



Fonction et physiologie : la notion de fonction dans la physiologie contemporaine

Etienne Roux

► To cite this version:

Etienne Roux. Fonction et physiologie : la notion de fonction dans la physiologie contemporaine. Philosophie. Université Panthéon-Sorbonne - Paris I, 2021. Français. NNT : 2021PA01H215 . tel-03608246

HAL Id: tel-03608246

<https://theses.hal.science/tel-03608246>

Submitted on 14 Mar 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

²UNIVERSITÉ PARIS 1 – PANTHÉON SORBONNE
École Doctorale de Philosophie

Doctorat de philosophie
Philosophie de la biologie et de la médecine

Étienne ROUX

FONCTION ET PHYSIOLOGIE :
LA NOTION DE FONCTION DANS LA PHYSIOLOGIE CONTEMPORAINE

thèse dirigée par MM. Jean GAYON† et Matteo MOSSIO

soutenue le 29 juin 2021

jury

Denis FOREST, président
Christophe MALATERRE, rapporteur
Christian SACHSE, rapporteur
Francesca MERLIN, examinatrice
Denis NOBLE, examinateur
Matteo MOSSIO, directeur de thèse

Résumé

Cette travail propose une théorie de la fonction biologique qui prend comme point de départ la signification que lui donne la physiologie.

La théorie proposée s'appuie sur les principes suivants : (1) la notion de téléologie a deux dimensions qu'il convient de distinguer, sa dimension téléonomique (la directivité vers un but) d'une part et sa dimension étiologique (l'explication de l'origine par l'effet) d'autre part. (2) La singularité épistémologique des êtres vivants est que leur existence relève d'une double causalité, systémique et métasystémique, correspondant respectivement aux relations causales opérant à l'intérieur du système, et aux causes de l'existence de ces processus systémiques, habituellement dénommées « cause prochaine » et « cause ultime ». (3) L'incomplétude explicative de la causalité systémique rend rationnel le postulat de l'existence de la causalité métasystémique, indépendamment de la nature de celle-ci.

La téléonomie inhérente aux systèmes biologiques correspond à la convergence des causalités systémiques et métasystémiques qui définissent la normativité du système étudié. L'attribution d'une fonction à un trait présent dans un tel système consiste à déterminer le rôle causal des propriétés de ce trait dans la réalisation de son état normal. La fonction a alors une valeur explicative systémique et téléonomique forte. Sa valeur explicative étiologique est faible, limitée au postulat de l'existence de la causalité métasystémique et de la contribution des propriétés systémiques à cette causalité. Sa valeur explicative étiologique forte dépend de son incorporation dans une théorie métasystémique, au-delà de la définition de la fonction biologique.

Mots-clés : fonction ; dysfonction ; biologie ; physiologie ; téléonomie ; téléologie ; normalité

Summary

This work proposes a theory of biological function which takes as a starting point the meaning given to it by physiology.

The proposed theory is based on the following principles: (1) the notion of teleology has two dimensions which should be distinguished, its teleonomic dimension (goal-directiveness) on the one hand and its etiologial dimension (the explanation of the origin by effect) on the other hand. (2) The epistemological singularity of living beings is that their existence is the consequence of a double causality, systemic and metasystemic, corresponding respectively to the causal relations operating within the system, and to the causes of the existence of these systemic processes, usually called "proximate" and "ultimate" causation. (3) The explanatory incompleteness of the systemic causation makes rational the postulate of the existence of metasystemic causation, regardless of its nature.

The teleonomy inherent to biological systems corresponds to the convergence of systemic and metasystemic causations, which define the normativity of the system. The attribution of a function to a trait present in such a system consists in determining the causal role of the properties of this trait in the achievement of its normal state. The function then has a strong systemic and teleonomic explanatory value. Its etiologial explanatory value is weak, limited to the postulate of the existence of metasystemic causality and of the contribution of systemic properties to this causality. Its strong aetiologial explanatory value depends on its incorporation into a metasystemic theory, beyond the definition of biological function.

keywords : function ; dysfunction ; biology ; physiology ; teleonomy ; teleology ; normality

Note sur les citations d'extraits de textes : les extraits de textes originaux en français sont cités en français. Pour les textes écrits dans une autre langue dont il existe une édition en traduction française, les extraits sont cités à partir de l'édition française, sauf dans les cas où la citation dans la langue originale est nécessaire. Pour les textes dont il n'existe pas de traduction en français, dans la plupart des cas des articles publiés en anglais, les extraits de textes sont cités dans la langue originale.

Table des matières

Introduction. Le problème de la fonction	8
1. Le « scandale » de la fonction	8
1.a. La notion de fonction en sciences biologiques	8
1.b. Le problème philosophique	15
1.c. Les différentes approches philosophiques	19
2. La fonction : le point de vue du physiologiste	25
2.a. La physiologie comme l'étude des « fonctions »	25
2.b. Fonction et finalité : le malaise du physiologiste.	36
2.c. Reformulation du problème	40
3. Objectif du travail	43
Chapitre 1. Le concept de fonction en physiologie	48
1. Qu'est-ce que la physiologie ?	48
2. L'usage de la fonction dans la production scientifique physiologique actuelle	56
2.a. La fonction dans les publications : éléments de bibliométrie	56
2.b. La fonction dans son contexte : étude de cas	65
La fonction cardiovasculaire	67
Les fonctions des gastrolithes	85
Les fonctions de la toxine TTX	91
La fonction de la protéine CFTR	99
3. Le champ conceptuel de la fonction en physiologie.	102
Chapitre 2. Les différentes théories de la fonction	113
1. Les approches analytiques et logiques	116
1.a. Sommerhoff et la question téléologique : variable coenétique et corrélation directive	117
1.b. L'approche de Hempel	127
1.c. L'approche de Nagel	132
1.d. Synthèse : telos et origine	135
2. Les approches étiologiques	139
2.a. La théorie étiologique de Wright	139
2.b. Les théories téléologiques-sélectionnistes	143
La version étiologique forte	144
La version étiologique faible	147
La théorie généralisée de l'effet sélectionné	148
Synthèse : effet sélectionné et origine	151
2.c. L'approche organisationnelle de la fonction	156
Principe et définitions	156
Automaintien et fonction : la relation causale circulaire	158
La clôture organisationnelle	162
3. Les approches systémiques et dispositionnelles	173
3.a. La théorie du rôle causal de Cummins	173
3.b. Les théories dispositionnelles	178
Les fonctions comme actions dirigées vers un but	178
Les fonctions comme propensions	180
Fonctions physiologiques et théories dispositionnelles	183
4. Le concept de fonction et les théories de la fonction	187

Chapitre 3. La singularité des systèmes biologiques : la dualité causale	193
1. Systèmes biologiques et systèmes physiques : unité et singularité explicatives	193
1.a. Position du problème	193
1.b. La dualité causale des systèmes biologiques	197
Cause prochaine et cause ultime	197
Systèmes physiques et systèmes biologiques : l'exemple des réseaux « vasculaires »	199
Dualité causale et incomplétude explicative systémique	213
2. La valeur du <i>telos</i> : causalité par nécessité et causalité par finalité	219
2.a. Dualité causale et incomplétude explicative chez Aristote.	219
Le <i>telos</i> comme principe causal	219
La dualité causale : causalité par nécessité et causalité par finalité	227
2.b. L'argument téléologique de Kant.	239
L'incomplétude causale du nexus efficiens	239
La valeur épistémologique du nexus finalis	241
La valeur explicative du <i>telos</i>	244
2.c. Le Newton du brin d'herbe. Un <i>telos</i> sans finalité.	248
La naturalisation du <i>telos</i>	248
L'origine mécanique de la vie	252
Une téléologie mécanique ?	256
Chapitre 4. Une théorie de la dualité explicative de la fonction	264
1. La définition de la fonction fondée sur la dualité explicative	264
1.a. Le <i>telos</i> régulateur. L'état de référence	264
How can it help ? La fonction et la contribution au « but apparent »	264
Why is it here ? La fonction et la « raison d'être »	268
1.b. Théorie de la dualité causale de la fonction	272
L'énoncé formel	272
Valeur et limite de l'énoncé formel	273
2. Légitimation et valeur explicative de la fonction « duale »	275
2.a. La légitimation systémique de la dualité explicative	275
La valeur explicative systémique de la fonction	277
2.b. La valeur explicative étiologique métasystémique de la fonction	280
3. Mise à l'épreuve : application aux études de cas	283
3.a. La dualité explicative	284
3.b. L'état de référence	288
3.c. L'analyse systémique	290
3.d. L'hypothèse métasystémique	292
4. Stabilité et plasticité de la définition	298
Chapitre 5. Normalité, téléologie, étiologie	304
1. L'état de référence : téléologie et normalité	304
1.a. L'apparence du <i>telos</i>	304
1.b. Les normes fonctionnelles : la notion d'adéquation	308
2. Fonction, non-fonction, dysfonction	310
2.a. La fonction, concept qualitatif ou quantitatif ?	310
2.b. La fonction comme variable	314
2.c. Variable, fonction et dysfonction	319
3. Normalité et dualité causale	323
3.a. La normativité par convergence causale	323
3.b. L'échappement à la norme	327
4. Fonction et explications étiologiques	337

4.a. Dimension explicative étiologique de la fonction.	337
4.b. Fonction et théorie darwinienne de l'évolution.	339
<i>Synthèse et conclusion</i>	347
1. Présentation synthétique de la théorie duale de la fonction biologique	347
2. Les marges de la théorie duale de la fonction : application aux systèmes biologiques supraorganismaux, aux systèmes artéfactuels ?	353
3. Conclusion	357
<i>Bibliographie</i>	359

Introduction. Le problème de la fonction

1. Le « scandale » de la fonction

1.a. La notion de fonction en sciences biologiques

Le terme de « fonction » est d'un usage courant dans les sciences biologiques et biomédicales, que ce soit dans la littérature scientifique, dans les ouvrages d'enseignement à destination d'un public spécialisé (étudiants, enseignants, chercheurs) ou dans la littérature de vulgarisation. Par exemple, des biologistes étudient la « fonction » cardiaque, les « fonctions » des protéines et des gènes, les « relations structure-fonction », ou recherchent les « fonctions » possibles des plumes des dinosaures. Cet usage actuel est la continuation d'une pratique ancienne, que l'on peut tracer depuis la Renaissance, malgré les bouleversements méthodologiques et conceptuels qui ont traversé les sciences biologiques depuis cette époque. Qui plus est, dans le champ des sciences naturelles, c'est une spécificité des sciences biologiques ; on ne parle pas de fonction dans les sciences physiques et géologiques¹. Ceci indique que le concept de fonction semble une notion importante et spécifique des sciences biologiques, par rapport aux autres sciences naturelles, alors même que les biologistes ne définissent pas ce qu'ils entendent précisément par « fonction ».

De ce fait, le concept de fonction apparaît comme un outil intellectuel spontané dont la signification ne requiert pas, pour un biologiste, une définition. Cette absence de définition rend difficile de saisir ce que signifie précisément pour un biologiste ce qu'il nomme une « fonction ». Seule l'étude des contextes dans lesquels cette notion est utilisée permet de cerner le champ conceptuel de ce terme, y compris dans ce qu'il peut avoir de fluctuant. Le chapitre 1 est consacré à cette analyse. On peut néanmoins résumer à grands traits ce que signifie une fonction biologique de la manière suivante.

¹ On parle de « fonction chimique » en chimie, mais dans un sens différent de celui utilisé en biologie.

Une fonction biologique peut être sommairement définie comme une propriété spécifique d'une entité présente dans un système biologique qui contribue à un état donné de ce système. Par exemple, lorsqu'on dit que l'hémoglobine a pour fonction de transporter l'oxygène de l'appareil respiratoire vers le reste de l'organisme, on entend par là que cette molécule possède des propriétés de fixation réversible de l'oxygène et que, par cette propriété, elle contribue à la distribution de l'oxygène dans l'organisme. Cette fonction peut d'ailleurs être définie à différents niveaux. Au niveau cellulaire, la fonction de distribution de l'oxygène dans les tissus est attribuée aux érythrocytes (ou globules rouges), du fait de leurs propriétés, notamment celle de contenir de l'hémoglobine et d'être portés par le flux sanguin. Au niveau des tissus et des organes, cette fonction sera attribuée à l'appareil cardiovasculaire et au sang, compte tenu des propriétés de la pompe cardiaque, du réseau constitué par les artères, les capillaires et les veines, ainsi que celle du sang. Lorsqu'on dit que le sang a comme fonction, entre autres, d'assurer le transport d'oxygène de l'appareil respiratoire vers l'ensemble de l'organisme, on se base sur un ensemble de caractéristiques, notamment le fait qu'il contienne des érythrocytes qui, eux-mêmes, contiennent de l'hémoglobine qui, elle-même, possède des propriétés de fixation de l'oxygène, et également que le sang est propulsé par l'activité pulsatile du cœur dans l'ensemble du réseau vasculaire. Pour prendre un autre exemple, si on attribue une fonction d'isolant thermique au plumage d'oiseaux actuels, ou de Dinosaures fossiles, cela signifie que le plumage contribue à limiter les échanges thermiques entre l'organisme et le milieu. L'attribution de cette fonction est basée sur l'étude des propriétés du plumage et de ses conséquences sur l'organisme, compte tenu des caractéristiques de celui-ci, soit directement étudiées (pour un oiseau vivant), soit reconstituées (pour un dinosaure fossile). Les controverses scientifiques sur la question de savoir si le plumage d'Archéoptéryx lui conférait, ou pas, une fonction de vol (plané ou battu) sont fondées sur ce même type d'étude : la détermination des propriétés d'un élément du système biologique, et la mise en relation des caractéristiques de cet élément et du système lui-même, afin d'en inférer des relations causales, sur lesquelles sont fondées l'attribution de fonction. Nous pouvons donc dire qu'attribuer une fonction

à un trait d'un système biologique consiste à identifier un ensemble de propriétés portées par différents éléments d'un système biologique, et un réseau de relations établies à l'intérieur de ce système ; dire qu'une entité biologique « a pour fonction de » est une manière de synthétiser un ensemble empiriquement identifié de propriétés et de relations causales entre cette entité et d'autres composants du système étudié.

Cependant, ces constatations ne suffisent pas à cerner la signification du concept de fonction. En effet, l'établissement de relations causales entre différents éléments constitutifs d'un système n'est pas limité à l'attribution de fonction, et n'est pas limité non plus à l'étude des systèmes biologiques. Si tel était le cas, d'ailleurs, la formulation de l'identification de telles relations causales par le terme « fonction » ne serait qu'un usage, certes propre aux sciences biologiques, mais sans signification épistémologique particulière. Si nous prenons comme exemple les phénomènes d'érosion et de sédimentation liés à l'écoulement des eaux de pluie, les géologues étudient la manière dont, compte tenu de la pluviométrie, de la nature des sols, de la géographie du bassin hydrologique, des propriétés mécaniques de l'eau, etc., l'écoulement de l'eau arrache de la matière minérale en amont du réseau hydrologique et la charrie vers l'aval où elle se dépose sous forme de sédiments. Méthodologiquement, il y a de fortes similitudes entre l'identification, en géologie, des mécanismes par lesquels l'écoulement de l'eau contribue à la formation des sols par érosion et sédimentation en géologie, et l'identification, en biologie, des mécanismes par lesquels le sang contribue au déplacement de l'oxygène de l'appareil respiratoire au reste de l'organisme. Néanmoins, les géologues ne concluent pas de leurs études que la fonction de la pluie est le transport de sédiments des zones d'amont vers les zones d'aval. D'une manière générale, les géologues n'attribuent pas de fonction, alors que les biologistes le font, et cette différence n'est pas seulement terminologique. En effet, dans les sciences de la vie, la notion de fonction a une dimension spécifique qui va au-delà de la simple description du fonctionnement d'un système biologique. Dire qu'une entité a une fonction donnée, ce n'est pas seulement déterminer en quoi cette fonction contribue à expliquer comment le système fonctionne ; c'est aussi déterminer

comment il fonctionne de manière adéquate (Roux, 2014). Si nous considérons un exemple classique d'attribution de fonction, l'affirmation que la fonction du cœur est de pomper le sang est intrinsèquement associée à l'idée qu'une telle fonction suppose que le cœur est capable de pomper le sang de façon adéquate, c'est-à-dire de façon à assurer l'apport d'oxygène, de nutriments, etc., aux tissus conformément à leurs besoins. Cela signifie aussi qu'il puisse échouer à assurer correctement cette fonction, auquel cas les biologistes parlent de dysfonction cardiaque. Cet exemple illustre le fait que l'attribution de fonctions implique, explicitement ou implicitement, que cette fonction doive être faite de manière adéquate, et puisse donc, dans certaines conditions, ne pas le faire, situation qui correspond à la dysfonction, concept également présent dans les sciences biologiques, en parallèle à celui de fonction. Il y a donc une dimension *normative* intimement attachée au concept de fonction, et cette normativité est *prospective*. Dire qu'une des fonctions du sang est d'assurer le transport de l'oxygène dans l'organisme, c'est, d'une certaine manière, dire que le sang *doit* assurer le transport de l'oxygène dans l'organisme *afin de* satisfaire ses besoins métaboliques (production aérobie d'énergie) – et donc doit posséder un certain nombre de caractéristiques permettant ce transport. L'expression *afin de* signifie non seulement que l'état de production d'énergie de l'organisme est déterminé par les capacités de transports du sang, mais également qu'existent des relations fonctionnelles qui font que le métabolisme énergétique détermine en retour l'état du sang – par exemple, sa concentration en érythrocytes et en hémoglobine, son volume, son débit, etc. Les « besoins » métaboliques de l'organisme, pour reprendre une expression de biologistes, sont la *norme* que la fonction a pour tâche d'assurer. D'une manière plus générale, dire qu'une entité « a pour fonction de » dans un système biologique semble donc signifier que la fonction « a pour but » de permettre au système de fonctionner « selon sa norme », ce qui est assuré par les propriétés² rattachées à cette entité imbriquées dans un réseau

² La notion de « propriétés » et son usage en biologie sont discutées au chapitre 1. On peut la définir sommairement comme la capacité à produire un effet donné dans certaines circonstances.

d'interactions causales déterminant l'état du système et de ses composants. Cette normativité prospective, qui est une des caractéristiques du concept de fonction propre à son usage en biologie, est souvent qualifiée de « téléologie », terme dont la signification est ambiguë car associée à l'idée de finalité causale, et qui révèle une ambiguïté sur la signification et la valeur causale de cette normativité prospective. Cette ambiguïté terminologique et conceptuelle est un des problèmes philosophiques posés par la notion de fonction.

À cette dimension normative prospective s'ajoute une dimension explicative rétrospective. Dire que la fonction du sang est d'assurer le transport d'oxygène dans l'organisme, c'est dire, au-delà de l'énoncé factuel que le sang transporte de l'oxygène de l'appareil respiratoire aux tissus – comme l'eau transporte des sédiments de l'amont vers l'aval – que le sang *existe* afin d'assurer ce transport. De manière similaire, dire que le plumage d'un oiseau ou d'un dinosaure fossile a une fonction d'isolant thermique sous-entend que le plumage *est tel qu'il est* parce qu'il a cette fonction et, de manière réciproque, conclure que le plumage d'un dinosaure fossile n'a pas de fonction de vol sous-entend que la présence du plumage *ne peut pas s'expliquer* par une capacité au vol et que, par conséquent, une autre explication à la présence du plumage doit être recherchée.

L'attribution de fonction semble donc chargée d'une valeur explicative sur l'existence ou l'origine d'une entité dans un système biologique, c'est-à-dire d'une valeur explicative *étiologique*. Les dimensions normative prospective et étiologique de la fonction sont intimement liées, ce serait-ce que par effet de formulation. Dans une formulation du type « le sang *est là pour* assurer le transport de l'oxygène dans l'organisme » associe dans une même, l'expression « est là » est-elle l'énoncé du simple constat de la présence du sang, à partir du moment où on lui attribue une fonction normative prospective, ou bien exprime-t-elle un lien causal entre la dimension normative prospective de la fonction – « le sang est là *pour* » – la présence du sang ? Savoir si la fonction a réellement une dimension explicative étiologique est une question fondamentale, car la réponse qui y est donnée détermine ce dont doit rendre compte toute théorie de la fonction. Ce point est traité dans le

chapitre 1. Néanmoins, quelle que soit la nature des liens entre les dimensions normatives prospectives et étiologiques rattachées à la notion de fonction – à supposer que la dimension étiologique de la fonction existe, ce que certains théoriciens de la fonction contestent –, il est important de souligner dès à présent que la dimension normative prospective, et la dimension étiologique, rétrospective, sont deux concepts distincts.

