang chez des ancêtres que cette structure est là aujourd'hui chez tel organisme particulier (on retrouve ici la nécessité, dans la théorie étiologique, de raisonner sur des « types » et non sur des individus – cf supra). Dans la conception dispositionnelle, un énoncé fonctionnel est aussi une explication implicite : dire que X a la fonction F, c'est dire que X contribue à l'émergence d'une certaine capacité dans un système. Considérons par exemple le système respiratoire d'un vertébré terrestre. Ce système est complexe. L'un de ses composants est constitué par le diaphragme. La contraction du diaphragme détermine la dilatation des cavités contenant les poumons, dilatation qui elle-même fait chuter la pression de l'air. Dans un tel système, dire que le diaphragme a une fonction, c'est dire qu'il joue un rôle causal dans le comportement typique de ce système et contribue à y faire émerger une certaine capacité. En l'occurrence, la fonction du diaphragme est de provoquer la dilatation des cavités pulmonaires. Dans cette conception de la fonction, l'histoire évolutive d'un système n'est aucunement pertinente pour comprendre quelle est la fonction qu'y exerce telle ou telle partie de ce système. L'explication fonctionnelle consiste à analyser un système en composants élémentaires, à identifier les capacités élémentaires de ces composants, et à montrer comment elles contribuent à l'émergence de capacités plus complexes.

En résumé, le concept étiologique est rétrograde, le concept systémique est antérograde. Le concept étiologique voit dans les énoncés fonctionnels des condensés d'explications historiques ; le concept systémique y voit des condensés d'explications analytiques et mécanistes. L'un et l'autre concepts se réclament d'une approche entièrement causale des phénomènes biologiques. C'est pourquoi l'une s'appelle conception « étiologique », et l'autre est souvent qualifiée comme conception de la fonction comme « rôle causal » (*causal role theory of function*). Mais ce n'est pas des mêmes schémas causaux qu'il s'agit dans chacun des cas. Dans la conception étiologique, il s'agit de causalité historique : on s'intéresse à la chaîne d'événements singulière qui explique la présence de tel item. Dans la conception systémique, il s'agit de causalité nomologique : on s'intéresse aux propriétés génériques ou lois sur lesquelles reposent les capacités d'un système que l'on suppose reproductible à volonté. Le concept étiologique met l'accent sur le caractère évolutivement contingent des dispositifs vivants. Le concept systémique met l'accent sur les propriétés physiques générales qui expliquent les capacités de ces dispositifs.

4. Remarques terminales

Nous concluons par quelques remarques et questions au sujet des deux grandes théories de la fonction que nous avons caractérisées.

Remarquons d'abord que les deux théories font écho à la fameuse distinction qu'Ernst Mayr a faite entre deux régimes de scientificité de la biologie : la biologie des causes prochaines et la biologie des causes ultimes [7]. Les causes prochaines sont celles qui agissent du vivant de l'organisme ; les causes ultimes expliquent les phénomènes, en se référant à une période antérieure (et donc, notamment, à l'histoire évolutive de l'espèce). La biologie des causes prochaines est une biologie du fonctionnement ; la biologie des causes ultimes est la biologie évolutive. L'une et l'autre sont nécessaires pour l'explication de n'importe quel phénomène organique, mais la biologie des causes prochaines (ou « biologie du fonctionnement ») s'apparente dans ses méthodes aux sciences physicochimiques (elle cherche des lois), tandis que la biologie des causes ultimes (ou « biologie évolutive ») est une science historique. Les philosophes analytiques qui ont élaboré la théorie systémique et la théorie étiologique des fonctions n'ont sans doute pas eu conscience d'illustrer cette distinction, familière aux biologistes contemporains, entre deux régimes explicatifs des sciences de la vie. Il faut bien reconnaître, cependant, que l'alternative entre ces deux concepts de la fonction prend un relief particulier si on la rapporte aux deux « biologies » distinguées par Ernst Mayr. Le concept systémique de fonction est celui dont usent massivement la physiologie expérimentale et toutes les disciplines biologiques qui s'y rapportent. Il est sans doute aussi celui qu'emploient majoritairement les spécialistes de morphologie fonctionnelle. Le concept étiologique est en résonance avec la vision évolutionniste et darwinienne des phénomènes biologiques. Ceci nous conduit à penser que le terme de fonction n'a pas une signification homogène dans les sciences biologiques. Comme tant d'autres termes utilisés dans les sciences, son succès tient sans doute à des raisons plus pragmatiques que théoriques. En pratique, les notions « systémique » et « étiologique » (ou évolutive) ont des champs d'application qui se recouvrent très largement : la plupart des objets biologiques dont on dit qu'ils ont telle ou telle fonction ont cette fonction à la fois au sens de la théorie étiologique (on veut alors dire que ce sont des adaptations darwiniennes) et au sens de la théorie systémique (on veut alors dire qu'on sait identifier le rôle causal d'une partie dans le fonctionnement d'un système qui l'inclut). Il n'en reste pas