Ce bref survol de la notion de fonction en sciences de la vie permet de résumer à grands traits ce qu'est une fonction biologique. Premièrement, la fonction est avant tout, pour un biologiste, un objectif de travail. Ce que font les biologistes, lorsqu'ils manipulent le terme et le concept de fonction, c'est attribuer des fonctions à des entités qui constituent un système biologique. Cette attribution de fonction est la conséquence d'une investigation empirique de propriétés portées par cette entité, et de la manière dont ces propriétés déterminent les interactions entre cette entité et d'autres entités du système biologique étudié, et déterminent ainsi le comportement du système lui-même. Ce travail peut être qualifié d'attribution « fonctionnelle », eu sens restreint de « relatif au fonctionnement »³. Il consiste en effet à déterminer les propriétés fonctionnelles d'une entité et sa contribution causale au fonctionnement du système dont elle est un élément. Deuxièmement, la fonction possède une dimension normative prospective, au sens où les propriétés identifiées qui permettent d'attribuer une fonction non seulement contribuent de manière causale au comportement du système, mais contribuent de manière adéquate au comportement normal de ce système. Cette normalité, rattachée au système biologique dans son ensemble, détermine les conditions à remplir pour que les propriétés associées à une entité donnée de ce système soient qualifiées de fonction. Troisièmement, la fonction semble en outre avoir une dimension explicative

³ L'adjectif « fonctionnel » est ambigu, notamment parce qu'il peut désigner ce qui est en rapport avec une fonction, ou ce qui est relatif au fonctionnement (Trésor de la langue française). Je l'utilise dans ce 2^e sens, relatif au fonctionnement d'un système biologique, indépendamment des autres notions rattachées au terme de « fonction ».

étiologique, au sens où les propriétés qui permettent l'attribution de fonction à une entité donnée d'un système expliquent l'existence de cette entité. On peut donc identifier trois dimensions, fonctionnelle, téléologique, étiologique dans le champ conceptuel du terme de « fonction » dans son usage en sciences biologiques⁴.

Enfin, il convient de souligner que le concept de normalité dans les sciences biologiques n'est pas limité au terme de « fonction ». Les biologistes n'utilisent pas forcément le mot « fonction », mais utilisent d'autres termes, tels que « rôle » ou « tâche », avec, grosso modo, le même sens. Un énoncé concernant la « fonction normale » d'une entité peut être formulée comme le « rôle » ou la « tâche » de cette entité, et un « dysfonctionnement » peut être formulé en disant que le trait « ne remplit pas son rôle » ou « sa tâche ». Ainsi, le concept de fonction peut être présent dans une production scientifique même lorsque ce mot n'est pas utilisé par les scientifiques eux-mêmes. Nous ne voulons pas dire que « fonction », « rôle » ou « tâche » soient strictement synonymes, mais que la question de la normalité en sciences biologiques n'est pas limitée pas au terme de « fonction » ; elle y est présente bien au-delà de l'usage de ce terme. En biologie, la fonction n'est pas la seule expression normative, et la littérature biologique est pleine de mots et d'expressions tels que « fonction », « rôle », « afin de » « pour » et d'autres énoncés normatifs. Un exemple éclairant d'un tel énoncé ayant une forte charge normative peut être trouvé dans un manuel de référence de physiologie, dans son chapitre d'introduction sur la pompe cardiaque (Berne & Levy, 1998) :

⁴ J'entends par dimension « fonctionnelle » : « contribue causalement au comportement du système » ; « téléologique » : « a pour but apparent de contribuer à une comportement donné du système » ; « étiologique » : « existe parce que contribue au comportement du système ».

« It is nearly impossible to contemplate the pumping action of the heart without being struck by its simplicity of design, its wide range of activity and functional capacity, and the staggering amount of work it performs over an individual lifetime. » (p. 360)

En vérité, rares sont les publications scientifiques, quelle que soit leur nature et leur public, qui soient exemptes de formulations chargées, à des degrés divers, d'une signification normative. Dans les sciences naturelles, cette dimension normative est, ainsi que l'usage du terme et du concept de fonction, une spécificité des sciences biologiques.

1.b. Le problème philosophique

L'attribution de fonction, si elle était dénuée de toute dimension normative et de toute charge explicative étiologique, ne poserait pas de problème philosophique majeur. Le problème philosophique posé par le concept de fonction est essentiellement dû au fait qu'une fonction biologique, au-delà de la simple description d'un mécanisme causal, semble intrinsèquement liée au finalisme apparent qu'elle suppose, c'est-à-dire la téléologie apparente des systèmes biologiques. Comme l'a déclaré Carl Hempel, un système biologique « *présente l'apparence d'une cause finale déterminant le comportement du système* » (Hempel, 1965). L'expression « besoins métaboliques » de l'organisme auxquels les fonctions doivent permettre de répondre en est une illustration. Cette finalité apparente des systèmes biologiques est une conception du monde vivant qui, *a minima*, définit le cadre explicatif de son fonctionnement. Le fonctionnement du système cardiovasculaire semble soumis à l'accomplissement de l'exigence métabolique des tissus.

Historiquement, la dimension téléologique de la notion de fonction trouve son fondement dans la conception aristotélicienne des causes finales, notamment développée dans les *Parties des animaux* (Gain, 2011). Dans la conception aristotélicienne, le *telos*, la fin, ou l'achèvement, d'un processus, est en même temps ce en vue de quoi ce processus se déroule, indépendamment des mécanismes qui en assurent le déroulement. À partir du moment où cette finalité est considérée comme une cause légitime, la dimension téléologique – au sens fort, causal, du terme – des êtres

vivants confère une légitimité à la dimension normative prospective de la fonction : sa contribution à un processus biologique est son but. Elle confère également une légitimité à sa dimension rétrospective, étiologique : la cause de l'existence de la fonction, et donc de l'entité qui la porte, est sa contribution à la réalisation de ce but. La téléologie au sens causal est par conséquent le « ciment » causal qui lie, et légitime, les dimensions normative prospective et étiologique de la fonction. En quelque sorte, le *telos* est auto-explicatif. Le dilemme philosophique posé par la fonction est que cette conception téléologique « forte » relève d'un finalisme explicatif considéré comme scientifiquement inacceptable aujourd'hui. L'idée de « but » attachée au concept de fonction pose problème, car, soit on lui attribue une valeur causale en soi ou on l'explique par une intentionnalité ou une finalité d'ordre métaphysique, conceptions qui n'ont plus de validité en biologie contemporaine, soit on lui attribue une signification métaphorique, le « but » n'étant qu'une apparence. Or, une conception téléologique des êtres vivants semble conserver une certaine pertinence en biologie. Le rejet de la finalité pose donc la question philosophique, pour la biologie, de ce qui justifie la rémanence d'une téléologie apparente des êtres vivants, de ce qui fonde leur normativité, et de ce que l'attribution fonctionnelle explique.

Face à l'abandon de la téléologie « forte » dans laquelle le but a valeur de cause, les attitudes philosophiques possibles peuvent être classées selon trois grands pôles. Ces pôles ne doivent pas être compris comme des catégories séparées, les diverses positions philosophiques concernant la fonction biologique se situant de manière plus ou moins proche de ces trois pôles.

Le premier consiste en une position qui peut être qualifiée d'attitude « éliminativiste ». Le rejet du finalisme doit amener à renoncer à tout concept qui se rattache, directement ou indirectement, à l'idée de finalité, même apparente. En conséquence, la seule valeur scientifiquement acceptable de la fonction est l'identification des relations causales d'entités fonctionnellement reliées à l'intérieur d'un système, et le régime de la preuve est précisément l'identification empirique de ses relations causales, qui fondent l'attribution de fonction. Toute

dimension additionnelle téléologique attribuée au concept de fonction va au-delà du régime de la preuve de la contribution fonctionnelle⁵, et n'a par conséquent aucune valeur épistémologique. Or, comme nous l'avons vu dans la section précédente, l'identification de relations causales entre entités d'un système n'est pas une spécificité des sciences biologiques. Il n'y a donc pas de justification épistémologique à l'usage d'une terminologie d'apparence finaliste, et le terme même de « fonction » est, au mieux, la simple persistance d'un usage terminologique conceptuellement vide ; au pire, les traces d'un finalisme épistémologiquement condamnable. La seule attitude philosophiquement pertinente consiste à éliminer toute terminologie plus ou moins chargée d'une signification finaliste, y compris le terme de fonction – en réalité dénué de valeur heuristique spécifique et conceptuellement confus –, et d'y substituer une terminologie dénuée de toute référence téléologique.

À l'opposé, une position philosophique consiste à considérer que le rejet du finalisme – de la téléologie causale, « forte » – n'invalide pas pour autant la dimension téléologique des êtres vivants et la valeur explicative qui s'y rattache. Dans cette attitude, le problème philosophique consiste à légitimer la dimension téléologique attribuée aux êtres vivants en faisant appel à un système causal épistémologiquement légitime tout en lui conservant la valeur explicative étiologique de la téléologie « forte ». En d'autres termes, le but apparent d'un système biologique est un *explanandum*, mais est également un *explanans* étiologique. Nous pouvons qualifier cette position philosophique de « néo-téléologie ». J'utilise le terme de « néo-téléologie », emprunté à Cummins (Cummins, 2002), pour souligner le fait que cette approche se focalise sur la légitimation de la valeur explicative étiologique associée au concept de but. Par l'établissement d'un lien causal entre la contribution au but d'un système et l'existence de ce système et de ses composants, cette approche se rattache à la téléologie aristotélicienne des causes finales. Elle s'en distingue cependant par le fait que le but du

⁵ J'entends « contribution fonctionnelle » le fait de contribuer au fonctionnement d'un système biologique.

système n'est pas sa propre explication, ce qui amène à refonder ce lien causal. En effet, lorsque l'énoncé fonctionnel se charge d'une valeur explicative étiologique, il semble violer les règles logiques d'explication causale⁶. Si on reprend l'exemple du cœur, l'énoncé « le cœur a pour fonction de pomper le sang » semble signifier deux choses : 1) l'activité cardiaque a pour effet de pomper le sang ; 2) le cœur est présent dans l'organisme parce qu'il a pour effet de pomper le sang. Or, ainsi formulé, cet énoncé explique la cause de l'existence du cœur par son effet. On ne peut pas expliquer l'existence d'une chose et son fonctionnement par ce qu'elle produit, puisque le produit est consécutif à la cause. Dès lors, à partir du moment où l'on souhaite conserver à la fonction cette valeur explicative sur l'origine d'un trait, le problème philosophique est centré sur la légitimation de cette valeur explicative étiologique. La solution recherchée consiste en un schème explicatif qui rende compte à la fois de la dimension normative prospective de la fonction et de sa valeur explicative étiologique.

Une troisième attitude philosophique, que l'on peut qualifier de « téléologie faible », consiste à considérer que la dimension téléologique *apparente* des êtres vivants, au sens que lui donne Hempel de but apparent déterminant le comportement d'un système biologique, a une signification épistémologique réelle, au moins normative, dans la mesure où elle détermine le comportement du système biologique étudié. Un des problèmes philosophiques est alors de légitimer cette apparence de finalité de manière épistémologiquement acceptable. Pour autant, sa légitimation ne lui confère

⁶ Il convient de noter que cette question est un réel problème pour l'enseignement de la biologie dans le secondaire, comme l'a noté un article récent paru dans la revue de l'Association des professeurs de biologie et de géologie (APBG) (Paulin & Simon, 2012). Les auteurs notent que l'analyse des copies montre que les explications finalistes y sont fréquentes et que « *les élèves sont majoritairement enclins à une vision téléologique de l'évolution* ». Notons au passage que les auteurs associent le terme « d'explication fonctionnelle » à « explication finaliste », l'opposant à « explication mécaniste darwinienne ». On voit par là que le concept d'explication fonctionnelle est loin d'être clair, y compris pour des professionnels de la biologie.

pas de réelle valeur explicative en tant que telle. Le but apparent d'un système est un *explanandum*, mais en aucun cas un *explanans*. En effet, comme nous l'avons signalé précédemment, le ciment épistémologique qui confère au but apparent d'un système – sa dimension normative prospective – une valeur explicative étiologique est uniquement le fait de considérer la fin d'un processus comme une cause, c'est-à-dire le finalisme, au sens causal du terme. Avec l'abandon du finalisme, ce ciment épistémologique se délite, et il n'y a plus de raison de supposer à priori que la dimension téléologique « faible », définie de manière purement prospective (« *goal-directedness* »), et la dimension étiologique de la fonction aillent de pair. À partir du moment où, avec le rejet du finalisme, la téléologie change de statut épistémologique, passant du sens de cause (statut aristotélicien du *telos*) à celui de but apparent, il est nécessaire de distinguer les dimensions téléologique et étiologique de la fonction. Le problème philosophique est alors de légitimer chacune des dimensions fonctionnelle, téléologique, étiologique de la fonction, dès lors que l'on attribue une réelle signification épistémologique à chacune de ces dimensions. Certes, les dimensions normative prospective et étiologique rétrospective de la fonction peuvent être interdépendantes, mais il conviendra alors d'analyser les liens épistémologiques entre ces différentes dimensions, et leur relation avec l'identification de relations fonctionnelles, qui constitue le socle empirique de l'attribution de fonction. C'est dans cette troisième attitude philosophique que nous plaçons, et dans laquelle nous développerons notre étude de la fonction dans les sciences biologiques.

1.c. Les différentes approches philosophiques

Ainsi, le fait que le concept de fonction soit intimement lié à une dimension téléologique, plus ou moins obscurément teintée de finalisme, pose un réel problème épistémologique, à partir du moment où une explication de nature finaliste est considérée comme illégitime ; mais le problème se définit de manière différente selon l'angle sous lequel on l'aborde. En réponse à ce problème, diverses théories philosophiques de la fonction ont été proposées, qui se distinguent non seulement par la manière dont elles définissent le problème, mais également par le type de

réponses qu'elles y apportent. La présentation des différentes théories philosophiques de la fonction et leur analyse critique fait l'objet du chapitre 2. Nous nous contentons d'en faire ici une présentation synthétique, de façon à souligner leur logique générale, le type de réponse qu'elles apportent au problème de la fonction, et ce que ces théories laissent comme questions irrésolues. Ce questionnement épistémologique, ou, pour reprendre l'expression de Jean Gayon et d'Armand de Ricqlès (Gayon & de Ricqlès, 2010), ce « scandale » épistémologique, posé par l'usage du mot « fonction » ne commencera à être véritablement étudié philosophiquement qu'à la fin des années 1950 et le début des années 1960, avec les travaux de Carl Hempel et d'Ernest Nagel (Hempel, 1965; E. Nagel, 1961).

Bien qu'elles divergent sur un certain nombre de points, les études de Hempel et Nagel partagent suffisamment de convergence pour les classer dans un même type d'approche. Leur premier point commun est de distinguer les questions relatives aux dimensions téléologique d'une part et étiologique d'autre part, relevant de justifications philosophiques différentes. Sur la question de savoir s'il est légitime de considérer un processus biologique comme étant « dirigé vers un but » sans qu'un énoncé de ce type soit pour autant finaliste, les conclusions de Hempel et Nagel convergent. Il est possible de considérer un système comme orienté vers un but à partir du moment où existent au sein de ce système des mécanismes actifs d'autorégulation. Or, de tels mécanismes existent chez les êtres vivants. C'est donc essentiellement l'existence de mécanismes d'homéostasie, dont les principes ont été posés dans la première moitié du XX^e siècle par Cannon, un physiologiste britannique, qui légitiment un point de vue téléologique sur les êtres vivants (Cannon, 1939). Cependant, comme le fait remarquer Hempel, le fait de pouvoir légitimement postuler les processus étudiés comme étant dirigés vers un but ne confère pas pour autant aux mécanismes responsables de ce processus une valeur explicative particulière. Concernant la dimension explicative étiologique de la fonction, Nagel et Hempel abordent également le problème de manière similaire, en tentant d'inférer l'existence d'une entité dans un système par déduction logique à partir d'un énoncé de type fonctionnel. Appliqué à l'exemple du battement cardiaque, le problème est :

comment l'existence du cœur peut-elle être logiquement déduite de lois ou de régularités incluant le fait que le battement cardiaque a comme effet de distribuer oxygène et glucose aux tissus par le flux sanguin ? Bien que Nagel et Hempel en fassent des interprétations différentes, leur conclusion est qu'une telle déduction logique est impossible, sauf cas particuliers. Par conséquent, la seule valeur explicative réelle de la fonction est l'explication fonctionnelle *sensu strictu*, c'est-à-dire l'identification des mécanismes causaux par lesquels se réalisent un processus biologique, et la manière dont ils contribuent à l'autorégulation du système biologique étudié. Ainsi Hempel, tout en reconnaissant une valeur heuristique propre à un postulat téléologique sur les systèmes autoorganisés, conclut-il à la pauvreté explicative d'un énoncé téléologique, position que nous pouvons qualifier de « quasi-éliminativiste ».

Le débat épistémologique sur la notion de fonction s'est intensifié à partir des années 1970 (Godfrey-Smith, 1994). À partir des bases posées par les travaux de Nagel et Hempel vont alors se développer deux grandes catégories de définitions de la fonction, selon la manière dont elles formulent la question de la dimension explicative étiologique de la fonction.

L'approche systémique de la fonction, proposée par Robert Cummins en 1975 (Cummins, 1975), considère que l'explication de l'existence d'une entité dans un système biologique ne relève pas de la fonction biologique. Pour Cummins, attribuer une fonction biologique, c'est expliquer la contribution d'un trait aux propriétés d'un système, et non la présence de ce trait (Cummins, 2002). Selon sa définition, la fonction d'un trait est fondamentalement définie par sa participation spécifique au fonctionnement d'un système. Attribuer une fonction biologique n'est pas répondre à la question « Pourquoi est-ce là ? » mais à la question « Comment cela fonctionne-t-il ? ». C'est l'analyse fonctionnelle du système auquel il participe qui détermine la fonction d'un trait. La concordance des critères philosophiques qui définissent ce qu'est une fonction biologique avec les critères méthodologiques de la détermination de fonction dans la pratique des sciences biologiques en fait une théorie de choix pour rendre compte de l'attribution d'une fonction biologique. Dans

la théorie de Cummins et celles qui s'y rattachent, la valeur explicative de l'analyse fonctionnelle est d'une autre nature que l'explication étiologique. L'analyse systémique de la fonction renonce ainsi à produire une explication étiologique. Les approches systémiques de la fonction se situent entre le pôle éliminativiste et le pôle téléologique faible, la version défendue par Cummins pouvant être qualifiée de « quasi-éliminativiste ». Même si elle rend relativement bien compte de l'attribution de fonctions en biologie, l'approche systémique ne répond pas pour autant à tous les problèmes philosophiques posés par la fonction. Les théories systémiques rendent difficilement compte de la valeur normative du concept de fonction, et cette difficulté est considérée par beaucoup comme sa principale faiblesse (Godfrey-Smith, 1994; Krohs, 2010; Millikan, 1984, 1989). De fait, les biologistes, lorsqu'ils attribuent une fonction, ne répondent pas simplement à la question « Comment cela marche-t-il ? », mais également à la question « en quoi cela aide-t-il ? » (Roux, 2014). Le renoncement assumé de la dimension étiologique de l'attribution de fonction ne signifie pas pour autant que celle-ci soit dénuée de toute dimension téléologique, et la question est alors de savoir ce qui fonde la légitimité de cette « charge » téléologique. Même en minimisant autant que faire se peut la charge téléologique que l'on reconnaît au concept de fonction, une théorie de la fonction biologique doit inclure une charge normative suffisante pour rendre compte des notions d'adéquation/inadéquation, ou fonction/dysfonction, ce que les approches systémiques ont du mal à faire.

Une deuxième approche, divergente de l'approche systémique, s'est attachée à rendre compte de la dimension explicative étiologique de la fonction. Elle propose un mode de légitimation de cette explication que l'on peut qualifier d'approche étiologico-sélectionniste. En effet, son principe est de légitimer la dimension étiologique de la fonction en s'appuyant sur la théorie de l'évolution par sélection naturelle. Ces théories dérivent de la théorie de l'effet sélectionné proposée en 1973 par Larry Wright, selon laquelle la fonction d'un trait est l'effet pour lequel il a été sélectionné (Wright, 1973). Sa théorie a servi de point de départ à une théorie étiologique de la fonction biologique défendue et développée par plusieurs philosophes, notamment par Millikan et par

Neander (Millikan, 1989; Neander, 1991). Dans les diverses variantes de cette théorie, l'effet sélectionné est en l'occurrence sa valeur adaptative historique ou, autrement dit, le fait qu'il soit la conséquence d'une adaptation en réponse à la pression de sélection naturelle. Un trait d'un système biologique est porteur d'une fonction s'il est une adaptation évolutive, c'est-à-dire la conséquence d'une sélection passée, qui s'est exercée dans la lignée évolutive dont le système biologique est issu. Ces théories cherchent avant tout à conserver la validité logique de l'explication étiologique (le fait d'expliquer l'existence d'un trait par son effet), celle-ci étant assurée par la dimension historique de cet effet soumis à la sélection naturelle (le trait est là parce qu'il a été sélectionné). Pour cette raison, le fait que la qualité de fonction soit attribuée à un trait en fonction de sa valeur sélective *passée* et non de sa valeur sélective présente est un point fondamental de ces théories. En effet, selon le schéma explicatif étiologique emprunté à Wright, seule l'antériorité de la sélection légitime l'explication de la présence d'un trait par son effet. Ces théories naturalisent la dimension téléologique de la fonction par la sélection naturelle, qui légitime également la valeur explicative étiologique de la fonction. Elles se rattachent ainsi à la position néo-téléologique. Bien qu'elles paraissent résoudre le problème de la valeur explicative de la dimension téléologique en la légitimant par un mécanisme non finaliste, celui de la sélection naturelle, les théories étiologico-sélectionnistes ne sont pas sans points faibles. Un point de faiblesse majeure de cette théorie est la restriction de la qualité de fonction à la valeur sélective passée d'un trait, ce qui pose la question de la conservation de la validité logique de l'explication étiologique de la fonction entre la cause initiale du processus sélectif et son aboutissement. Les théories sélectionnistes ne peuvent rendre compte du concept de fonction en biologie qu'à la condition que l'on puisse *déduire* de l'identification de la contribution causale présente d'un trait dans un système biologique sa valeur adaptative passée, ce qui n'est pas le cas.