moins que les deux définitions de la fonction explicitent des concepts différents, au point que parfois, seul l'un des concepts s'applique.

D'un point de vue philosophique, il vaut la peine de souligner que ce débat mobilise deux concepts de causalité différents, et deux formes d'explication scientifique différentes. La théorie systémique de la fonction s'appuie sur une vision nomologique de l'explication scientifique : expliquer, c'est être en mesure de déduire un phénomène (ou une classe de phénomènes) à partir de lois, et d'énoncés dits de « conditions initiales », spécifiant un état du monde particulier. Dans cette perspective, l'explication biologique consiste à décomposer des systèmes (de quelque niveau que ce soit) en parties, et à identifier les régularités affectant leur comportement et leur interaction, si possible en rapportant les régularités phénoménales à des principes théoriques plus généraux. La théorie systémique de la fonction est ainsi solidaire d'une conception de la connaissance biologique, qui ne la distingue pas fondamentalement des autres champs de connaissance physique (au degré de complexité près). La théorie étiologique (ou sélectionniste, ou encore évolutionniste) de la fonction s'appuie sur un autre concept de la causalité, celui de causalité historique, selon lequel un phénomène est expliqué lorsqu'on le situe dans une chaîne de causes et d'effets unique dans l'espace et dans le temps, et à vrai dire lorsqu'on ne peut l'expliquer complètement qu'en procédant ainsi. La notion de causalité historique n'est pas contradictoire avec celle de causalité légale (ou « nomologique »). En réalité, toute explication historique suppose de mobiliser des schémas de causalité nomologique, pour rendre compte des maillons successifs de la chaîne historique des causes et des effets. Mais lorsqu'elle est invoquée, cette notion de la causalité (et corrélativement de l'explication scientifique) enveloppe l'idée que l'histoire est une dimension fondamentale dans l'explication des phénomènes. La théorie étiologique de la fonction est étroitement solidaire d'une conception des sciences de la vie dans laquelle l'évolution, avec sa contingence historique propre, est l'horizon ultime de l'explication. On peut donc raisonnablement s'attendre à ce que la notion systémique de fonction soit invoquée à chaque fois que de nouvelles régularités phénoménales sont découvertes dans des systèmes biologiques, dévoilant ainsi de nouveaux horizons explicatifs, et à ce que la notion sélective-étiologique de fonction soit invoquée à chaque fois que de telles explications nomologiques se révéleront suspendues à la singularité du cours qu'a suivi l'évolution biologique.

Il est donc légitime pour les biologistes de chercher à expliquer les phénomènes biologiques selon ces deux grilles, à tous les niveaux de structuration des phénomènes, des molécules aux écosystèmes. On peut néanmoins se demander s'il serait possible de concilier les deux concepts au point de les unifier. Il n'est pas évident que cela puisse se faire, sauf à construire une définition artificielle qui agrégerait de force les éléments des deux définitions.

Essayons d'imaginer ce que pourrait être une théorie générale et unifiée de la fonction. Selon Pieter Vermaas et Wybo Houkes, qui ont récemment publié une étude synthétique remarquable sur ce sujet [11], une telle théorie devrait satisfaire quatre conditions :

- (1) distinguer un effet fonctionnel et un effet accidentel ;
- (2) rendre compte de la normativité des fonctions (c'est-à-dire de la possibilité d'items qui ne remplissent pas leur fonction quoiqu'on puisse leur attribuer cette fonction) ;
- (3) faire place à une explicitation des conditions structurales suffisantes pour l'accomplissement de la fonction ;
- (4) admettre qu'une fonction puisse être attribuée à une unité nouvelle atypique (donc faire place à l'innovation).