Plus récemment, une nouvelle approche théorique de la fonction est apparue, la théorie organisationnelle de la fonction (Mossio et al., 2010; Saborido, 2012). L'objectif de cette théorie est de rendre compte de la dimension étiologique et téléologique de la fonction par rapport aux

spécificités d'organisation d'un système, indépendamment de sa dimension historique et d'un quelconque effet sélectionné. Les dimensions téléologique et étiologique de la fonction sont fondées sur l'existence d'une boucle causale entre le système et une entité présente dans ce système. D'autre part, ces boucles causales définissent des fonctions lorsqu'elles opèrent dans un système « organisationnellement clos ». De manière très schématique, cela correspond à un système fonctionnellement autonome composé d'entités hiérarchiquement organisées interagissant à différents niveaux de complexité, type d'organisation spécifique de systèmes biologiques. Dans ce type de système autoentretenu, le système assure l'existence des entités qui le composent, qui, en retour, contribuent par leurs propriétés au fonctionnement du système. L'autoentretien définit la téléologie du système biologique et sa norme fonctionnelle, et légitime la valeur étiologique de la fonction. Bien qu'elle partage avec les théories étiologiques sélectionnistes l'objectif de conserver la validité de l'explication étiologique de la fonction, ce qui la place près du pôle néo-téléologique défini précédemment, la structure de la théorie organisationnelle de la fonction la rapproche des théories du rôle causal. En effet, l'attribution de fonction repose, comme dans l'approche systémique, sur la contribution causale des propriétés d'une entité au comportement du système. Cette approche est séduisante, car elle semble conserver la valeur étiologique et téléologique de la fonction sans faire intervenir une dimension historique adaptative. Cependant, cette théorie n'est pas exempte de points faibles, notamment sa valeur normative. La normativité fondée sur l'automaintenance du système n'a qu'une valeur faible, et insuffisante au regard de la normativité requise pour distinguer la fonction normale de la dysfonction. En effet, un système biologique peut être qualifié de dysfonctionnel tout en gardant des capacités d'automaintenance. Une autre question philosophique importante porte sur la signification de l'explicative étiologique réelle de la fonction ainsi définie. En effet, bien que l'approche organisationnelle de la fonction et les approches sélectionnistes usent de la même terminologie étiologique, ce qu'elles entendent par « étiologie » fait référence à des processus causaux fondamentalement différents, l'un historique, l'autre systémique. Elles diffèrent non seulement sur les modes de légitimation de cette dimension

étiologique qu'elles attribuent toutes deux à la fonction, mais sur la nature même des processus causals à l'origine des entités porteuses de fonction. Ceci pose la question de la dualité explicative de l'origine des entités fonctionnelles, faisant référence à deux modes de causalité, l'un historique, l'autre systémique.

Cette présentation rapide des principales approches philosophiques de la fonction montre que, depuis le milieu du XX^e siècle, un travail philosophique important a été mené de manière continue pour clarifier le contenu épistémologique du concept de fonction et la légitimité de son usage dans les sciences biologiques. Toutefois, ces travaux n'ont pas abouti à une théorie philosophique unique et consensuelle de la fonction biologique, les divergences portant sur les objectifs d'une théorie philosophique de la fonction (par exemple, la fonction a-t-elle une valeur explicative de son origine ? Si oui, est-elle historique ou systémique ? A-t-elle une valeur normative ?), sur la légitimation des objectifs que chaque théorie de la fonction se fixe, et sur son adéquation avec le concept de fonction tel qu'il est utilisé par les biologistes.

2. La fonction : le point de vue du physiologiste

2.a. La physiologie comme l'étude des « fonctions »

Le constat de l'absence de définition consensuelle de ce qu'est une fonction biologique nécessite de reconsidérer l'usage de la notion de fonction en biologie. Du point de vue du biologiste, le concept de fonction demeure un concept opérant en biologie *à cause* de la dimension téléologique qui lui est associée, alors que, du point de vue philosophique, il reste opérant *malgré* cette dimension. Comme nous l'avons vu, mis à part l'approche éliminativiste, les différentes approches de la fonction tentent de légitimer la fonction en tant qu'outil conceptuel scientifiquement opérant. Cette entreprise de légitimation philosophique a ses propres critères d'acceptabilité, mais, étant donné que cette légitimation a pour objet la fonction en tant qu'outil pour les biologistes, le fait que le mode de légitimation philosophique concorde avec le domaine conceptuel de la fonction utilisé par les biologistes est un élément clé d'acceptabilité d'une théorie

de la fonction. Ainsi, une théorie philosophique acceptable de la fonction doit justifier sa pratique scientifique. Cependant, une justification philosophique de la fonction est aussi prescriptive, car elle peut amener à conclure que certains usages de la fonction par les biologistes soient non pertinents. Ainsi, la pratique scientifique est tout à la fois une référence d'acceptabilité d'une théorie philosophique de la fonction et la cible des conséquences prescriptives de ces théories.

Lorsqu'on examine les différentes théories de la fonction, dont nous avons dressé un résumé, on voit qu'elles diffèrent non seulement quant à leur structure interne, dont dépend leur cohérence philosophique, mais aussi sur les normes externes qu'elles se fixent pour remplir l'exigence de leur correspondance avec le concept scientifique de la fonction. Implicitement ou explicitement, chaque théorie de la fonction privilégie, parmi les différents domaines des sciences biologiques, un domaine particulier de la biologie pour délimiter le « problème de la fonction ». Or, les sciences biologiques regroupent en fait une grande diversité de disciplines qui ont développé leur propre pratique scientifique, leurs propres outils conceptuels et même leur propre représentation de ce qu'est un système vivant. Étant donné que les sciences du vivant ont globalement le même objet d'investigation – les organismes vivants –, ces représentations sont censées être mutuellement compatibles. Cette compatibilité mutuelle est fondée sur l'idée que (1) les sciences biologiques étudient la même sorte de chose réelle, et que (2) leur pratique d'investigation est également acceptable, au regard des normes de ce qu'est la science. Les sciences biologiques sont donc supposées dire quelque chose de scientifiquement « vrai », et donc de mutuellement compatible, à propos d'une chose réelle, un système vivant. Cependant, cette compatibilité mutuelle des représentations de ce qu'est un système vivant ne signifie pas pour autant qu'elles en produisent une représentation unifiée. Mon propos n'est pas ici de discuter de la question de l'unification en sciences biologiques, mais de souligner le fait que, puisque les sciences biologiques ne peuvent pas être considérées comme une science unifiée, parler de ce que signifie un concept dans les « sciences biologiques » en général peut conduire à une vue trompeuse ou trop simplifiée de ce qu'est la pratique biologique. Par conséquent, un concept « transversal » comme celui de fonction, bien que

partageant entre les différents champs disciplinaires de la biologie un cœur conceptuel commun, peut avoir des valeurs heuristiques distinctes selon les pratiques de recherches scientifiques propres à chaque discipline. Ceci a plusieurs conséquences sur une approche philosophique de la fonction.

Premièrement, toute approche philosophique de la fonction doit être claire et explicite à propos des pratiques scientifiques dont cette approche se propose de rendre compte. En effet, comme nous l'avons dit précédemment, les biologistes ne définissent pas ce qu'ils entendent par « fonction », et seule l'étude du contexte scientifique dans lequel ce concept est utilisé permet d'en définir la signification que lui donnent les biologistes. Or, comme l'a noté Wouters, les approches philosophiques de la fonction n'ont probablement pas suffisamment porté attention à l'étude de ces pratiques scientifiques (Wouters, 2003). Elles partent bien souvent d'une idée préconçue de ce que la « fonction » signifie pour un biologiste, qui est censée refléter la pratique scientifique. Mais, en absence de vérification que cet *apriori* corresponde à la réalité de la pratique des sciences biologiques, cet énoncé sur ce à quoi la théorie de la fonction doit s'appliquer, qui doit être descriptif de la pratique scientifique, devient artificiellement normatif. Des approches philosophiques de la fonction peuvent avoir d'autres objectifs que de rendre compte de ce que signifie une « fonction » dans les sciences biologiques, mais elles doivent alors, si elles se réfèrent à aux sciences biologiques, être explicites sur le lien qu'elles entretiennent avec ces sciences. Typiquement, la réponse à la question de savoir si une théorie de la fonction, pour être valide, doit, ou pas, expliquer en quoi une fonction explique la présence d'un trait ne peut être apportée qu'en étudiant la valeur explicative que les biologistes eux-mêmes attribuent à la fonction et comment ils la justifient, ce qui ne peut être identifié qu'en analysant la pratique scientifique des biologistes. Cette question ne relève donc pas, selon nous, d'une controverse philosophique mais d'une analyse conceptuelle de la fonction par l'étude de la production scientifique. Préciser à quel type de pratique scientifique on se réfère est alors un élément fondamental d'une approche philosophique de la fonction. Nous avons fait le choix d'étudier la fonction du point de vue de la physiologie.

Avant de détailler la raison de ce choix, nous tenons à signaler une deuxième conséquence de la pluralité des sciences biologiques, de nature plus philosophique. À partir du moment où l'on admet que le concept de fonction, d'usage transversal en biologie, a une réelle valeur épistémologique en sciences biologiques qui sous-tend cet usage transversal, nous devons accorder un certain degré de plasticité à toute définition philosophique de la fonction, dès lors qu'elle se fixe pour objet de légitimer la transversalité épistémologique de la fonction tout en admettant la pluralité des sciences biologiques. Nous devons donc nous demander si un énoncé formel de ce qu'est une fonction, obéissant à la structure «une fonction est... si et seulement si...», est la meilleure manière, ou la seule manière philosophiquement acceptable, de formuler une définition de la fonction. Certes, notre travail aboutit à proposer une définition formelle de la fonction, et son objectif est de la justifier. Néanmoins, la question demeure de l'utilisation que nous faisons de ce type de définition, et la signification que nous lui donnons. En effet, lorsque la légitimation de la dimension téléologique ou étiologique de la fonction repose sur une inférence logique, comme c'est le cas dans l'approche de Nagel et Hempel, une définition formelle est indispensable. Mais si l'entreprise de légitimation philosophique du concept de fonction se fonde non pas sur des inférences logiques mais sur une analyse épistémologique des pratiques scientifiques, une définition formelle de la fonction n'a d'autre justification que la clarté. Dans notre travail, elle a pour objectif de résumer le cœur épistémologique du concept de fonction, et non d'en définir les limites, qui doivent être considérées comme fluctuantes.

Face à la pluralité des sciences du vivant, une attitude possible concernant l'analyse du concept de fonction dans ces sciences est de tenter d'embrasser l'ensemble de ces disciplines scientifiques, avant d'en dégager le cœur conceptuel de la fonction et les limites fluctuantes de ses champs sémantiques. Une autre option, qui est celle que nous avons choisie, est d'aborder la question de la fonction à partir d'un point de vue particulier des sciences du vivant, et le point de vue que nous avons choisi est celui du physiologiste. Ce n'est qu'un choix parmi d'autres possibles. Il n'est pas sans inconvénient, car il risque de générer une image limitée ou biaisée du concept de

fonction. Néanmoins, face à la difficulté d’embrasser la pluralité des sciences biologiques dans leur ensemble, aborder le problème de la fonction du point de vue d’une discipline biologique, à partir du moment où il est explicite, permet d’apporter un éclairage différent sur la question philosophique de la fonction, quand bien même il ne serait pas généralisable.

Du fait de l’importance grandissante de la biologie évolutionnaire dans la 2^e partie du XX^e siècle, et du déclin relatif de la physiologie en tant que discipline constituée, la discipline de référence pour l’étude de la fonction est devenue la biologie de l’évolution. Or, conceptuellement, historiquement, le concept de fonction biologique est avant tout un concept de la physiologie et de la médecine, et ce depuis le XVI^e siècle (Fernel, 1551, 1554, 1580; Sherrington, 1946). Le concept de fonction a ensuite été incorporé dans d’autres disciplines de la biologie, comme la biologie moléculaire et cellulaire, la génétique et la génomique, la biologie évolutive et la biologie des écosystèmes, mais le concept de fonction est encore utilisé aujourd’hui par les physiologistes ; qui plus est, il est au cœur même de la définition de la physiologie (Eckert, 1988). En physiologie, plus que dans les autres domaines des sciences du vivant, la fonction est un outil conceptuel rémanent qui non seulement structure la pratique scientifique mais qui est l’objet même de l’investigation scientifique. En effet, dans les sciences modernes, c’est le mathématicien et médecin français Jean Fernel qui, le premier, a défini la physiologie. Dans la préface d’un premier ouvrage publié en latin 1542 à Paris, puis republié à Lyon en 1551, intitulé « De naturali parte medicina », Jean Fernel définit la physiologie comme la première partie de la médecine, « qui recherche et étudie la nature complète de l’Homme » (Fernel, 1551) :

« Quocirca si totius medicinae partes ordine collocabuntur, ea jure omnium prima fuerit, quae universam hominis naturam indagat ac perquirat, φυσιολογιχημ dixerunt.⁷ »

⁷ N’ayant pu consulter directement la première édition de « De naturali parte medicinae », initialement publiée à Paris en 1542, le texte cité est celui d’une édition postérieure, celle de Jean de Tournes et Guillaume

Dans un second ouvrage publié en 1554 à Paris, et intitulé « Medicina », Jean Fernel reprend et précise sa définition de la physiologie. Celle-ci est alors définie comme la partie de la médecine, « la première de toutes, qui recherche avec impartialité la nature de l'Homme sain, tous ses caractères essentiels et ses fonctions » (Fernel, 1554) :

« Quocirca totius medicinae partes quinque si ordine collocabuntur, omnium prima existet φυσιολογική⁸, quae hominis integre sani naturam, omnes illius vires functionesque persequitur⁹ ».

Cette définition de la physiologie comme l'étude des fonctions sera reprise à l'identique par Jean Fernel dans un ouvrage ultérieur intitulé « *Medicina universa* », initialement publié par Wechel à Paris en 1567, et republiée quelques années plus tard par d'autres imprimeurs, avec des leçons identiques (Fernel, 1580). L'ouvrage de Jean Fernel de 1554 sera adapté en français près d'un siècle plus tard, en 1655, sous le titre « *Les sept livres de la physiologie* » (Fernel, 2001). Dans la version française, la définition de la physiologie reprend peu ou prou la définition initiale :

« C'est pourquoy on disposera ainsi par ordre les cinq parties de toute la Medecine. Premièrement sera celle appellée physiologie, c'est-à-dire la Physiologie ou discours de la nature humaine, qui explique entièrement la nature de l'homme sain, toutes ses facultez et ses fonctions ».

Gazeau, imprimée à Lyon en 1551. Nous proposons la traduction suivante du texte latin : « *Par conséquent, si les parties de toute la médecine sont disposées par ordre, sera de droit la première celle qui recherche et étudie la nature complète de l'Homme, que l'on appelle physiologie* ».

⁸ Le mot « physiologie » est en grec dans le texte latin de Fernel. Il sera en latin dans la traduction en français de 1667.

⁹ Nous proposons la traduction suivante : « *Par conséquent, si les parties de toute la médecine sont disposées en cinq classes, la physiologie sera la première de toutes, qui recherche avec impartialité la nature de l'Homme sain, tous les caractères et les fonctions de celui-ci* ».

Si nous signalons l'œuvre de Jean Fernel, ce n'est pas simplement par souci d'identifier la primauté de l'usage du terme de fonction dans l'étude des organismes vivants, mais parce que ce travail a exercé une influence considérable sur la manière dont l'étude du fonctionnement du corps humain a été menée depuis la fin du XVI^e siècle, comme l'a souligné Sherrington, et comme l'attestent les nombreuses éditions des ouvrages, alors même que certaines conceptions exposées par Jean Fernel s'étaient révélées fausses, par exemple sur la circulation sanguine (Sherrington, 1946). Il est ainsi possible d'identifier une continuité historique entre la définition initiale de la physiologie donnée par Fernel au milieu du XVI^e siècle et la manière actuelle dont la physiologie est définie, dans sa définition courante donnée dans les encyclopédies et les dictionnaires à destination du public non spécialiste, comme dans celles qu'en donnent les physiologistes eux-mêmes, dont nous donnons quelques exemples.

La définition de la physiologie donnée par la version anglaise de Wikipedia est la suivante :

*Physiology (...) is the scientific study of the normal function in living systems. A sub-discipline of biology, its focus is in how organisms, organ systems, organs, cells, and biomolecules carry out the chemical or physical functions that exist in a living system*¹⁰.

La définition donnée par la version française de Wikipedia diffère quelques peu de la version anglaise : la physiologie est la science biologique qui « *étudie le rôle, le fonctionnement et l'organisation mécanique, physique et biochimique des organismes vivants et de leurs composants (organes, tissus, cellules et organites*

¹⁰<https://en.wikipedia.org/wiki/Physiology> ; consultation du 20/02/2017. Les articles publiés dans Wikipedia étant sujets à modification, la définition donnée à un moment donné peut changer au cours du temps. Une consultation antérieure (2015) donnait la définition suivante, assez proche : “*Physiology is the science of the function of living systems. This includes how organisms, organ systems, organs, cells, and bio-molecules carry out the chemical or physical functions that exist in a living system.*”

cellulaires). *La physiologie étudie également les interactions entre un organisme vivant et son environnement* »¹¹. Des définitions plus ou moins proches sont données dans d'autres langues. Ainsi, la version espagnole de Wikipedia définit la physiologie comme la science qui étudie les fonctions des êtres vivants¹², et la version italienne comme la branche de la biologie qui étudie le fonctionnement des organismes vivants et, en particulier, les modalités par lesquelles le corps réussit à maintenir la stabilité du milieu intérieur¹³.

Pour savoir si ces définitions courantes de la physiologie correspondent véritablement à la conception qu'en ont les physiologistes eux-mêmes, nous avons regardé comment la physiologie était définie, d'une part dans les manuels rédigés par des physiologistes à destination des étudiants, d'autre part par dans les documents émanant des sociétés savantes. Elles sont l'expression de ce qu'est la physiologie en tant que discipline constituée par la communauté internationale des chercheurs. Les manuels rédigés à l'usage des étudiants, quant à eux, obligent pour des raisons didactiques leurs auteurs à expliciter – y compris par simplification – des notions que les physiologistes manipulent de manière intuitive ou en tout cas implicite. Ainsi, ses sociétés savantes, par la manière dont elles présentent leur discipline, par les journaux scientifiques qu'elles publient, par les congrès qu'elles organisent, et les manuels d'enseignement, par leur présentation l'état de la discipline et de sa valeur explicative, sont une source d'informations sur la pratique et la représentation de la physiologie par ses acteurs. Il ne s'agit pas de prendre pour argent comptant

¹¹ <https://fr.wikipedia.org/wiki/Physiologie> ; consultation du 20/02/2017.

¹² https://es.wikipedia.org/wiki/Fisiología_humana ; consultation du 20/02/2017 : « *La fisiología (...) es la ciencia que estudia las funciones de los seres vivos.* »

¹³ <https://it.wikipedia.org/wiki/Fisiologia> ; consultation du 20/02/2017 : « *La fisiologia è la branca della biologia che studia il funzionamento degli organismi viventi ed, in particolare, le modalità attraverso le quali il corpo riesce a mantenere la stabilità dell'ambiente interno.* »

ce que disent les physiologistes de leur propre discipline, mais d'utiliser la production scientifique et pédagogique des physiologistes comme une source d'information. Une étude détaillée de la production scientifique relative à la fonction est l'objet du chapitre 1. Nous nous bornerons ici à une brève analyse de la définition de la physiologie par les physiologistes, en relation avec le concept de fonction.

La définition de la physiologie donnée il y a quelques années par l'IUPS est la suivante¹⁴ :

« Physiology is the study of the functions and integrative processes of life at all levels of structural complexity between and including the molecular level through to that of the whole organism. »

Lors de la cérémonie d'ouverture du congrès de 2013 de l'IUPS, le prix Nobel de médecine et de physiologie Paul Nurse a défini la physiologie comme la compréhension des fonctions biologiques¹⁵.

La Physiological Society, société britannique de physiologie qui regroupe des physiologistes de nombreux pays¹⁶, donne à la question *What is Physiology?* la réponse suivante : *« Physiology is the study of how our cells, organs and muscles interact. It is an essential discipline which seeks to understand how the human body works. »* Des définitions similaires se trouvent dans les manuels d'enseignement, par exemple le chapitre introductif, *The meaning of physiology*, d'un des livres de référence en physiologie animale, *Animal Physiology* (Eckert, 1988) :

« Animal physiology can be defined as the study of the function of animals and their constituent parts. The ultimate goal of this subject is to understand, in physical and chemical terms, the mechanisms that operate in

¹⁴ IUPS <http://www.iups.org/> ; consultation en 2013. Le site actuel de l'IUPS ne donne pas de définition de la physiologie.

¹⁵ Paul Nurse, discours d'ouverture du 37^e congrès de l'IUPS, Birmingham, 21-26 juillet 2013.

¹⁶Physiological Society: <http://www.physoc.org/>

living organisms at all levels, ranging from the subcellular to the integrated all animal. You should find it helpful, however, to remember that the various body functions require the coordinated activity of a number of tissues and organs. The brain, for example, cannot function without a constant supply of blood, carrying oxygen and glucose, provided by the pumping of the heart. »

Ce très bref survol de quelques définitions de la physiologie et de leurs fluctuations permet de voir que la physiologie se définit comme l'étude des fonctions ou des propriétés fonctionnelles des êtres vivants. Les fluctuations observées dans ces différentes variantes sont elles-mêmes instructives. Certaines définitions proposées sont explicitement centrées sur la notion de fonction. C'est le cas de la définition de l'IUPS, du livre de référence *Animal physiology*, et des versions anglaise et espagnole de Wikipedia. D'autres, comme la version française ou italienne, n'utilisent pas le terme de fonction mais celui de fonctionnement. Cependant, le concept, sinon le mot, n'est pas très loin. Ainsi, dans la définition française, le terme de « rôle » est employé et, dans la suite de l'article, il est précisé que « la physiologie regroupe les processus qu'elle étudie en grandes fonctions. » Qu'elles emploient ou non de manière explicite le terme de fonction, ces définitions sont fondées sur deux éléments importants de l'investigation physiologique, d'une part, l'idée de mécanismes à l'œuvre dans les organismes vivants, et, d'autre part, une idée plus ou moins normative, qu'expriment les termes de « fonction normale », « rôle », « réussit à », qui se trouvent déjà au cœur de la définition de la physiologie proposée par Fernel. Selon l'objectif qui est le nôtre d'identifier le noyau conceptuel de la notion de fonction dans les sciences biologiques, le fait que, comme le remarque Lennox, le concept de fonction soit resté un outil conceptuel précieux depuis le XVI^e siècle (Lennox, 2010) fait de la physiologie un point de vue de choix pour l'analyse de l'invariant conceptuel rattaché au terme de fonction.

Notre objectif n'est pas de restreindre la question à la physiologie, mais de prendre la physiologie comme le point à partir duquel le paysage conceptuel de la fonction est observé et analysé. La physiologie, du fait de sa définition fluctuante, soit restreinte à la discipline constituée

par les institutions scientifiques, soit large, incluant des pans d'autres disciplines constituées, facilite des incursions dans des champs disciplinaires variés.

Enfin, un dernier intérêt à aborder la question de la fonction du point de vue de la physiologie est que, si la physiologie se définit comme l'étude des fonctions, et que le concept de fonction a une signification et une légitimité épistémologiquement obscure, c'est le statut épistémologique de la physiologie elle-même qui est confus. On trouve l'expression de ce malaise épistémologique par exemple chez Knut Schmidt-Nielsen, dans l'introduction de son manuel de référence de physiologie animale (Schmidt-Nielsen, 1998) :

« En étudiant l'adaptation de l'animal à son milieu, on est conduit à voir ce qui est bon pour lui : on se trouve alors dans une situation très inconfortable, avec des explications qui frisent le finalisme et que de nombreux biologistes considèrent comme « scientifiquement incorrectes ». Pourtant nous nous posons tous les mêmes questions : Pourquoi ? Est-ce favorable pour l'animal ? » (pp.2-3)

Le problème que pointe Schmidt-Nielsen est celui de la validité de l'explication fonctionnelle et, au-delà, de la validité du questionnement même du physiologiste, du fait de sa formulation téléologique. Comme l'a fait remarquer le philosophe français Edmond Goblot bien avant Schmidt-Nielsen, l'obscurité épistémologique de la téléologie peut inciter à adopter une position éliminativiste ; mais celle-ci n'est pas pour autant philosophiquement confortable (Goblot, 1922). En effet, *« beaucoup de physiologistes répugnent aux considérations finalistes, soit qu'ils nient la finalité, soit qu'ils refusent de la prendre en considération. C'est rejeter l'idée même de fonction, qui est l'unique objet de leur science »* (p. 107). Pour Goblot, le physiologiste ne peut pas passer outre la finalité apparente de l'objet qu'il étudie : *« Les physiologistes qui se déclarent adversaires irréconciliables de la téléologie font de la téléologie malgré eux, car, sans cela, ils ne seraient pas physiologistes. »* (p. 128).

Le rejet de la finalité pose donc la question, pour la physiologie, de ce que l'attribution fonctionnelle explique. Clarifier le concept de fonction du point de vue du physiologiste contribue ainsi à clarifier le statut épistémologique de la discipline elle-même.

2.b. Fonction et finalité : le malaise du physiologiste.

L'usage ancien et rémanent du concept de fonction en physiologie en fait, nous l'avons vu, une discipline de choix pour en explorer la signification épistémologique dans sa profondeur historique. La brève présentation des définitions de la physiologie montre que la fonction est un objet conceptuel persistant, qui a traversé les bouleversements méthodologiques et conceptuels qui ont affecté les sciences de la vie depuis le XVI^e siècle. Cela ne veut pas dire que son statut épistémologique soit resté inchangé, et remonter la trace historique de la fonction dans la physiologie, en suivant ces fluctuations épistémologiques, permet de mettre en évidence que, bien que la fonction soit restée relativement conceptuellement stable, le problème philosophique de la fonction, par contre, a profondément changé de nature depuis le XVI^e siècle.

De manière très synthétique, ce qui est résumé dans la formule selon laquelle « la physiologie est l'étude des fonctions », de Jean Fernel jusqu'à nos jours, est que la fonction biologique est ce que la physiologie s'est donnée comme objectif d'étudier et d'expliquer. Du point de vue du physiologiste, la fonction biologique est un *explanandum*, et non un *explanans*, et le physiologiste se fixe pour objectif de produire des explications, de nature mécaniste, des fonctions biologiques, et la valeur explicative propre de la fonction n'est autre chose que celles des explications mécanistes produites par l'investigation physiologique. Cependant, ces explications s'inscrivent dans un contexte épistémologique plus général, qui est celui de la téléologie – au moins apparente – des organismes vivants. Ainsi, la physiologie produit des explications de nature mécaniste à des processus qui s'inscrivent dans un paysage téléologique. Ceci amène la physiologie à produire des explications que l'on peut qualifier de mécanistes-téléologiques – au sens prospectif du terme téléologique – car elles sont supposées expliquer comment les processus étudiés fonctionnent, et dans quels buts apparents. Mais la dimension téléologique n'est pas limitée au seul concept de fonction ; elle n'est que le reflet de la dimension téléologique attribuée au système biologique dans son ensemble. Si l'on considère que la dimension téléologique de la fonction est un problème

philosophique, la formulation du problème dépend fondamentalement de la manière dont on aborde, philosophiquement parlant, la question de la téléologie apparente des organismes vivants. Nier, au nom du refus du finalisme, cette téléologie apparente, c'est, comme l'a souligné Goblots dès 1922, avant les travaux de Nagel et Hempel, nier la réalité biologique (Goblots, 1922) :

« Il faudrait une étrange obstination à fermer les yeux à l'évidence pour nier la finalité dans les phénomènes de la vie. Qui oserait dire : les animaux ont des yeux qui voient, mais l'œil n'est pas fait pour voir ? L'oiseau, se trouvant avoir des ailes, en profite pour voler, mais l'aile n'a pas pour fin le vol ? Un tel langage peut-il être pris au sérieux ? » (pp. 106-107)

Ainsi, l'usage du terme de « fonction » ou d'autres termes à connotation finaliste, dont j'ai souligné précédemment l'importance dans les sciences biologiques, n'est que le reflet de cette situation. Comme l'a exprimé Jacques Follon, analysant les textes de Goblots et de Lucien Cuénot, cette dimension téléologique des êtres vivants est un concept épistémologiquement fondamental, dans la mesure où « *il est impossible de dire et donc aussi de penser les phénomènes de la vie sans faire intervenir ce concept, sous la forme de termes tels que « fonction », « organe », etc.* » (Follon, 1988) (p. 335). Le problème philosophique posé par la dimension téléologique de la fonction est réductible au problème posé par l'indispensabilité épistémologique de la téléologie supposée des êtres vivants dans les sciences biologiques. Fondamentalement, entre la fin du moyen-âge et la période actuelle, l'indispensabilité épistémologique de la téléologie et la production d'explication de type mécanistico-téléologique sont demeurées des invariants structurants de l'activité scientifique de la physiologie, prise au sens large. Ce qui a changé fondamentalement, c'est la signification philosophique attachée à la notion de finalité. Nous pouvons ainsi raconter, du point de vue du physiologiste, l'histoire du problème philosophique de la fonction à travers trois mondes philosophiques différents.

Dans le premier monde, le monde aristotélicien, la téléologie est acceptée comme cause vraie. Les quatre causes postulées par Aristote peuvent être regroupées, ce qu'Aristote fait lui-même, en deux causalités principales, la causalité prochaine ou efficiente (qui regroupent les causes liées à la

matière et au mouvement), et la causalité finale. Postuler une finalité aux organismes vivants ne pose pas de problème philosophique. Dans ce cadre conceptuel général que structure la téléologie causale aristotélicienne, produire des explications de nature mécaniste-téléologique, comme le fait Aristote lui-même, c'est associer, dans une même explication des causes efficiences et des causes finales. La téléologie causale non seulement légitime le postulat téléologique préalable à la production de ces explications, mais aussi confère à ces dernières une valeur explicative étiologique. Une entité existe à cause de sa fonction. Pour le physiologiste, le monde aristotélicien est un monde philosophiquement confortable.

Avec le rejet de la finalité comme cause vraie par les Modernes, la situation du physiologiste devient très inconfortable. En effet, l'indispensabilité épistémologique du postulat téléologique qui fonde sa pratique scientifique demeure, alors que la téléologie est rejetée dans une dimension métaphysique, hors du champ de la légitimité explicative de l'activité scientifique. Le problème n'est pas tant l'abandon de la valeur étiologique de la fonction, car le physiologiste n'a pas pour objet d'expliquer l'existence des êtres vivants qu'il étudie, mais d'expliquer leur fonctionnement. Le problème du physiologiste est que, même s'il limite son travail à l'identification des mécanismes fonctionnels à l'œuvre dans un organisme, il est épistémologiquement forcé d'admettre ce postulat téléologique, même s'il refuse de lui accorder une valeur causale. Nous pouvons qualifier ce monde de kantien, Kant ayant apporté une contribution fondamentale à l'analyse de cette question philosophique dans la « Critique du jugement téléologique » (Kant, 1995). Selon Kant, postuler que l'existence de systèmes biologiques est la conséquence d'un but est une exigence épistémologique :

"Le concept des liaisons et des formes de la nature selon des fins est en tout cas, pour le moins, un principe supplémentaire pour soumettre les phénomènes à des règles, là où les lois de la causalité selon le simple mécanisme ne suffisent pas. » (p. 369)

Le postulat téléologique est rationnellement requis pour soumettre à des règles l'existence des systèmes biologiques car l'explication mécaniste, bien que valide, est insuffisante pour expliquer

pleinement l'existence de ces phénomènes. Cause véritable ou non, la téléologie est d'abord un concept régulateur requis par l'incomplétude explicative de la causalité mécanique. Par conséquent, l'existence de systèmes biologiques doit être considérée comme la conséquence de deux types de causalité, la « causalité mécanique » (*nexus efficiens*) et la téléologie (*nexus finalis*). Quant à la nature de la téléologie en tant que causalité, selon Kant, la seule interprétation réaliste possible est qu'elle relève d'une intentionnalité supranaturelle. Le fait que l'investigation scientifique des organismes biologiques nécessite spécifiquement le postulat téléologique a été souligné au milieu du XIX^e siècle par le physiologiste français Claude Bernard quand il énonça que « *le physicien et le chimiste peuvent repousser toute idée de causes finales dans les faits qu'ils observent ; tandis que le physiologiste est porté à admettre une finalité harmonique et préétablie dans le corps organisé dont toutes les actions partielles sont solidaires et génératrices les unes des autres* » (Bernard, 1988) (p. 137). Dans le monde kantien, le physiologiste se retrouve dans une situation philosophiquement très inconfortable, car il fait appel dans sa pratique à un concept dont il ne peut reconnaître la validité causale. Cet inconfort métaphysique a été exprimée sous forme de boutade par le physiologiste allemand Du Bois-Reymond dans une lettre à un de ses collègues : « *la téléologie est le genre de femme sans laquelle aucun physiologiste ne peut vivre, mais avec laquelle il répugne plutôt d'être vu en public* » (Rothschuh, 1973). Ce qu'on peut appeler le paradoxe de Kant est donc le fait que, dans les sciences biologiques, l'explication pure « naturelle » est impossible. Dans un monde kantien, la téléologie est un « scandale philosophique » insoluble. Selon Kant, « *il est absurde pour des êtres humains d'espérer que puisse surgir encore un Newton qui rende compréhensible ne serait-ce qu'un brin d'herbe d'après des lois naturelles que nulle intention n'a ordonnées* » (Kant, 1995) (p 395).

L'émergence de la théorie darwinienne a fait mentir l'affirmation de Kant. La théorie de Darwin a rendu le postulat téléologique scientifiquement acceptable. La position du physiologiste allemand Emil Du Bois-Reymond illustre le malaise créé par le dilemme kantien, et l'impact philosophique de la théorie de Darwin, dans le contexte historique de sa formulation, sur la légitimité du postulat téléologique de la nature (Du Bois-Reymond, 1882). Du Bois-Reymond a

énuméré en 1882 sept problèmes non résolus sur les limites de notre connaissance de la nature, dont le quatrième était précisément le paradoxe de Kant :

« The fourth difficulty is offered by the apparently teleological arrangement of nature. Organic laws of formation cannot work adaptively unless matter was created with adaptive purpose in the beginning; and they are inconsistent with the mechanical view of nature. This difficulty is, however, not absolutely transcendent for Mr. Darwin has pointed out in his doctrine of natural selection a possible way of overcoming it, and of explaining the inner suitableness of organic creation to its purposes and its adaptation to inorganic conditions through a concatenation of circumstances operating by a kind of mechanism in connection with natural necessity. » (p. 438)

Selon Du Bois-Reymond, la conséquence philosophique de la théorie darwinienne est que le *telos* peut être lié à une cause vraie qui n'est pas une cause finale. Une interprétation réaliste et antifinaliste de la téléologie est possible. Pour un physiologiste, après les affres métaphysiques du monde kantien, l'émergence du nouveau monde darwinien est plutôt un soulagement, comme l'illustre la sensation exprimée par Du Bois-Raymond d'avoir, avec la théorie de Darwin, une « planche de salut » philosophique. Mais tout malaise n'est pas pour autant dissipé, comme nous l'avons vu avec l'inconfort exprimé par Schmidt-Nielsen.

2.c. Reformulation du problème

Avec l'acceptation de la théorie darwinienne – quelles que soient ses variantes – il n'y a plus de scandale philosophique concernant la « cause téléologique » : le *telos* supposé des systèmes biologiques n'est qu'apparent et la téléologie, en tant que véritable cause finale, disparaît simplement. Dans un monde darwinien, la « téléologie » (qui renvoie à la finalité apparente, mais non vraie) est « en rapport avec la nécessité naturelle ». En ce sens, Darwin est le Newton du brin d'herbe dont Kant niait qu'il pût exister. Ce changement philosophique fondamental a également des conséquences terminologiques et sémantiques. Dans un monde kantien, la « causalité par

nécessité », ou « mécanique », est restreinte à la causalité « prochaine » ou « déterminante »¹⁷, par opposition à la causalité « finale ». Dans un monde darwinien, si la causalité « prochaine » est une causalité par nécessité naturelle, et la « téléologie » – redéfinie en finalité apparente, mais non causale –, et est également « en rapport avec la nécessité naturelle ». Ainsi, la « causalité par nécessité » ou « causalité mécanique » ne se confond plus avec la causalité « prochaine ».

Cependant, le fait que toute causalité soit une nécessité naturelle ne signifie pas que toute causalité soit une causalité immédiate. Dans un monde darwinien, l'explication des systèmes biologiques nécessite toujours de faire appel à deux types de causalité – ou, pour le formuler autrement, des régimes explicatifs épistémologiquement distincts – et c'est précisément pourquoi des théories comme la sélection naturelle sont nécessaires. La naturalisation de la téléologie effectuée par la théorie darwinienne ne réduit pas pour autant la dualité causale des systèmes biologiques. Avant comme après Darwin, les physiologistes ont toujours besoin de faire de la téléologie, car, comme l'a indiqué Goblot, sinon, ils ne sont plus physiologistes. Le soulagement philosophique que manifeste Du Bois-Reymond à l'idée que la théorie de Darwin puisse être juste ne vient pas du fait qu'il puisse désormais se passer de la téléologie, mais, au contraire, du fait qu'il puisse désormais « être vue en public » avec elle, à condition de bien s'entendre sur ce qu'on entend par téléologie. Pour tenter une clarification terminologique, Colin Pittendrigh a proposé en 1958 le terme de « téléonomie » pour désigner les processus qui apparaissent dirigés vers une fin (*end-directed*), sans pour autant qu'on accepte le concept de cause finale (Pittendrigh, 1958). Si nous reprenons le terme de « téléonomie » dans le sens initial que lui a donné Pittendrigh, la « téléologie » dont, selon Goblot à la suite de Bernard et Du Bois-Reymond, les physiologistes ont absolument besoin est en réalité la « téléonomie », c'est-à-dire le concept de directionnalité vers un but *apparent*

¹⁷ Nous reprenons la terminologie de Claude Bernard, dans *L'introduction à l'étude de la médecine expérimentale*, qui distingue la *cause déterminante* ou *cause prochaine*, qui détermine l'apparition des phénomènes, et la cause finale (p 135-137).

– au sens premier de visible – (« end-directedness » selon l'expression de Pittendrigh), exempt de tout finalisme causal. Dès lors qu'il est fait au nom de la théorie darwinienne – ou d'une autre théorie équivalente scientifiquement acceptable – le postulat téléonomique, à la base de l'attribution de fonctions, est scientifiquement légitime. Mais ce qui le rend nécessaire est la dualité causale des systèmes biologiques, qu'Ernst Mayr a étudiée et reformulée en « causalité prochaine » et « causalité ultime » (Mayr, 1961). La question de la dualité causale des systèmes biologiques est une question philosophique importante, et un point essentiel de la définition de la fonction que nous proposons. Reprenons l'exemple du cœur pour illustrer cette dualité causale. À la question « quelle est l'origine du cœur ? », deux explications peuvent être données. L'explication prochaine relève de l'identification des mécanismes responsables de la morphogenèse tissulaire lors du développement embryonnaire et post-embryonnaire ; l'explication ultime relève de l'identification des mécanismes évolutifs ayant amené à l'apparition de cavités vasculaires douées de capacités contractiles pulsatiles que le physiologiste étudie. La téléologie dont parle Du Bois-Raymond, et dont le physiologiste « ne peut pas se passer », relève de cette causalité ultime, alors même que son travail d'étude des fonctions non seulement relève de la causalité prochaine, mais peut être mené dans l'ignorance des mécanismes relevant de la causalité ultime. Harvey a pu étudier la fonction cardiaque en ignorant l'origine évolutive des animaux dont il a étudié le système cardiovasculaire. Quant à la question de la valeur explicative étiologique de la fonction, pour autant qu'on l'admette, relève-t-elle d'une explication « prochaine » développementale, ou « ultime » évolutive ? Nous voyons donc que le concept de fonction entremêle les causalités prochaines et ultimes. La naturalisation de la téléologie par la théorie darwinienne de l'évolution, en la faisant passer du statut de « cause finale » à « cause ultime », si elle a résolu le dilemme kantien et le scandale téléologique qu'il constituait, n'a pas pour autant clarifié les relations que la fonction entretient entre l'identification de mécanismes fonctionnels et la finalité apparente à laquelle ils paraissent contribuer. En effet, cette naturalisation de la téléologie n'amène pas à un point de vue éliminativiste de la fonction, sans pour autant légitimer un retour au mode explicatif aristotélicien.

3. Objectif du travail

Dans le monde darwinien, la dimension téléologique des systèmes biologiques – et donc de la fonction – n'est donc plus, comme dans le monde kantien, une question de légitimité finaliste. L'existence d'un but apparent interne aux systèmes biologiques est légitimé par une théorie étiologique non finaliste. Ceci ne règle pas pour autant le problème philosophique de la fonction, mais requiert de le redéfinir. L'argument sur lequel s'appuie notre travail est que le problème de la fonction, dans un monde darwinien, se décompose en deux questions épistémologiquement distinctes :

D'une part, la légitimation du « but apparent » n'est pas son élimination philosophique. La question reste donc ouverte de savoir pourquoi les systèmes biologiques, à la différence des systèmes physiques, semblent obéir à un but apparent (la dimension téléologique), et en quoi ce postulat téléologique semble conserver une valeur heuristique forte dans la pratique des sciences biologiques. D'autre part, la légitimation de la téléologie s'est faite au prix d'une redéfinition de sa signification épistémologique (elle n'est plus une cause « vraie »), ce qui rompt la structure explicative de la fonction dans sa relation entre téléologie et étiologie. Si, dans un monde darwinien, la question de la fonction reste un problème philosophique, c'est sur deux points, épistémologiquement distincts :

- a) Pourquoi les biologistes continuent-ils à faire des postulats téléologiques ? Y a-t-il une réelle valeur heuristique des énoncés téléologiques et, si c'est le cas, quelle est la spécificité épistémologique des systèmes biologiques qui sous-tendent cette valeur heuristique ? Cette question va au-delà du strict problème de la fonction, et concerne d'une manière plus générale la question de la normalité des systèmes biologiques.
- b) Quelle est la structure explicative d'un énoncé d'attribution de fonction ? La fonction a-t-elle une réelle dimension explicative étiologique ? Si c'est le cas, est-ce une explication étiologique prochaine ou ultime, et quel est son régime de preuve ?