Selon les auteurs, le concept étiologique de la fonction satisfait bien les conditions (1), (2) et (3), mais pas (4). Il a en effet pour conséquence que, si une innovation avantageuse apparaît chez un individu, elle ne peut être qualifiée chez lui comme une fonction, alors qu'elle peut l'être chez ses descendants. C'est – notons-le au passage – la raison pour laquelle le terme d'« exaptation » s'est répandu avec un tel succès dans la biologie évolutive contemporaine. Le concept systémique satisfait les conditions (3) et (4), mais pas (1) et (2).

Cette comparaison montre que le terme de fonction est équivoque, et qu'il répond à des besoins de connaissance hétérogènes, quoique complémentaires, comme on l'a dit plus haut. Si nous étions des êtres parfaitement rationnels, incapables de tolérer l'équivoque dans notre langage, nous devrions faire un choix et, par un décret de langage, choisir un concept cohérent de la fonction, en nous interdisant de l'utiliser dans les situations qui n'y correspondent pas. Les biologistes en viendraient certainement là si le caractère équivoque du terme de fonction conduisait à des incohérences

dans leurs théories propres (par exemple, la théorie de l'évolution, la théorie de l'hérédité, la théorie de la photosynthèse, etc.). Mais il ne semble pas que ce soit vraiment le cas. Nous avons le sentiment que les biologistes se contentent, en définitive et depuis bien longtemps, d'un concept assez flou et élastique de la fonction, car ce concept a des effets de communication plus importants que les incohérences marginales qu'il recèle. Le concept de fonction est, en effet, un concept qui facilite l'interpénétration des diverses disciplines biologiques, tout en les distinguant des sciences de la nature non organique. C'est aussi un concept qui autorise des parallèles et des transferts de modèles entre biologie, technologie et sciences humaines et sociales. C'est pour des raisons de cet ordre, qui tiennent aux besoins de la communication scientifique, que les biologistes ont besoin du mot « fonction ». Nous croyons enfin, avec un certain nombre de philosophes contemporains, que le concept de fonction est un concept profondément naturaliste, qui nous aide à concevoir que des attributs que l'on a souvent présentés comme irréductiblement humains, tels que l'erreur ou la normativité, sont profondément ancrés dans le monde des vivants en général.

Références

- [1] C. Allen, M. Bekoff, G. Lauder (Eds.), *Nature's Purposes. Analyses of Function and Design In Biology*, The MIT Press, Cambridge, MA, 1998.
- [2] A. Ariew, R. Cummins, M. Perlman (Eds.), *Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology*, Oxford University Press, Oxford, UK, 2002.
- [3] N. Block (Ed.), *Readings in Philosophy of Psychology*, vol. 1, Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 1980.
- [4] D.J. Buller (Ed.), *Function, Selection and Design*, State University of New York Press, Albany, NY, USA, 1999.
- [5] R. Cummins, *Functional Analysis*, *J. Philos.* 72 (1975) 741–765 (reproduit dans [1] et [4]).
- [6] J. Gayon, *Où s'arrête la régression fonctionnelle en biologie*, in : *Le Tout et la partie*, Congrès de la Société de philosophie des sciences, janvier 2005, Paris, Éditions du CNRS (sous presse).
- [7] E. Mayr, *Cause and Effect in Biology*, *Science* 134 (1961) 1501–1506.
- [8] E. Nagel, *The Structure of Science*, Harcourt Brace, New York, 1961.
- [9] K. Neander, *The Teleological Notion of Function*, *Aust. J. Philos.* 69 (1991) 454–468 (reproduit dans [4]).
- [10] E. Pacherie (Ed.), *Fonctionnalismes*, *Intellectica* (n° spécial) 21, 1995, p. 2.
- [11] P. Vermaas, W. Houkes, *Ascribing Functions to Technical Artefacts: a challenge to Etiological Accounts of Functions*, *Br. J. Philos. Sci.* 54 (2003) 261–289.
- [12] L. Wright, *Functions*, *Philos. Rev.* 92 (1973) 139–168 (reproduit dans [1] et [4]).