L'objectif de notre travail est de proposer une définition de la fonction qui réponde à ces deux questions en les abordant du point de vue du physiologiste. Cet objectif répond à un double enjeu. D'une part, étant donné que la physiologie est définie comme l'étude des fonctions, clarifier le concept de fonction et en proposer une théorie philosophique, c'est contribuer à clarifier ce en quoi consiste la physiologie, la terminologie qu'elle emploie et la signification explicative de ce qu'elle produit. D'autre part, étant donné que le concept de fonction biologique est historiquement construit en physiologie, clarifier le concept de fonction en physiologie, c'est aborder ce concept dans une profondeur temporelle qui manque à d'autres champs de la biologie, notamment la biologie de l'évolution. « L'annexion » du concept de fonction par la biologie de l'évolution, qui fait que le problème philosophique de la fonction a été abordé principalement, dans les dernières décennies, sous le point de vue de la biologie de l'évolution, est un phénomène historiquement récent, et l'attention portée par les philosophes de la fonction à la biologie de l'évolution plutôt qu'à la physiologie encore plus récente.

Aborder la fonction par la physiologie, c'est donc l'aborder sous un angle qui permet une « archéologie » du concept et d'évaluer sa continuité, au-delà des bouleversements paradigmatiques de la biologie que la physiologie a traversés, sans en limiter le champ conceptuel actuel, la physiologie contemporaine s'étant intégrée dans le paradigme évolutionniste, de manière générale et diffuse, mais également de manière spécifique par la physiologie évolutionniste. La signification du concept de fonction en physiologie, dans ce qu'elle a d'invariant et de fluctuant, ne peut être identifiée qu'en étudiant le contexte dans lequel ce concept est utilisé par les physiologistes. Ce travail d'analyse de la production scientifique est présenté dans le chapitre 1. Plusieurs exemples d'attribution – et de non attribution – de fonction biologique sont étudiés dans divers systèmes biologiques, ceux-ci étant principalement considérés aux niveaux organiques et sous-organiques, comme ils sont historiquement utilisés en physiologie. Sur la base de cette analyse conceptuelle, nous concluons que le postulat téléologique, explicite ou implicite, est sous-jacent à toute attribution de fonction. Sa valeur heuristique est double. D'une part, il définit l'objectif de recherche

du physiologiste, et, d'autre part, par sa valeur normative prescriptive, il permet la distinction entre fonction et dysfonction. Cependant, l'attribution de fonction n'a pas pour objet de déterminer ou de légitimer cette normativité, mais de produire des explications fonctionnelles – la contribution au fonctionnement du système – basées sur cette normativité. L'attribution de fonction est légitimée par la mise en évidence empirique de relations fonctionnelles, qui relève de la causalité prochaine. Dans la plupart des cas, si le physiologiste attribue à la fonction une valeur normative – « en quoi ça aide » – il ne lui attribue pas pour autant une valeur explicative étiologique – « pourquoi c'est là ». Lorsque c'est le cas, la valeur explicative étiologique est de nature évolutive (ultime) et non prochaine, mais n'est pas fondée sur une preuve empirique relevant de la causalité ultime.

Au regard des conclusions de cette analyse conceptuelle, nous concluons qu'aucune des théories de la fonction ne permet de prendre en compte l'ensemble du champ conceptuel de la fonction en physiologie. La présentation et l'analyse critique des diverses approches philosophiques de la fonction est l'objet du chapitre 2. Deux éléments importants ressortent de cette analyse. Tout d'abord, ces diverses approches ont abordé la question de la fonction soit du point de vue de la causalité prochaine – approche systémique, approches organisationnelles –, soit de la causalité ultime – théories sélectionnistes – alors que l'analyse conceptuelle de la fonction montre qu'elle ressortit aux deux types formes de causalité. D'autre part, les approches philosophiques qui se sont fixé comme objectif de rendre compte de la valeur explicative étiologique – approches sélectionnistes, approche organisationnelle – ont abordé la question en considérant que l'explication de la présence d'un trait par son effet relève d'une inférence logique (antériorité de l'effet sélectionné, existence d'une boucle causale), alors qu'elle relève d'une explication de nature scientifique, et donc empirique.

Sur ce constat, le point de vue que nous défendons est que le problème de la dimension téléologique inhérente à la fonction provient d'une singularité épistémologique des systèmes biologiques – au sein desquels, à la différence des systèmes physiques, on procède à des attributions

de fonction. Cette singularité est une forme de dualité causale de leur existence, « prochaine » ou déterminante » d'une part, « ultime » d'autre part. Il en découle le constat de l'incomplétude causale des explications « prochaines », mise en évidence et analysée par Kant. C'est cette incomplétude explicative qui amène au postulat rationnel de l'existence d'un « but » du système qui, même s'il n'est pas considéré comme une explication scientifiquement légitime de l'existence des systèmes biologiques, est cependant requis pour mener à bien l'investigation des causes mécanistes à l'œuvre au sein de ces systèmes. Le postulat d'un but apparent – d'une « harmonie préétablie », pour reprendre la formulation de Claude Bernard – est donc un postulat rationnel, même en absence de théorie rationnellement admissible rendant compte de ce but apparent, et heuristiquement structurant pour l'étude de ces systèmes. Les systèmes biologiques relèvent donc d'une dualité causale, qui n'a pas été réduite, mais au contraire légitimée, par l'avènement du monde darwinien – et c'est cette dualité causale qui rend épistémologiquement nécessaire l'existence de théories étiologiques (darwinienne, lamarckienne, mutationniste, etc.). C'est cette dualité causale qui est la singularité épistémologique des systèmes biologiques, dont découle leur téléologie apparente, qui en détermine la normalité, et sur laquelle s'appuie la signification du concept de fonction, sa structure et sa valeur explicative. L'argumentation de ce point de vue est l'objet du chapitre 3.

Nous considérons que la distinction entre causalité prochaine et causalité ultime est une spécificité épistémologique des systèmes biologiques sur laquelle doit se fonder une approche philosophique de la fonction, qui est l'objet du chapitre 4. Celle-ci doit également prendre en compte le postulat téléologique et sa signification heuristique dans l'étude des fonctions. Cette valeur heuristique étant essentiellement normative, sans valeur explicative propre, et épistémologiquement indépendante du contenu scientifique des théories susceptibles de naturaliser la finalité apparente des systèmes biologiques, nous nous limitons à considérer l'existence d'un état de référence du système. Enfin, cette approche philosophique doit également prendre en compte le régime de la preuve sur lequel s'appuie le physiologiste dans son travail d'attribution de fonction. Enfin, elle doit rendre compte de la dimension étiologique qui est, dans certains cas, rattachée à la

fonction. Sur ces considérations, nous proposons une définition de la fonction biologique basée sur la notion de dualité causale prochaine/ultime.

Cette définition postule l'existence d'un état de référence du système ; il faut donc clarifier ce que cette formulation signifie, ce qui est l'objet du chapitre 5. L'état de référence sera défini comme l'état du système qui, parmi les différents états possibles, correspond à son état « normal ». En effet, il est épistémologiquement nécessaire que les systèmes biologiques, dans lesquels on fait des attributions de fonction, obéissent à une normalité qui a ceci de particulier qu'elle ne peut être réduite, à la différence de la normalité des systèmes physiques, à la simple conséquence de ses mécanismes fonctionnels, faute de quoi la notion de dysfonctionnement n'aurait pas de sens. Cette normalité a donc ceci de particulier que le système doit pouvoir échapper à sa propre normalité. Cet état de référence peut être défini de diverses manières. Mais la dualité causale permet de poser un fondement naturel à cette normativité, expliquant sa dimension régulatrice et le fait que le système puisse, dans certaines circonstances, échapper à cette norme. L'état de référence sera défini par la convergence des régimes causaux prochain et ultime, qui chacun, impose des restrictions aux états possibles du système. C'est par cette définition que dans un monde darwinien, la théorie évolutionniste permet la naturalisation de l'état de référence.

Selon nous, la définition de la fonction que nous proposons permet de clarifier le concept de fonction en physiologie, prise non seulement au sens restreint de discipline constituée des sciences biologiques, mais également dans un sens plus large. Notre travail suggère qu'elle est également capable de rendre compte du concept de fonction utilisé en biologie évolutionnaire, bien que l'usage de ce concept soit différent en physiologie et en sciences de l'évolution. La question de savoir si cette définition est pertinente pour les systèmes biologiques supra-organismaux (écosystèmes), pour les bioartéfacts, voire les fonctions sociales, reste ouverte. Ces points sont brièvement abordés dans le chapitre de conclusion.

Chapitre 1. Le concept de fonction en physiologie

1. Qu'est-ce que la physiologie ?

Comme nous l'avons vu dans l'introduction, la physiologie est couramment définie, dans une continuité historique depuis le XVI^e siècle, comme l'étude des fonctions. Néanmoins, ce simple constat ne nous dit pas comment la physiologie se conçoit en tant que discipline constituée parmi les différents domaines disciplinaires de la biologie contemporaine, ni ce qu'est l'usage réel du terme et du concept de fonction dans la production scientifique actuelle en physiologie. Pour répondre à cette question, nous avons mené une petite étude bibliométrique dans quelques journaux de physiologie. Compte tenu de l'abondance des publications, une étude exhaustive était en effet très lourde à mener, et de peu d'intérêt par rapport à la question posée. Nous nous sommes particulièrement intéressés à deux sociétés savantes de physiologie, tout à la fois anciennes et aujourd'hui très actives, la *Physiological Society* et l'*American Physiological Society*, et aux journaux scientifiques qu'elles publient.

La *Physiological Society*¹⁸ est une société britannique de physiologie fondée en 1876, et qui regroupe actuellement environ 3500 membres de soixante pays différents. Parmi les sociétés de physiologie européennes, elle est une des plus anciennes, et la plus importante. En 2016, la *Physiological Society* a publié un rapport sur l'état de la physiologie en Grande-Bretagne et au-delà, intitulé « *Health of Physiology* » (The Physiological Society, 2016). L'objectif de ce rapport est de déterminer la position de la physiologie en tant que science constituée dans un champ mouvant de relations interdisciplinaires, d'évolutions sémantiques et de modes de financement, afin d'identifier des stratégies de développement. Ce travail commence par donner une définition de la physiologie, qui reprend celle donnée par l'English Oxford Dictionary » :

¹⁸ <http://www.physoc.org>

« The Oxford dictionary defines physiology as 'the science of the functions of living organisms and their parts'. As such, physiology is a very broad scientific discipline, spanning from the molecular and cellular level through to the organ, tissue and whole system levels. In effect, it provides a bridge between the basic sciences and the applied medical sciences. » (p 6).

En fait, cette définition n'apporte rien de véritablement concret pour saisir ce qu'est la physiologie en tant que science. Derrière la relative invariance historique de la définition de l'Oxford Dictionary se trouve, comme le constatent les auteurs de ce rapport, des modifications considérables de la pratique scientifique qualifiée de « physiologique », caractérisée à la fois par le développement des champs de recherche de la physiologie et sa fragmentation en sous-disciplines, ayant entre autres conséquences une perte de visibilité de la physiologie en tant que telle :

« The situation of physiology as a discipline has changed dramatically over the last 15–20 years, as both the scientific and funding environments have evolved. The emergence of new areas of biomedical sciences (including some that were historically part of physiology), coupled with a shift from dedicated 'Departments of Physiology' to integrated biological, medical and life science faculties, has reduced the visibility of science identified as physiology, despite the research still going on. » (p. 6)

La boutade de Paul Nurse, définissant, dans son discours inaugural de l'IUPS en 2013, la physiologie comme l'étude des phénomènes biologiques « lorsqu'ils ne sont pas étudiés par d'autres disciplines »¹⁹, correspond à une situation bien réelle. Devant cette difficulté à saisir les limites de leur discipline dans une définition formelle, les auteurs du rapport s'attachent à en définir les objectifs de recherche :

« The aim of physiology is to understand the mechanisms of life, from the molecular basis of cell function to the integrated behaviour of the whole body. Further, physiology underpins medicine and veterinary science and

¹⁹ Paul Nurse, discours d'ouverture du 37^e congrès de l'IUPS, Birmingham, 21-26 juillet 2013.

is key to the detection, prevention and treatment of disease. As a science, physiology is both integrative and reductionist. » (p. 7)

Le programme de recherche de la physiologie est avant tout mécaniste. L'étude des fonctions est, plus précisément, ce qui amène à la compréhension des mécanismes responsables des fonctions définies à différents niveaux d'intégration. Elle est, dans un certain sens, réductionniste, puisqu'elle cherche à réduire l'existence de l'organisme au fonctionnement de ses parties. Mais, et les auteurs du rapport insistent là-dessus, la signification de ces mécanismes ne trouve sa véritable valeur qu'au niveau de l'organisme entier. Elle est donc intégrative, au moins jusqu'au niveau de l'individu – entendu lui-même, bien que ce ne soit pas explicite, comme un animal. Si la formulation qui part des bases moléculaires pour finir à l'organisme entier pourrait suggérer une approche de type « bottom-up » – qui est probablement, mécanistiquement parlant, pertinente –, du point de vue du sens, la signification de ces mécanismes moléculaires, cellulaires, est en réalité subordonnée à ce qui constitue l'organisme dans la totalité de sa cohérence fonctionnelle.

La physiologie est donc une entreprise rationnelle de compréhension des mécanismes du vivant²⁰, dont la portée est par conséquent extrêmement étendue, et fractionnée en une multitude de disciplines et de sous-disciplines. Le dilemme auquel sont confrontés les auteurs de ce rapport est d'arriver à combiner l'unité de la physiologie et son éclatement disciplinaire :

« While the broad scope of physiology and the connections it makes are central to its value as a scientific discipline, in organizational terms this breadth may be both a strength and a weakness. The volume of the scientific space occupied by research under the banner of physiology has led to major areas of study, such as cell biology, neuroscience and biophysics, developing their own identities to the point where they are often considered separate disciplines. » (p. 7)

²⁰ Denis Noble a intitulé un de ses ouvrages « la logique de la vie » (The logic of life). Ce titre vient de la signification des trois idéogrammes utilisés en coréen pour traduire « physiologie ».

En fin de compte, définir ce qu'est la physiologie en tant que discipline scientifique constituée s'avère impossible, du fait de l'absence de frontières entre de qui relève de la physiologie et ce qui n'en relève pas.

« Segmentation into sub-disciplines blurs the lines of what is and is not considered to be physiology. » (p.7)

Ce que proposent les auteurs du rapport pour arriver malgré tout à saisir ce que la physiologie signifie au-delà de cette fragmentation, c'est de la considérer comme une discipline « ombrelle » qui, autour d'un cœur constitué de champs disciplinaires fondamentaux – essentiellement la signalisation cellulaire et la physiologie des systèmes –, couvre de son ombre un périmètre plus ou moins vaste de disciplines et de sous-disciplines qui entretiennent des liens plus ou moins étroits avec le cœur de la physiologie :

« Perhaps the best way of looking at physiology is as an umbrella discipline²¹, with core and non-core sub-disciplines. Areas such as cell signalling and systems physiology form the core of the discipline, while bioengineering and sports science are examples of related disciplines overlapping with physiology at its perimeter. » (p. 7)

Confrontée aux mêmes problèmes de visibilité que la *Physiological Society*, l'*American Physiological Society* (APS) publie régulièrement des plans stratégiques, dont l'objectif est de définir sa politique à court et moyen terme (4-5 ans). L'APS²² est une société savante américaine qui a été fondée une dizaine d'années après la *Physiological Society*, en 1887. Elle regroupe actuellement environ 10500 membres. Le dernier plan stratégique date de 2017²³, mais nous avons étudié plus particulièrement

²¹ Il est toujours délicat de traduire une métaphore. Le nom « umbrella » désigne en anglais autant un parapluie qu'une ombrelle. Le mot « parapluie » ayant en français le sens métaphorique de protection, qui ne convient pas ici, je lui ai préféré celui d'ombrelle.

²² APS : <http://www.the-aps.org/>

²³ <http://www.the-aps.org/fm/About/Strategic-Plan> (mars 2018)

le plan stratégique publié en 2006, plus long et plus détaillé. L'objectif affiché de ce plan stratégique pour la période 2006-2010 (APS, 2006) est, dans une situation de concurrence entre les différentes disciplines scientifiques, d'assurer la visibilité de la physiologie, son maintien en tant que discipline propre, l'obtention de financement, et un positionnement central de l'APS sur ces questions. L'APS présente ainsi l'intérêt de définir un plan stratégique :

« Strategic planning is crucial for APS in today's complex and changing environment. Among the many factors influencing APS today are decreased overall financial support for research and the changing definition of physiology. »

Tout comme le rapport de la *Physiological Society*, ce document permet de voir comment une société savante de référence parmi les physiologistes professionnels définit la physiologie et ses méthodes. Dans ce document, l'APS a proposé une définition de la physiologie, et des objectifs et des axes stratégiques qui s'appuient sur cette définition.

« A working definition of physiology was proposed to help communicate the discipline and provide a common basis for understanding: Physiology is the study of the function of organisms as integrated systems of molecules, cells, tissues, and organs, in health and disease. »

L'objectif général de l'APS est ensuite décliné en 5 grandes directions stratégiques, dont la première est définie ainsi :

« APS will be the leader in advancing the life sciences that investigate biological function.

Rationale: As the life sciences evolve and the field expands to include systems biology and other new and emerging disciplines, there is a need to ensure that physiology is appropriately positioned and its central role understood. Biological function—of molecules, cells, and organisms—is at the heart of physiology and this knowledge is critical to the broader life sciences. »

Ce que montre la comparaison de ces deux analyses – assez convergentes – menées par ces deux sociétés de physiologistes est l'expansion historique de la physiologie prise au sens large qui,

dans une vision englobante, couvre un vaste domaine disciplinaire. Une de ses conséquences est la difficulté à identifier la physiologie en tant que telle, du fait du fractionnement de son champ d'étude en une multitude de disciplines autonomes et qui, pourraient-on dire, pratiquent la « physiologie sans permis ». Tenter de définir la physiologie en en identifiant les limites disciplinaires s'avère une entreprise impossible, qui conduit, comme le souligne l'APS, à des définitions changeantes et inopérantes. Il est malgré tout possible d'identifier la physiologie par ce qui constitue son cœur conceptuel. Or, celui-ci semble particulièrement stable au cours du temps, depuis Jean Fernel jusqu'au plan stratégique de l'APS. En effet, la définition opérationnelle proposée par l'APS selon laquelle « *la physiologie est l'étude des fonctions des organismes comme des systèmes intégrés de molécules, de cellules, de tissus, et d'organe, en état de bonne santé ou de maladie* », est très proche de la première définition donnée par Jean Fernel, pour qui la physiologie est la partie de la médecine qui « *étudie la nature de l'Homme sain, tous les caractères et les fonctions de celui-ci* »²⁴. Certes, en 1554, la théorie cellulaire n'existe pas, et la description des premières cellules ne se fera qu'au siècle suivant²⁵ ; les tissus ne sont pas conçus comme ils le sont aujourd'hui, et des terminologies comme « systèmes intégrés » nettement postérieures. Néanmoins, au-delà des évolutions scientifiques et terminologiques entre le XVI^e et le XXI^e siècle, ces deux définitions s'accordent sur un objet d'étude, l'organisme vivant, vu comme une entité fonctionnelle et organisationnelle à l'intérieur de laquelle les différentes parties interagissent mutuellement. La physiologie a pour objectif d'identifier les modalités de ces interactions qui déterminent la bonne santé de l'organisme, ou sa maladie, ce qui constitue, grossièrement définie, « l'étude des fonctions ». Selon l'APS, cette définition est la base opérationnelle permettant de présenter ce qu'est la physiologie et le type d'explication qu'elle fournit. Dans cette définition, la fonction biologique occupe une place fondamentale pour deux

²⁴ Pour les définitions de la physiologie par Jean Fernel dans ses différents ouvrages, nous renvoyons à leur présentation faite dans l'introduction.

²⁵ Par Robert Hooke dans son ouvrage *Micrographia*, publié en 1665.

raisons. D'une part, elle est au cœur de ce qu'est la physiologie, et d'autre part, sa valeur heuristique « diffuse », pourrait-on dire, dans l'ensemble des sciences de la vie : « *la fonction biologique – de molécules, de cellules, et d'organismes – est au cœur de la physiologie et sa connaissance est essentiel pour les sciences de la vie au sens large* ».

L'identification d'un cœur conceptuel stable de la physiologie, dans lequel la notion de fonction occupe une place centrale, est un élément déterminant qui nous a conduits à considérer l'étude philosophique de la fonction du point de vue de la physiologie. Néanmoins, ce choix se heurte à une difficulté, qui est celle de l'impossibilité de définir les contours de la physiologie en tant que science constituée. C'est d'ailleurs à ce problème que sont confrontés les physiologistes en tant que communauté scientifique organisée, et auquel ont essayé de répondre les travaux des deux principales sociétés de physiologie, la *Physiological Society* et l'*APS*. Le problème de ces deux sociétés n'est pas fondamentalement philosophique, mais matériel. Il s'agit d'assurer, dans le large champ des sciences biologiques, la visibilité de la physiologie, la pérennité de son financement, l'obtention de postes de chercheurs, la transmission du savoir aux étudiants auxquels il s'agit aussi de transmettre « l'esprit de la physiologie », etc. De ce point de vue, la fragmentation de la physiologie en une multitude de disciplines autonomes est une réelle difficulté. Les physiologistes doivent faire valoir leur importance *malgré* cette dispersion. Cependant, pour ce qui est de l'approche philosophique de la notion de fonction, nous voyons dans cette dispersion de la physiologie une raison supplémentaire d'aborder la fonction de ce point de vue. Comme le souligne le document de la *Physiological Society* avec la métaphore de l'ombrelle, la fragmentation disciplinaire de la physiologie n'est pas l'émiettement de son cœur conceptuel, mais au contraire sa diffusion dans un champ disciplinaire plus large – et probablement sa dilution dans les champs les plus périphériques. Ainsi, comme le dit le plan stratégique de l'*APS*, le concept de fonction est au centre de la valeur épistémologique de physiologie, qui s'étend de manière très large dans de multiples champs des sciences de la vie. C'est d'ailleurs sur cet argument épistémologique que s'appuie l'entreprise de légitimation de la physiologie menée par ces deux sociétés savantes. La valeur stratégique de

l'argument dans l'entreprise de positionnement de la discipline physiologique au sein des institutions scientifiques est hors de propos ici, mais cet argument épistémologique nous paraît avoir une réelle valeur philosophique et est, pour notre travail, une raison supplémentaire d'aborder le problème de la fonction du point de vue de la physiologie. En effet, la physiologie assure une double continuité conceptuelle de la fonction, d'une part une persistance historique du concept – y compris dans son opérationnalité méthodologique – au cœur de l'étude physiologique, et d'autre part, une unité conceptuelle par extension dans les différents champs des sciences de la vie²⁶.

Compte tenu de la structure en « ombrelle » de la physiologie actuelle, s'appuyer sur cette discipline pour aborder la question de la fonction conditionne l'approche philosophique de la fonction. Aborder la fonction par la physiologie, c'est donc se focaliser sur ce qui constitue le cœur conceptuel de la notion de fonction. Si la métaphore de l'ombrelle a une réelle signification – ce que nous pensons – ce concept s'étend dans d'autres champs des sciences de la vie, qui s'éloignent plus ou moins du cœur de la physiologie. Or, comme nous l'avons exposé dans le chapitre précédent, l'autonomisation des différents domaines des sciences de la vie se traduit par le fait que chaque discipline ou sous-discipline élabore ses propres approches, ses propres méthodologies, voire et ses propres visions de ce qu'est un organisme vivant. Il est donc possible que le concept de fonction, même s'il conserve un cœur conceptuel stable, ait été modulé, voire réinterprété, dans les divers domaines de la biologie, de telle sorte que la définition de limites strictes du concept de fonction soit non seulement une entreprise difficile, mais également inappropriée. De notre point de vue, une définition philosophique de la fonction doit être suffisamment « souple » à ses marges pour rendre compte de la diversité des sciences biologiques. Une définition de la fonction « en ombrelle », constitué d'un cœur conceptuel clair, mais mouvant dans son interprétation aux marges,

²⁶ Une autre manière de formuler l'intérêt du « point de vue physiologique » est qu'il permet d'aborder la question de la fonction dans une cohérence diachronique et synchronique.

nous semble la manière la plus adéquate de répondre aux problèmes philosophiques posés par le concept de fonction.

2. L'usage de la fonction dans la production scientifique physiologique actuelle

2.a. La fonction dans les publications : éléments de bibliométrie

Les tentatives de définition, par les deux principales sociétés savantes de physiologie, de ce qu'est la physiologie, et de la place de la fonction dans ces définitions, ont été proposées dans le cadre de plans stratégiques visant à augmenter la visibilité de la discipline. Malgré leur intérêt, elles ne nous renseignent pas sur l'usage réel du terme et du concept de fonction par les physiologistes, dans leur travail de recherche et de communication scientifique. Afin d'avoir une idée plus précise de l'usage du terme, nous avons étudié certaines publications scientifiques de ces sociétés savantes.

La *Physiological Society* est la plus ancienne société savante de physiologie²⁷, et elle publie trois journaux scientifiques renommés, *The Journal of Physiology*, *Experimental Physiology* et *Physiological Reports*, ce dernier étant une publication conjointe de la *Physiological Society* et de l'APS. Nous nous sommes intéressés au *Journal of Physiology*. Publié de 1878, il est le plus renommé et le plus ancien journal de la société, est un des plus anciens journaux de physiologie²⁸. Les archives du journal depuis 1880 ont été numérisées, et les publications indexées dans la base de données

²⁷ Des sociétés savantes s'occupant de travaux de physiologie existaient précédemment, par exemple, en France, la *Société de biologie*, fondée en 1848. Mais ce n'est qu'en 1926 qu'est fondée l'*Association des physiologistes*, devenue la *Société de physiologie*, puis, actuellement, la *Société de physiologie et de biologie intégrative*. La création de sociétés savantes propres à la physiologie est le reflet de l'autonomisation de la biologie en différents champs disciplinaires.

²⁸ Le journal de physiologie le plus ancien a été fondé par le physiologiste allemand Eduard Pflüger en 1868 sous le titre *Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und per Tiere*, devenu actuellement *Pflügers Archiv – European Journal of Physiology*.

bibliographiques du *National Center for Biotechnology Information* (NCBI), qui dépend du National Institute of Health des États-Unis, ce qui facilite l'analyse bibliométrique des publications. L'APS publie, outre les *Physiological Reports*, plusieurs journaux scientifiques : *The American Journal of Physiology*, *The Journal of Applied Physiology*, *The Journal of Neurophysiology*, *Physiological Genomics*, *Physiology*, *Physiological reviews*, et *Comprehensive Physiology*. Parmi eux, nous nous sommes intéressés en particulier à l'*American Journal of Physiology*, à *Physiological reviews*, et à *Comprehensive Physiology*. L'*American Journal of Physiology*, comme *The Journal of Physiology*, est une publication qui a débuté à la fin du XIX^e siècle – 1898 – et est un journal renommé dans le domaine de la physiologie. Depuis 1976, il est divisé en différentes sections : *Cell Physiology*, *Endocrinology and Metabolism*, *Gastrointestinal and Liver Physiology*, *Heart and Circulatory Physiology*, *Lung Cellular and Molecular Physiology*, *Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, et *Renal Physiology*. *Physiological reviews* est également une publication assez ancienne – la première publication date de 1921 –, mais, à la différence de l'*American Journal of Physiology* et ces différentes sections, il ne publie que des articles de synthèse. De même, *Comprehensive Physiology* ne publie que des articles de synthèse, mais, fondé il y a moins d'une décennie (en 2011), il représente une nouvelle génération de journaux physiologiques.

Outre ces journaux des deux sociétés de physiologie britannique et nord-américaine, nous avons étudié une publication physiologie renommée et ancienne, *The Journal of General Physiology*, fondée en 1918, et publié par la *Rockefeller University*. Ce journal s'intéresse aux mécanismes biologiques, chimiques et physiques fondamentaux – essentiellement moléculaires et cellulaires – ayant une signification physiologique générale.

Pour ces différentes publications, nous avons recherché, en utilisant la base de données bibliographiques du NCBI, l'occurrence des termes « fonction » et « role » dans les titres, et dans les résumés, des articles publiés dans ces différents journaux pour l'année 2017, choisie comme année de référence. Afin d'étudier une éventuelle modification au cours du temps de l'usage de ces deux termes, nous avons mené cette étude sur plusieurs années décennales antérieures (2007,

1997...), en remontant jusqu'en 1947 pour *The Journal of Physiology*. Cette étude bibliométrique par recherche de mots clés a ses limites, et peut générer des biais. D'une part, la recherche a porté uniquement sur les mots au singulier, ce qui a pu amener une sous-estimation de l'usage des mots. D'autre part, cette étude a été faite hors contexte, ce qui a pu amener à comptabiliser l'usage du terme de « fonction » dans un autre sens que celui de fonction biologique – comme les fonctions mathématiques et chimiques. Elle permet néanmoins d'avoir une idée globale de l'utilisation de ces deux termes dans différents journaux de physiologie, ayant des thématiques variées, et de suivre chronologiquement cet usage. Les résultats sont donnés dans le tableau 1.

Titre du journal	année	nombre d'articles	n. "fonction" (titre)	n."fonction" (titre/résumé)	% "fonction" (titre)	% "fonction" (titre/résumé)
<i>J Physiol</i>	2017	727	36	181	4,95%	24,90%
<i>J Physiol</i>	2007	824	24	144	2,91%	17,48%
<i>J Physiol</i>	1997	523	11	53	2,10%	10,13%
<i>J Physiol</i>	1987	495	9	57	1,82%	11,52%
<i>J Physiol</i>	1977	1001	17	54	1,70%	5,39%
<i>J Physiol</i>	1967	476	4	18	0,84%	3,78%
<i>J Physiol</i>	1957	308	3	ND	0,97%	ND
<i>J Physiol</i>	1947	123	0	ND	0,00%	ND
<i>AJP- Cell</i>	2017	174	5	53	2,87%	30,46%
<i>AJP-Regu</i>	2017	249	9	62	3,61%	24,90%
<i>AJP- Endo</i>	2017	170	11	37	6,47%	21,76%
<i>AJP-Heart</i>	2017	330	27	147	8,18%	44,55%
<i>Am J Physiol</i>	1997	2927	84	433	2,87%	14,79%
<i>Am J Physiol</i>	1987	1641	39	210	2,38%	12,80%
<i>Am J Physiol</i>	1977	669	19	64	2,84%	9,57%
<i>Am J Physiol</i>	1967	501	16	ND	3,19%	ND
<i>Compr Physiol</i>	2017	55	8	28	14,55%	50,91%
<i>Physiol Rev</i>	2017	38	1	15	2,63%	39,47%
<i>Physiol Rev</i>	2007	33	3	12	9,09%	36,36%
<i>Physiol Rev</i>	1997	31	3	10	9,68%	32,26%
<i>Physiol Rev</i>	1987	23	2	ND	8,70%	ND
<i>Physiol Rev</i>	1977	15	1	ND	6,67%	ND

<i>J Gen Physiol</i>	2017	107	4	22	3,74%	20,56%
<i>J Gen Physiol</i>	2007	100	2	17	2,00%	17,00%
<i>J Gen Physiol</i>	1997	121	1	24	0,83%	19,83%
<i>J Gen Physiol</i>	1987	80	0	6	0,00%	7,50%
<i>J Gen Physiol</i>	1977	85	1	6	1,18%	7,06%
<i>J Gen Physiol</i>	1967	123	0	11	0,00%	8,94%

Tableau 1 : occurrence du terme « fonction » dans les articles publiés dans des journaux de physiologie. *Titre du journal* donne le titre abrégé de la publication. L'année indiquée est l'année pour laquelle tous les articles publiés ont été analysés. *nombre d'articles* est le nombre d'articles publiés dans l'année considérée. *n. "fonction" (titre)* est le nombre d'articles publiés dans l'année comportant le mot « fonction » dans le titre, et *% "fonction" (titre)* est le pourcentage de ces articles par rapport au nombre total. *n. "fonction" (titre/résumé)* est le nombre d'articles publiés dans l'année comportant le mot « fonction » dans le titre ou le résumé, et *% "fonction" (titre/résumé)* est le pourcentage de ces articles par rapport au nombre total. Dans certains cas, les résumés n'ayant pas été indexés dans la base de données du CNBI, le nombre et le pourcentage de ces articles n'ont pas pu être déterminés (ND). Les significations des abréviations des titres (reprises des journaux eux-mêmes) sont les suivantes : *J Physiol* : The Journal of Physiology ; *AJP, Am J Physiol* : American Journal of Physiology ; *AJP- Cell* : AJP- Cell Physiology ; *AJP-Regu* : AJP-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology ; *AJP- Endo* : AJP- Endocrinology and Metabolism ; *AJP-Heart* : AJP-Heart and Circulatory Physiology ; *Compr Physiol* : Comprehensive physiology ; *Physiol Rev* : Physiological Reviews ; *J Gen Physiol* : The Journal of General Physiology.

La comparaison des données entre les différents journaux pour l'année 2017, que nous avons choisi comme année de référence, montre que le terme de « fonction » est présent dans un peu plus de 5 % des titres des articles publiés, et dans un tiers des résumés. De façon à avoir une idée plus précise de l'utilisation de ce mot, nous avons regardé plus en détail son occurrence dans l'ensemble

des articles publiés dans un numéro d'un journal. Nous avons choisi *The Journal of Physiology*²⁹, en prenant le premier numéro de l'année 2017³⁰. Dans ce numéro, nous avons comptabilisé 22 articles – 3 articles de synthèse et 19 articles de recherche. Nous avons exclu l'éditorial et des articles de commentaires sur d'autres articles. De façon à limiter les biais, nous avons comptabilisé les formes singulières et plurielles, et, après lecture, retenu uniquement le mot utilisé dans son sens de fonction biologique. Nous avons exclu le mot lorsqu'il était utilisé au sens de fonction mathématique, de fonction chimique, ainsi que dans les expressions du type « *as a function of* », et la forme verbale, correspondant au verbe français « fonctionner ». Dans ce numéro, 18 % des articles utilisent le terme « fonction » dans leur titre, ce qui est une valeur supérieure à la moyenne de l'année, mais compte tenu du faible nombre d'articles par numéro, les variations en pourcentage peuvent être importantes d'un numéro à l'autre. Le pourcentage de résumés utilisant ce terme est de 36 %, une valeur légèrement supérieure à la moyenne annuelle, mais qui reste dans les mêmes proportions globales. En ce qui concerne les textes mêmes des articles, le terme est présent dans 82 % des articles, avec des occurrences très variables, allant d'une à plus de 40 par article. Outre « fonction », 4 articles utilisent le terme « dysfunction », et 2 le terme « malfunction »³¹.

Ce que montrent ces données bibliométriques est que le terme de « fonction », dans son sens biologique, est utilisé de façon courante, mais non systématique, dans les articles, de recherche ou de synthèse, qui sont l'expression de la recherche actuelle dans les domaines qui constituent le cœur disciplinaire de la physiologie. Si l'usage du terme dans les titres est très minoritaire, il est plus

²⁹ *The Journal of Physiology* étant le plus ancien des journaux physiologiques, et celui pour lequel nous avons le plus de données historiques, nous l'avons utilisé comme publication de référence.

³⁰ *Am J Physiol*, vol. 595, issue 1 (2017)

³¹ Les deux termes anglais « *dysfunction* » et « *malfunction* » se traduisent en français par le même mot, « *dysfonction* », le terme « *malfonction* » n'existant pas en français.

général dans les résumés, et, au vu du numéro du *Journal of Physiology* étudié, très largement majoritaire dans le cœur du texte. Les usages semblent globalement similaires d'une publication à une autre, avec un pourcentage de présence dans les résumés variant de 20 à 50 %. Le pourcentage est le plus élevé pour les journaux dédiés aux articles de synthèse comme *Comprehensive Physiology* et *Physiological Reviews* que pour les publications de recherche originale, mais les variations observées entre journaux, et entre sections de l'*American Journal of Physiology*, ne permette pas d'identifier des usages préférentiels en fonction du niveau d'intégration des phénomènes physiologiques étudiés. Le pourcentage, situé dans le bas de la fourchette, observé pour le *Journal of General Physiology*, spécifiquement orienté vers les mécanismes moléculaires et cellulaires, pourraient suggérer un niveau d'usage plus faible pour les études physiologiques aux niveaux plus élémentaires, mais le pourcentage d'usage dans l'*AJP-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, orienté vers une approche très intégrée, est à peine plus élevé.

Comme nous l'avons signalé précédemment, les rapports de la *Physiological Society* et de l'*American physiological Society* insistent sur le fait que la physiologie a énormément changé au cours des dernières décennies, à tel point que définir de manière stable ce qu'est la physiologie est un exercice difficile. La question se pose alors si l'usage du terme de « fonction » est lui-même fluctuant au cours du temps, ou s'il s'inscrit dans une continuité d'usage en relation avec la rémanence du terme dans les définitions historiques de la physiologie. Pour apporter des éléments de réponses, nous avons analysé de manière rétrospective sur les cinquante dernières années la fréquence d'utilisation dans les titres ou les résumés de trois journaux historiques de physiologie, *The Journal of Physiology*, *The American Journal of Physiology*, et *The Journal of General Physiology*. De manière remarquable, les fréquences d'usage, données dans le tableau 1, et illustrées dans la figure 1, ont augmenté régulièrement depuis un demi-siècle. Une augmentation similaire est observée depuis 1977 pour *Physiological Reviews*. Pour *The Journal of Physiology*, les données disponibles (uniquement sur le titre) suggèrent un usage encore plus faible dans les deux décennies précédant 1967, avec aucun article publié dans l'année 1947 n'utilisant le terme de « fonction ».

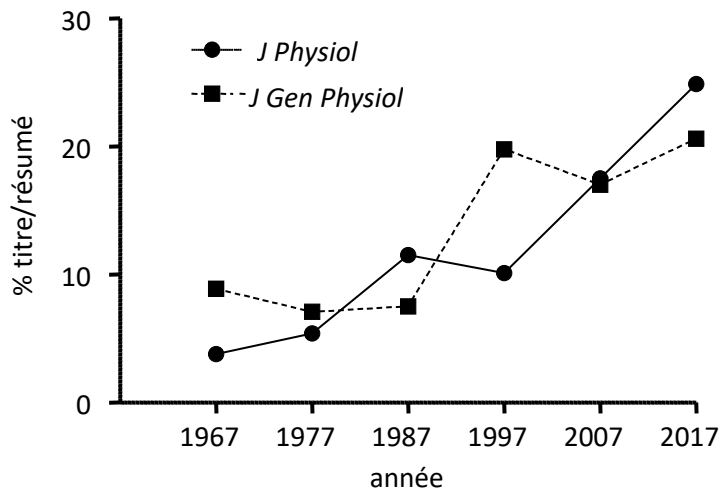


Figure 1 : occurrence du terme « fonction » dans les titres ou les résumés des articles depuis 1967. Les données, reprises du tableau 1, concernent *The Journal of Physiology* et *The Journal of General Physiology*. Les données de l'*American Journal of Physiology* ne figurent pas dans ce graphe, du fait du fractionnement du journal en différentes sections, ce qui empêche d'avoir une série complète de données. En abscisse figure l'année de publication étudiée, en ordonnée le pourcentage d'articles publiés dans l'année contenant le terme « fonction » dans le titre ou le résumé de l'article.

Ce que l'on peut conclure de cette étude bibliométrique est que l'usage du terme de « fonction » en physiologie, loin de tomber en désuétude, est en augmentation régulière depuis plus d'un demi-siècle dans la physiologie, considérée comme une des disciplines de recherche en sciences de la vie. À l'heure actuelle, sans être systématique, cet usage est largement répandu dans les publications scientifiques, sans que l'on puisse à première vue identifier des tendances d'usage selon les différents domaines de la physiologie.

Comme nous l'avons indiqué dans l'introduction, un des problèmes philosophiques du concept de fonction, sa dimension normative et téléologique, n'est pas spécifique du terme même, mais concerne en fait l'usage d'énoncés normatifs en sciences de la vie. Ces énoncés peuvent être de formes diverses. À titre d'exemple, nous avons effectué une très succincte étude bibliométrique de l'usage du terme de « rôle » qui, bien que moins explicitement téléologique que « fonction », est indéniablement normatif. La fréquence d'usage dans le titre ou le résumé a été faite dans *The Journal*

of *Physiology*, de 1947 à 2017, de manière similaire à l'étude du terme « fonction ». Les résultats sont donnés dans le tableau 2.

journal	année	nombre d'articles	n. "role" (titre)	n."role" (titre/résumé)	% "role" (titre)	% "role" (titre/résumé)
J Physiol	2017	727	45	193	6,19%	26,55%
J Physiol	2007	824	27	210	3,28%	25,49%
J Physiol	1997	523	24	82	4,59%	15,68%
J Physiol	1987	495	19	51	3,84%	10,30%
J Physiol	1977	1001	13	37	1,30%	3,70%
J Physiol	1967	476	3	17	0,63%	3,57%
J Physiol	1957	308	5	ND	1,62%	ND
J Physiol	1947	123	0	ND	0,00%	ND

Tableau 2 : occurrence du terme « role » dans les articles publiés dans *The Journal of Physiology*. L'année indiquée est l'année pour laquelle tous les articles publiés ont été analysés. *nombre d'articles* est le nombre d'articles publiés dans l'année considérée. *n. "role" (titre)* est le nombre d'articles publiés dans l'année comportant le mot « role » dans le titre, et *% "role" (titre)* est le pourcentage de ces articles par rapport au nombre total. *n. "role" (titre/résumé)* est le nombre d'articles publiés dans l'année comportant le mot « role » dans le titre ou le résumé, et *% "role" (titre/résumé)* est le pourcentage de ces articles par rapport au nombre total. Dans certains cas, les résumés n'ayant pas été indexés dans la base de données du CNBI, le nombre et le pourcentage de ces articles n'ont pas pu être déterminés (ND).

La comparaison de l'usage des termes « fonction » et « rôle », illustrée par les courbes de la figure 2, montre une similitude remarquable sur le demi-siècle précédent entre l'augmentation de l'usage du terme de « fonction » et celui de « rôle ».

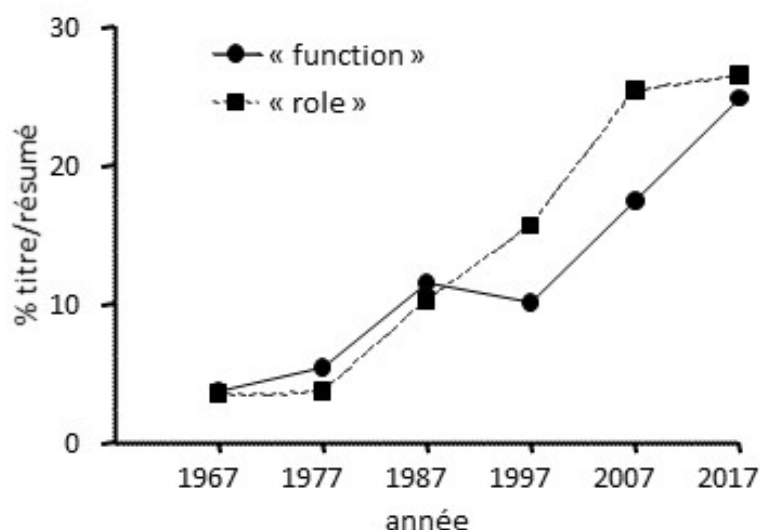


Figure 2 : occurrence des termes « fonction » et « role » dans les titres ou les résumés des articles parus dans *The Journal of Physiology* depuis 1967. Les données sont reprises des tableaux 1 et 2. En abscisse figure l'année de publication étudiée, en ordonnée le pourcentage d'articles publiés dans l'année contenant le terme « fonction » ou « role » dans le titre ou le résumé de l'article.

Il ne semble pas y avoir de substitution d'un terme à un autre, mais une augmentation parallèle de l'usage de ces deux termes, tous deux à connotation normative et téléologique, mais plus faible pour « rôle ». De manière analogue, on peut remarquer que la fréquence d'usage la plus élevée se trouve dans le journal de nouvelle génération (*Comprehensive Physiology*).

En étant centrée sur des journaux scientifiques physiologiques, pour la plupart publiés par les deux principales sociétés savantes de physiologistes, cette étude bibliométrique a pour objectif d'étudier l'usage réel du terme de « fonction » dans ce qui constitue la pratique de la recherche actuelle en physiologie dans ce qui en constitue le cœur en tant que discipline institutionnellement identifiée. Elle n'est ni exhaustive, ni exempte de biais possibles qui ont été signalés. Néanmoins, elle permet un premier niveau d'analyse du concept dans la pratique scientifique, qu'il nous semble nécessaire de prendre en compte pour une approche philosophique de la fonction qui ne soit pas

déconnectée de la pratique des sciences de la vie. Cette étude permet de voir que l'usage du terme de fonction est fréquent, sans être systématique. Il semble possible de faire de la physiologie sans fonction – en tout cas sans fonction explicite – mais le terme est d'un usage malgré tout très fréquent, sans qu'il soit possible d'identifier un usage préférentiel correspondant à un niveau d'élémentarité donné (moléculaire, cellulaire, tissulaire, ou organismique). De plus, cet usage, comme celui de « rôle », est en augmentation régulière depuis plus d'un demi-siècle, comme si, face à la dispersion de la science physiologique dans de multiples champs des sciences de la vie, le cœur disciplinaire de la physiologie assumait de manière de plus en plus explicite une dimension normative et téléologique de sa pratique scientifique. En tout état de cause, ces données montrent que la question philosophique de la valeur normative et téléologique de la fonction correspond à un usage réel et largement répandu dans la physiologie actuelle, qui n'est pas le vestige d'un usage terminologique désuet et en régression. Si une position éliminativiste pourrait paraître correspondre à une réalité de la pratique scientifique il y a un demi-siècle, ce n'est visiblement pas le cas actuellement. Puisque l'usage du terme de fonction semble, au vu de ces données bibliométriques, être associé à un contenu conceptuel réel et scientifiquement pertinent, il convient d'étudier plus en détail la signification que lui attribuent les scientifiques lorsqu'ils en font usage dans leurs publications. Cette analyse contextuelle du terme de fonction est l'objet de la section suivante.

2.b. La fonction dans son contexte : étude de cas

À partir de la production scientifique récente, nous avons choisi d'analyser dans le détail quelques cas précis d'études de fonction. Les cas étudiés n'ont pas été choisis de manière aléatoire – et n'ont donc pas prétention à constituer un échantillon représentatif³² de la production scientifique –, mais en fonction de leur capacité à répondre à certaines questions précises

³² Au sens statistique.

concernant le concept de fonction. Avant d'entrer dans le détail de ces études de cas, nous présentons ici succinctement de quoi il s'agit, et les raisons de notre choix.

L'objet de cette section est d'étudier, à partir de la littérature scientifique, des exemples d'attribution de fonction, de façon à cerner dans quel contexte le concept de fonction est utilisé par les biologistes, et, au final, quelle valeur heuristique et explicative ils lui attribuent. Les exemples ont été choisis de façon à avoir un aperçu de la diversité d'usage de ce terme par les biologistes, et de manière à aborder les différents problèmes philosophiques que pose la notion de fonction. La fonction cardiovasculaire est l'exemple paradigmatique d'attribution de fonction. Son étude, à partir de publications actuelles, mais aussi par l'analyse des textes de Harvey et de Fernel, nous permettra de voir comment le concept de fonction cardiaque et vasculaire s'est construit au cours du temps, et comment il est utilisé à différents niveaux de complexité au sein de l'organisme. L'étude d'articles sur le dysfonctionnement cardiovasculaire permettra de préciser les concepts de fonction et de dysfonction.

Les gastrolithes, ou « pierres d'estomac », sont des pierres que l'on trouve dans l'estomac des diverses espèces actuelles et disparues. L'étude de leur fonction nous permettra d'étudier l'attribution de fonction à une structure non produite par l'organisme lui-même, ce qui permet d'aborder la question de l'origine du trait fonctionnel. De plus, l'article choisi, portant sur l'étude de la fonction putative des gastrolithes chez certains Dinosaures, nous permettra d'aborder la question de l'attribution de fonction dans une étude paléontologique. Enfin, les auteurs concluant à l'absence de fonction digestive de ces gastrolithes fossiles, cet article permet d'aborder les critères de la non-attribution de fonction, et de ses conséquences explicatives.

La tétrodotoxine, ou TTX, est une toxine organique présente dans divers animaux marins ou amphibiens, dont l'origine dans l'organisme peut être variable – production endogène ou bioaccumulation – et n'est pas toujours connue. L'étude de ces fonctions éventuelles permet, de manière complémentaire à l'étude des gastrolithes, d'aborder la question de l'origine du trait

fonctionnel. Elle permet également d'étudier l'attribution de fonction au niveau moléculaire, ainsi que l'attribution de différences fonctions à un même trait.

La protéine CFTR est une protéine exprimée dans divers épithéliums, notamment l'épithélium bronchique. Des mutations du gène de cette protéine sont responsables de la mucoviscidose. La fonction et la dysfonction de cette protéine sont un exemple largement documenté d'une fonction moléculaire qui détermine de manière cruciale l'état de l'organisme. De plus, la fréquence élevée d'allèles porteurs de mutations dans la population a amené à postuler une valeur adaptative positive liée à la dysfonction moléculaire, ce qui en fait un exemple intéressant d'étude des relations entre fonction, dysfonction et *fitness*.

La fonction cardiovasculaire

La fonction cardiaque, résumée par la formule « la fonction du cœur est de pomper le sang », est l'exemple paradigmatique d'une fonction biologique, cité dans de multiples études philosophiques de la fonction, depuis les travaux de Hempel sur la logique de l'analyse fonctionnelle (Hempel, 1965). C'est d'une part un exemple parlant de fonction biologique, qui permet d'illustrer ce que l'on entend par ce terme, et aussi un test auquel on peut soumettre, dans une forme d'expérience de pensée, toute théorie de la fonction en sciences biologiques, qui doit rendre compte de manière adéquate de la fonction du cœur (D. Buller, 1999; McLaughlin, 2004). La fonction cardiaque est ainsi le « gold standard » des théories philosophiques de la fonction biologique, que Hempel a définie de la façon suivante :

« The heartbeat in Vertebrates has the function of circulating blood through the organisms » (p 354)

Les biologistes parlent de fonction cardiovasculaire³³, qui inclut, conformément à la formulation de Hempel, non seulement l'activité pulsatile du cœur, mais également les propriétés

³³ La base de données du NCBI donnent plus de 6000 occurrences de l'expression « cardiovascular function » dans les titres ou résumés des publications indexées.

des vaisseaux par lesquels la circulation du sang se fait dans l'ensemble de l'organisme. Historiquement, attribuer au cœur la fonction de pomper le sang dans la circulation vasculaire est d'abord le fruit des travaux de William Harvey, médecin anglais, qui publia les résultats et les conclusions de son travail en 1628 (Harvey, 1628). Ce qu'affirme Harvey en 1628, c'est que le sang circule dans l'organisme, c'est-à-dire part du cœur et revient au cœur par un mouvement circulaire, et que l'activité pulsatile du cœur est responsable de ce mouvement du sang, lui-même nécessaire à l'organisme. Cette conception est, fondamentalement, celle qui prévaut toujours quatre siècles plus tard. Il y a donc, malgré les bouleversements advenus depuis le début du XVII^e siècle dans la conception qu'ont les biologistes d'un organisme vivant, une rémanence de la notion de ce qu'est, du point de vue du physiologiste, la fonction cardiovasculaire. Il est donc intéressant d'étudier plus en détail ce qui amène Harvey à attribuer au cœur et aux vaisseaux cette fonction circulatoire du sang et en quoi cela change la vision précédemment admise de l'appareil cardiovasculaire, ce qu'il entend par « fonction » – y compris la terminologie qu'il emploie – et à mettre en parallèle la vision de Harvey avec la manière dont les physiologistes actuels traitent de la fonction cardiovasculaire.

Le livre de Harvey, organisé en 17 chapitres, et rédigé en latin, réfute la conception précédemment admise, et héritée de Galien, selon laquelle il y a certes un mouvement du sang, du foie où il est produit aux tissus où il est consommé, en passant par le cœur où il est transformé, mais pas de circulation à proprement parler, le flux sanguin s'arrêtant aux niveaux des tissus (Rothschuh, 1973; Sherrington, 1946). Cette conception est celle exposée par Jean Fernel, médecin français dont nous avons parlé en introduction, qui, le premier, a défini la physiologie comme l'étude des fonctions (Fernel, 1554). Il y a donc, entre les écrits de Fernel de la deuxième partie du XVI^e siècle, et ceux de Harvey au début du siècle suivant, un changement de paradigme en ce qui concerne la fonction attribuée au cœur³⁴. La comparaison des écrits de ces deux médecins permet

³⁴ J'utilise le terme de « changement de paradigme » dans la mesure où on peut interpréter les différences de conception du rôle du cœur et des vaisseaux entre Fernel et Harvey comme une modification profonde dans

de préciser ce qui a amené à ce changement d'attribution de fonction. Contrairement à ce que pourrait laisser croire la formulation lapidaire « la fonction du cœur est de pomper le sang », le fait que le cœur ait une activité pulsatile, aspirant le sang de la veine cave et du poumon pendant la diastole, et rejetant le sang dans l'aorte et les vaisseaux pulmonaires pendant la systole, était déjà connu et intégré dans un paradigme explicatif du fonctionnement du corps (Fernel, 1554, 2001). Ainsi Fernel explique que la dilatation du cœur (diastole) attire la matière (le sang et l'air) de la veine cave et le poumon dans les ventricules droit et gauche, respectivement, alors que la constriction du cœur (systole) répand sa matière (les esprits et le sang atténué) du ventricule gauche et à droite dans l'aorte et l'artère pulmonaire, respectivement (Fernel, 2001) :

« La nature donc a ainsi ordonné, que lorsque le cœur se dilate ses fibres droites estant à soy retirées (lequel mouvement est appelé par les Grecs Dyastole) attire les matières, sçavoir dans le ventricule droit le sang de la veine cave, du gauche l'air des poumons (...). Et incontinent après les fibres transverses estant retirées, le cœur est resserré (ce qui est acoustumé estre Systole) il envoie et respand hors de soi les matières qu'il a receuës, sçavoir l'esprit du ventricule senestre dans la grosse artère, du droit le sang atténué par la veine artériense dedans les pulmons » (p.112)³⁵.

la manière d'envisager le fonctionnement d'un organisme, amenant une reformulation des problèmes et des types de réponses qu'on y apporte, rendant « clair ce qui était obscur », pour paraphraser Harvey lui-même. On peut donc considérer que Harvey a produit le « paradigme » de la fonction cardiovasculaire, toujours opérationnel aujourd'hui, qui rend obsolète le paradigme galénien. Cela ne signifie pas pour autant l'absence de continuité conceptuelle entre Fernel et Harvey, ni que la conception de Harvey ait été rapidement et unanimement acceptée dans la communauté scientifique. La traduction en français de la physiologie de Fernel publiée en 1655, plus d'un siècle après sa publication originale en latin, est une illustration de la persistance du paradigme de Galien près de 50 ans après la publication de Harvey.

³⁵ Pour les textes de Fernel sur la physiologie, initialement publiés en latin (Fernel, 1554), nous citons la traduction française de 1655 (Fernel, 2001).

Bien que la façon dont les physiologistes actuels comprennent le rôle que le cœur soit tout à fait différente de celle de Fernel, cette propriété de pompage est exprimée de façon assez similaire dans les manuels actuels (Reece et al., 2011) : « *The heart contracts and relaxes in a rhythmic cycle. When it contracts, it pumps blood; when it relaxes, its chambers fill with blood. One complete sequence of pumping and filling is referred to as the cardiac cycle. The contraction phase of the cycle is called systole, and the relaxation phase is called diastole.* » (p. 903)³⁶.

En d'autres termes, le fait que le cœur agisse comme une pompe était déjà connu avant les travaux de Harvey. Cependant, sa fonction attribuée n'était pas celle du pompage du sang, mais celle de « générer des esprits » (Sherrington, 1946). Avant Harvey, suivant la conception antique de Galien, le sang ne circulait pas dans les vaisseaux, mais, produit par le foie, il était délivré aux tissus par les veines et, parmi elles, recueilli dans la veine cave et, en aval, dans le cœur (Rothschuh, 1973). Le débit sanguin est donc censé être déterminé par la capacité du foie à fabriquer du sang³⁷ d'une part, et la « faculté attractive » des tissus d'autre part, et non par la capacité de pompage du cœur. Par conséquent, bien que son activité de pompage soit connue et décrite de manière assez précise, une fonction n'a pas été attribuée à cette propriété. Le cœur a certes comme action de pomper le sang, mais n'a pas comme fonction d'assurer le mouvement du sang dans l'organisme. Selon Fernel, la fonction du cœur est d'une autre nature. La phase de dilatation (diastole) est active et aspire le sang de la veine cave dans le ventricule droit, et l'air du poumon par l'artère veineuse (veine

³⁶ Une différence notable, toutefois, est que, selon Fernel, la diastole cardiaque est, comme la systole, un événement actif, alors que la diastole est un événement passif (relaxation), comme en argüe – à juste titre – Harvey.

³⁷ Dans la physiologie de Fernel, la production et la consommation de sang sont dues à 3 « coctions » successives : la première est celle qui se déroule dans le système digestif à partir des aliments, et dont le produit est recueilli par le foie. La deuxième s'effectue au niveau du foie, et aboutit à la production de sang. La troisième coction s'effectue au niveau des tissus, où le sang est consommé.

pulmonaire) dans le ventricule gauche. La systole du ventricule droit a pour fonction d'amener le sang dans le poumon pour sa nutrition. Dans le ventricule gauche s'élabore durant la diastole le sang chargé en « esprit vital » par le mélange du sang et de l'air, et ce sang « élaboré », riche en « esprit vital », quitte le cœur, passe dans l'aorte, puis dans les différents tissus où il est consommé (« coction » ultime). Fernel note que la dilatation des artères est concomitante de la systole cardiaque, mais il n'attribue pas pour autant à la systole ventriculaire la fonction de propulsion du sang dans les artères. Selon lui, la dilatation (diastole) des artères est, comme la diastole cardiaque, un phénomène actif qui contribue à aspirer le sang dans les artères. Ainsi, si, mécaniquement, le ventricule gauche se remplit de sang lors de la diastole et se vide de sang dans les artères lors de la systole, sa fonction n'est pas de propulser le sang dans les artères, mais de préparer, lors de la diastole, le sang riche en « esprits vitaux ». C'est à partir de cette fonction attribuée au cœur que Fernel interprète les caractéristiques mécaniques du cœur et des vaisseaux sanguins. Ainsi, le fait que le ventricule gauche soit plus épais que le ventricule droit est expliqué par le fait que les esprits vitaux, « subtils », qui ont la capacité de traverser les matériaux, doivent être contenus dans une cavité à paroi étanche, et donc épaisse, faute de quoi ces esprits diffuseraient à travers la paroi du ventricule gauche, et le sang perdrait ainsi ses « esprits vitaux » (Fernel, 2001) :

« Il [le ventricule gauche] est environné d'une paroy plus épaisse, parce que d'en celui-là devoit estre contenu une grande quantité d'esprits subtils et attenez, dont le cœur est l'origine et le principe, et en cet autre [le ventricule droit] il y a assez de sang plus condensé pour nourrir les poumons et peu d'esprit. » (p 110)

La même explication est donnée pour expliquer l'épaisseur importante de la paroi aortique, pour s'opposer à la fuite de ces esprits contenus dans le sang élaboré, par rapport à la paroi des veines et de l'artère pulmonaire, contenant un sang dépourvu d'esprit vital, et donc ne nécessitant pas une paroi épaisse :

« Tous les vaisseaux qui sortent du cœur sont composez d'une double tunique, et ceux qui y sont inserez d'une simple membrane. Il va des poulmons un vaisseau dedans le ventricule gauche du cœur, par lequel un esprit

froid attiré de l'air passe des poulmons dedans le cœur. Et autant que ce vaisseau porte l'air et l'esprit, il est dit artère ; neanmoins parce que cet air estant trop crasse et espais n'est pas encore chargé en esprit vital, une seule tunique lui estoit suffisante. » (p 111)

Pour Fernel, la fonction du cœur, qui est la préparation d'un sang riche en « esprits subtils et atténués », dont le cœur est l'origine et la source, est ce qui permet d'expliquer de manière cohérente l'organisation et l'activité du cœur et des vaisseaux.

Avant de voir comment Harvey réinterprète la mécanique cardiaque, il convient de voir, par la terminologie employée dans le texte original, si Harvey lui-même utilise le concept de fonction, et quels termes il emploie. En physiologie, le premier usage attesté du terme de fonction est, nous l'avons vu, la définition en latin de cette discipline par Fernel comme l'étude des « *functiones* » (Fernel, 1554), traduit un siècle plus tard en français par « fonctions » (Fernel, 2001). Ce terme est repris dans les traductions françaises (Harvey, 1879, 1950) et anglaises de l'ouvrage de Harvey (Harvey, 1928), mais masque une grande diversité terminologique de Harvey lui-même en latin (Harvey, 1628). Harvey utilise plus d'une demi-douzaine de termes latins, dont les significations se recoupent, et qui définissent un champ sémantique assez large, que l'on peut rattacher au concept de « fonction »³⁸. Ainsi, outre le terme même de « *functio, -onis* » (accomplissement, exécution), Harvey utilise les mots « *utilitas, -atis* » (utilité, intérêt, avantage, profit), « *usus, -us* » (usage, emploi, destination, rôle), « *munus, -eris* » (charge, fonction, obligation, devoir), « *opus, -eris* » (travail, œuvre, devoir, tâche, fonction, mission), « *officium, -i* » (devoir, obligation, service), « *ministerium, -i* » (service, fonction, devoir, charge), dont la signification initiale n'est pas biologique mais sociale³⁹.

³⁸ Les définitions citées sont tirées du Grand dictionnaire latin Olivetti (<https://www.grand-dictionnaire-latin.com/>) et du Grand Gaffiot (<https://www.prima-elementa.fr/Gaffiot/Gaffiot-dico.html>)

³⁹ Toutefois, l'usage biologique d'un terme à signification sociale est ancienne. Par exemple, Cicéron parle de l'incapacité de l'œil malade à remplir sa fonction (« *munus* »): « *Et quem ad modum oculus conturbatus non est*

La première partie de l'argumentation de Harvey, qui se déroule sur les chapitres 2 à 5, consiste à démontrer, sur des considérations purement mécaniques, que l'action du cœur est de chasser le sang dans les artères. Les considérations de Harvey sont d'ordre structurelle (l'anatomie du cœur et des vaisseaux) et dynamique (la cinétique des déformations du cœur et des vaisseaux sanguins), et s'appuient sur des dissections et des vivisections réalisées dans de nombreuses espèces (crapauds, serpents, grenouilles, limaçons, crustacés, poissons, chiens, porcs, colombes, embryons de diverses espèces, etc.), combinées dans une analyse mécaniste de l'appareil cardiovasculaire. Harvey fait d'ailleurs des comparaisons entre le fonctionnement du cœur et celui d'une machine (« *machina* ») – arquebuse, cornemuse. Sur la base de l'étude comparée des mouvements du cœur dans ces nombreuses espèces, Harvey récuse l'idée que la diastole soit active. La systole seule est la phase active de l'activité du cœur, qui vide celui-ci de son sang. Comme Fernel, Harvey note la simultanéité de la systole cardiaque et de la diastole artérielle, mais l'interprète différemment. Pour Harvey, la dilatation des artères n'est pas active, mais est la conséquence de leur distension induite par l'afflux du sang chassé du cœur au moment de la systole. Harvey résume ainsi sa démonstration dans le chapitre 5 (Harvey, 1879) :

« Qu'il nous suffise pour le moment de montrer que l'action du cœur et la contraction des ventricules chassent le sang et le font passer des veines dans les artères, et de là dans tout le reste du corps.

*C'est là un fait que tout le monde accepte d'une manière ou d'une autre d'après la structure du cœur, la disposition, la situation et le mécanisme des valvules. »*⁴⁰ (p. 87)

probe adfectus ad suum munus fungendum, et reliquae partes totumve corpus statu cum est motum, deest officio suo et muneri, sic conturbatus animus non est aptus ad exequendum munus suum. » (Cicero, *Tusculanae disputationes*, 3, 15 ; <http://www.thelatinlibrary.com/cicero/tusc3.shtml>)

⁴⁰ Les citations de Harvey en français sont reprises de la traduction de Charles Richet.

Cependant, selon Harvey, si la mise en évidence de l'action mécanique du cœur est nécessaire à l'établissement de la fonction du cœur, celle-ci n'est pas réductible à celle-là. Le titre même du chapitre 5, « *Cordis actio et functio* », traduit en français par « *Du mécanisme et des usages des mouvements du cœur* » par Richet (Harvey, 1879), et, en anglais, de façon plus littérale, par « *The actions and functions of the heart* » par Leak (Harvey, 1928) est explicite. Action et fonction du cœur sont associées mais, conceptuellement, sont deux notions différentes. Dire que la fonction du cœur est son action ne signifie pas pour autant l'équivalence des concepts. Elle signifie que Harvey attribue à l'action du cœur (pomper le sang dans les vaisseaux sanguins), due à son mouvement (la contraction des ventricules) le qualificatif de fonction. Le fait de pomper le sang (« *actio* ») est la tâche (« *functio* ») qui lui est assignée. À partir de là, Harvey peut assigner à différentes parties du cœur une fonction particulière, subordonnée à la fonction du cœur. Ainsi, à propos des valvules cardiaques, Harvey, citant Galien, écrit :

« *Les trois valvules sigmoïdes, situées à l'orifice de l'aorte, empêchent le retour du sang dans le cœur, et la nature ne les auraient pas placées dans un organe aussi parfait, si elle ne leur eût pas assigné une immense fonction⁴¹ à remplir* » (p 89)

Ainsi, la structure du cœur et ses propriétés mécaniques sont subordonnées à l'action que celui-ci non seulement fait, mais doit faire. La forme et la position des valvules sigmoïdes est une nécessité mécanique au vu de l'utilité du cœur.

Ce rapport entre nécessité et utilité se retrouve dans les chapitres suivants, que Harvey consacre à la démonstration que le sang circule dans tout l'organisme en passant des artères dans les veines⁴², postulant l'existence d'une communication entre les deux :

⁴¹ L'expression latine utilisée par Harvey est « *maximum ministerium* ».

⁴² Le fait que le sang passe du ventricule droit au ventricule gauche à travers les poumons, ce que l'on appelle la circulation pulmonaire, ou « petite circulation », avait déjà été énoncé par le médecin arabe Ibn-al-

« Le sang va des artères dans les veines et non en sens contraire, et [...] il y a des anastomoses entre les vaisseaux, ou des porosités dans les tissus qui permettent le passage du sang. » (chap. 11)

Sur la base de considérations sur la quantité de sang expulsée par le cœur dans un temps donné (en d'autres termes, le débit sanguin), Harvey argüe que la quantité de sang qui traverse le cœur en une heure est beaucoup plus élevée que la quantité totale de sang dans tout le corps. Par conséquent, le flux sanguin à travers le cœur ne peut pas être la simple conséquence de la production de sang hépatique, et est en fait due à la circulation, c'est-à-dire au mouvement circulaire, du sang dans les vaisseaux. Ainsi, Harvey réfute la conception de Galien, précédemment admise, et présente chez Fernel, selon laquelle le sang, élaboré dans le foie, ne traverse pas les tissus mais y est consommé (Rothschuh, 1973). Dans cette nouvelle façon de concevoir le mouvement du sang, l'action pulsatile du cœur prend une dimension nouvelle. Certes, Harvey a mis en évidence, dans les premiers chapitres, que la mécanique de cette activité pulsative est due à la systole active, et non à la diastole, passive⁴³. Mais, avec la mise en évidence que le sang circule, avec un débit important, c'est cette activité pulsative qui fait l'utilité du cœur, sa capacité à assurer un débit sanguin conforme à la demande des tissus :

Nafiz au XII^e siècle, et par Michel Servet en 1554. L'argumentation de Harvey porte sur la démonstration de la circulation du sang dans l'ensemble de l'organisme.

⁴³ Parmi les multiples observations qu'il rapporte, Harvey note qu'il a pu, grâce à une loupe, observer le battement cardiaque (*« une sorte de pulsation »*) des mouches et des abeilles. Il est difficile de savoir ce que Harvey a réellement vu, mais il est vrai que ces Insectes ont, au niveau de l'abdomen, une série de cœurs situés en position dorsale. Or, à la différence du cœur des Vertébrés, dans ces cœurs, la diastole est active, et la systole passive. Néanmoins, la fonction de ces cœurs est similaire à celle du cœur des Vertébrés, celle d'assurer la circulation de l'hémolymphe.

« Ainsi, par sa situation et sa disposition, le cœur seul, en se contractant, distribue le sang dans toutes les parties, selon le volume des artères, qui est proportionnel aux parties qu'elles nourrissent et, comme une source bienfaisante, il verse dans toutes les parties du corps la quantité de sang qu'elles exigent ». (chap. 5).

Ce qui fait que l'action pulsatile du cœur est sa fonction, c'est que cette action est subordonnée à une exigence de l'organisme. Une dimension normative et téléologique se rajoute donc à l'action, pour que celle-ci puisse être considérée comme une fonction. La fonction est l'action qui doit être faite, et c'est ce qui donne sens à l'organisation du cœur. Pour reprendre une expression de Harvey, l'action du cœur ne se fait pas en vain :

« Les ventricules du cœur, comme un réservoir, reçoivent le sang pour le projeter ensuite dans tout le corps ; et pour cet usage il y a quatre valvules, deux pour recevoir le sang, et deux pour le projeter. Si on n'admet pas ce fait, il faut admettre que le sang s'agite sans raison, comme les flots de l'Euripe⁴⁴, qu'il va çà et là, qui retourne en arrière quand il aurait dû avancer, et qu'il abandonne les parties où il aurait dû aller, en sorte que le cœur s'épuiserait dans un vain travail et empêcherait la respiration des poumons. » (chap. 7)

Ne pas admettre que l'action du cœur pompe le sang de manière unidirectionnelle des veines dans les artères et à travers tout le corps, c'est admettre que l'organisme est incompréhensible, comme est incompréhensible, au regard du mouvement des marées, les inversions du sens du courant dans le détroit de l'Euripe. Le vocabulaire employé par Harvey dans le passage précédent – « *inconvenienter* », « *necesse* », « *vano labore* » – est explicitement normatif, et cette norme se définit par

⁴⁴ Le détroit de l'Euripe se situe en mer Égée, et était connu depuis Aristote pour ses courants complexes, dans leur directions changeantes et leur vitesses importantes, que l'on n'arrivait pas à expliquer par le simple mouvement des marées, dont l'amplitude est d'ailleurs très faible en Méditerranée. Le problème des courants de l'Euripe ne fut résolu qu'en 1929. C'est dans ce passage qu'Harvey fait pour la première fois référence à la comparaison avec les courants de l'Euripe. La comparaison est reprise, comme l'indique Harvey, de André du Laurens (latinisé en *Andreas Laurentius*), médecin français né en 1553 et mort en 1609.

rapport à la finalité (« *causa finalis* ») du mouvement du cœur et du sang dans l'organisme que Harvey détaille dans la dernière partie de son ouvrage.

Selon Harvey, la finalité du mouvement du sang est l'apport nutritif (« *alimentum* ») à l'ensemble de l'organisme, et c'est cette finalité qui permet de comprendre non seulement l'action coordonnée du cœur, les détails de son organisation interne, et ses relations avec les vaisseaux sanguins, mais son existence même. Le dix-septième et dernier chapitre s'ouvre sur une physiologie comparée des organismes, allant des animaux de faible taille et dont, selon Harvey, les besoins nutritionnels sont limités (« *froids, de petite dimension, et mollasses* »), jusqu'aux animaux homéothermes ayant un métabolisme élevé (« *les plus parfaits ayant besoin d'un aliment plus parfait, et d'une chaleur naturelle plus abondante* »). Pour la première catégorie, ces animaux n'ont pas de cœur car ils n'en ont pas besoin⁴⁵. Du fait de leur morphologie et de leurs besoins métaboliques limités, selon Harvey, les mouvements du corps suffisent à assurer le transport des « aliments ».

« Ainsi la divine et parfaite nature, ne faisant rien en vain, n'a pas donné de cœur aux animaux qui n'en avaient pas besoin, et ne l'a pas créé avant que ses fonctions n'aient été nécessaires. » (p 171)

Pour les animaux comme les poissons, lézards, serpents, tortues, grenouilles, un cœur est requis pour assurer cette distribution des « aliments ».

« Chez les animaux plus grands, plus chauds, ayant du sang, il faut un moteur pour la nutrition et une force plus grande est nécessaire⁴⁶. » (p162-163).

Chez ces animaux cependant, le cœur n'a qu'un seul ventricule et qu'une seule oreillette car la demande métabolique (pour l'exprimer en termes plus actuels) est malgré tout limitée, comparée

⁴⁵ « *Iis non cor est ut quibus impulsore non fit, quod alimentum in extrema deferatur.* » (p 66)

⁴⁶ La nécessité est exprimée en latin par l'expression « *opus est* ».

à celle des animaux à sang chaud et ayant un poumon. Chez ceux-là, le cœur, « plus charnu », possède deux oreillettes et deux ventricules.

Ainsi, selon Harvey, l'existence du cœur, et, lorsqu'il est présent, sa structure et son « mouvement », ne peuvent être compris que par rapport à la tâche qu'il lui est assignée dans l'organisme, qui est d'assurer l'apport en « aliments » des différentes parties du corps. Si on compare la fonction du cœur selon Fernel et selon Harvey, il y a un changement fondamental, qui va bien au-delà des modifications introduites par Harvey dans la mécanique cardiaque. Certes, selon Harvey, la systole seule, et non la diastole et la systole, correspond à la phase active du mouvement pulsatile du cœur. Mais la différence fondamentale est que, selon Fernel, la fonction principale du cœur, notamment du ventricule gauche, est d'assurer la formation du sang « spiritueux » lors de la diastole(Fernel, 2001) :

« C'est pourquoi il estoit à propos qu'il y eut un cœur comme estant le principe de la génération des esprits »
(p 82).

Par contre, selon Harvey, la raison d'être du cœur est d'assurer le flux d'un volume adéquat de sang aux tissus :

« C'est pour ce mouvement du sang que le cœur a été fait. » (p 157)

Ceci bouleverse la signification que l'on peut donner à l'organisation du cœur. Ainsi, par exemple, l'épaisseur de la paroi ventriculaire a pour fonction, chez Fernel, de retenir les esprits subtils. Harvey et, à sa suite, les physiologistes cardiaques, donnent à l'épaisseur du ventricule gauche une explication différente, liée à la pression d'éjection systolique⁴⁷. La comparaison de la

⁴⁷ Un manuel de biologie de référence destiné aux étudiants explique ainsi la structure des ventricules et des oreillettes : *« The ventricles have thicker walls and contract much more forcefully than the atria—especially the left ventricle, which pumps blood to all body organs through the systemic circuit »* (Reece et al., 2011) (p. 902)

fonction cardiaque selon Fernel et selon Harvey montre que les deux partagent le même concept de fonction. On trouve chez les deux auteurs une approche mécaniste du cœur et des vaisseaux, dont les propriétés déterminent l'action, ou autrement dit, les effets du cœur et des vaisseaux sur l'organisme. L'un comme l'autre attribue à certains de ces actions une finalité, ce que fait qu'une action est considérée comme une fonction. L'action en question est alors incluse dans un énoncé téléologique qui détermine les normes mécanistes du système cardiovasculaire. Ainsi, les caractéristiques anatomiques des parois cardiaques et vasculaires, identifiées de manière similaires, sont interprétées de manière fondamentalement différentes, au regard des fonctions différentes attribuées cœur et aux vaisseaux par les deux auteurs. Le type d'explications mécanistes de la structure du cœur, dans le détail de son organisation, change fondamentalement entre Fernel et Harvey du fait que le *but* de l'activité pulsative du cœur, plus que les mécanismes de ces pulsations, ait changé. En ce sens, on peut dire que les travaux de Harvey définissent un nouveau paradigme fonctionnel cardiovasculaire, car il amène à reformuler la problématique de la structure et du fonctionnement de l'appareil cardiovasculaire⁴⁸.

Dans ce nouveau paradigme concernant le mouvement du sang, l'activité de pompage du cœur est devenue fondamentale pour l'apport au tissu d'une quantité adéquate de sang « complet et riche en esprit » selon les besoins de l'organisme. Dans le dernier chapitre de son livre, discutant de l'adéquation de la propriété du cœur, Harvey a écrit :

« Les animaux plus grands, plus chauds et plus perfectionnés, riches en sang plus chaleureux et plus spiritueux, ont besoin d'un cœur charnu et robuste pour chasser les sucs nutritifs avec plus de force, de rapidité et d'impétuosité dans un corps volumineux et dense de tissu. » (chap. 17, p 163)

⁴⁸ En réalité, le paradigme défini par Harvey amène à reconsidérer la manière de concevoir non seulement le système cardiovasculaire mais bien l'organisme dans sa cohérence organisationnelle.

Selon Harvey, la fonction du cœur implique certaines propriétés, y compris quantitatives, afin de réaliser la fonction « normale » du cœur, à savoir, fournir un débit de sang en adéquation avec la demande de l'organisme⁴⁹. Bien qu'il ait été écrit il y a près de quatre siècles, cette affirmation, reformulée de manière moins obsolète, est toujours scientifiquement pertinente. Les manuels actuels ajoutent d'autres notions quantitatives concernant l'adéquation de l'activité de la pompe cardiaque à la demande des organismes en termes d'ajustement du débit cardiaque aux variations de l'oxygène et de la demande en énergie dans des conditions physiologiques (exercice physique par exemple). Un exemple illustratif est tiré d'un manuel de physiologie actuel (Reece et al., 2011):

« This coordination of regulatory mechanisms maintains adequate blood flow as the body's demands on the circulatory system change. During heavy exercise, for example, the arterioles in working muscles dilate, causing a greater flow of oxygen-rich blood to the muscles. By itself, this increased flow to the muscles would cause a drop in blood pressure (and therefore blood flow) in the body as a whole. However, cardiac output increases at the same time, maintaining blood pressure and supporting the necessary increase in blood flow » (p. 907).

On peut donc noter une continuité conceptuelle de la notion de fonction cardiaque entre Fernel et Harvey, à l'intérieur de laquelle se construit, avec Harvey, un nouveau paradigme correspondant à un changement dans la fonction attribuée au cœur. Ce qui est marquant est la robustesse épistémologique de ce paradigme – et du concept de fonction dans lequel il est conçu et formulé – depuis Harvey jusqu'à nos jours.

La notion de fonction de pompe cardiaque, initialement identifiée par Harvey au niveau de l'organe, inclut l'ensemble des mécanismes, à quelque niveau qu'ils se produisent, qui contribue

⁴⁹ Chez Fernel, les différences dans la taille et la morphologie du cœur sont expliquées par rapport au tempéraments des animaux : « *Tous les animaux qui sont timides et paresseux ont un cœur plus grand, et les autres l'ont plus petit et médiocre.* » (p 110)

causalement à cette activité. La fonction, définie au niveau de l'organe dans sa contribution à l'état normal de l'organisme, est ainsi un principe directeur de l'investigation mécanistique du fonctionnement cardiaque. Ceci apparaît clairement dans l'ouvrage du physiologiste britannique Denis Noble consacré aux mécanismes responsables du rythme cardiaque, dont la première édition date de 1975 (Noble, 1979)⁵⁰.

« Even after the discovery of the circulation by Harvey, physiologists could only explain why (i.e. for what purpose) the heart beats rhythmically, the mechanisms of the initiation of the rhythm was completely unknown. » (p. 4)

Les travaux de Noble sur l'origine du rythme cardiaque s'inscrivent dans la continuité du paradigme fonctionnel défini par Harvey. Une fois que cette activité cardiaque est considérée comme sa fonction, (« *its purpose* »), les conséquences des mécanismes moléculaires et cellulaires du rythme cardiaque sont interprétées relativement au « but » de l'activité mécanique du cœur. Ainsi, le décours temporel de la contraction auriculoventriculaire répond à un impératif fonctionnel. Pour que le cœur remplisse correctement sa fonction, *il faut que* l'excitation ventriculaire se produise après la contraction auriculaire :

« The left atrium receives blood from the pulmonary circulation and passes it onto the left ventricle to enter the systemic circulation. It is important therefore that the ventricular muscle should be excited after the atrial muscle so that the ventricles are filled as much as possible before ventricular contraction occurs. The correct timing of these events is brought about by the specialized conducting tissues of the heart. » (p. 4).

D'une certaine manière, une fonction est attribuée au délai temporel entre la contraction auriculaire et la contraction ventriculaire – celle d'assurer le remplissage maximum des ventricules avant la systole –, et à la structure responsable de la conduction auriculoventriculaire, le nœud atrioventriculaire. Une modification de l'activité de ce nœud est considérée comme une dysfonction

⁵⁰ Nous citons le texte de la 2^e édition, n'ayant pu consulter la première.

dans la mesure où celle-ci n'assure plus le décours temporel « correct », soit que celui-ci soit allongé, soit, cas limite, que la transmission du stimulus contractile soit interrompue :

« *Malfunction of [the atrio-ventricular node] can lead to excessive delay [...] or to complete failure to conduct.*
» (p. 4)

De manière similaire, si une contraction rythmique du cœur a comme fonction d'assurer un débit sanguin correct, une contraction maintenue n'a pas de fonction pour le muscle cardiaque, et cette fonction détermine la nature du potentiel d'action, qui est, mécaniquement, responsable de la rythmicité de la contraction.

« *The long-lasting nature of the action potential in the heart also serves another purpose. [...] There is no function for tetanic (i.e. maintained) contractions in the heart, indeed their occurrence would be disastrous since the ventricle would stay contracted and cease to pump.* » (p. 9)

Pour reformuler ce que dit Noble, le fait que le potentiel d'action cardiaque soit prolongé (« long-lasting ») a pour fonction d'empêcher la tétanisation du muscle cardiaque, parce que celle-ci aurait un effet désastreux sur la fonction cardiaque – le cœur cesserait de pomper le sang. Ainsi, la notion d'adéquation de l'action du cœur, quel que soit le niveau auquel elle est étudiée, est donc fondamentale dans le concept de fonction cardiaque définie par Harvey et reprise par ses successeurs. Si la nature du potentiel d'action contribue à déterminer, mécaniquement, l'action du cœur, c'est la fonction de celle-ci – et non pas l'action en tant que telle –, qui, en retour, contribue à déterminer la nature du potentiel d'action. Si on reprend le couple terminologique et conceptuel action-fonction de Harvey, on peut dire qu'une fonction est une action téléonomique.

La notion d'adéquation est également fondamentale dans l'identification du dysfonctionnement et de la dysfonction⁵¹. Le dysfonctionnement est associé au fait que les

⁵¹ J'utilise ici ces deux termes dans un sens similaire.

capacités du composant dysfonctionnel sont inadéquates, ce qui signifie que la plage de capacité fonctionnelle est différente de la fonction « normale ». L'exemple cité plus haut de la dysfonction du nœud atrioventriculaire en est une illustration. Un article très récent intitulé "*Exercise training reverses age-induced diastolic dysfunction and restores coronary microvascular function*", publié dans *The Journal of Physiology*, illustre également cette notion de dysfonctionnement, d'insuffisance et de gamme fonctionnelle modifiée (Hotta et al., 2017). Les auteurs ont étudié dans un modèle de rat une forme de dysfonction cardiaque, la dysfonction dite diastolique. Pendant la diastole, c'est-à-dire la relaxation du cœur, les ventricules sont remplis de sang. Lorsque la dilatation diastolique est limitée, le remplissage du ventricule gauche est réduit et, par conséquent, le volume de sang expulsé au cours de la systole suivante (contraction du ventricule) est réduit. Par la suite, le débit sanguin diminue. Le cœur est donc considéré comme dysfonctionnel, puisqu'il ne peut plus assurer un débit sanguin adéquat en fonction de la demande corporelle. Comme l'indiquent les auteurs, le risque de dysfonction diastolique augmente avec l'âge, et l'entraînement physique régulier améliore la dysfonction diastolique liée à l'âge⁵². Le critère majeur utilisé par les auteurs pour caractériser la dysfonction diastolique est le fait que l'entraînement physique reverse cette dysfonction, et cette réversion est évaluée par la mesure du remplissage du ventricule pendant la diastole. La diminution de ce paramètre est la preuve empirique d'une dysfonction, et une augmentation de la valeur de ce paramètre après l'entraînement physique est la preuve de la réversion de la dysfonction. Par conséquent, ce qui différencie conceptuellement et empiriquement la fonction et la dysfonction est le changement de l'intervalle de valeurs prises par la capacité de remplissage diastolique du ventricule, par rapport à la capacité de remplissage considérée comme « normale ». Dans l'étude, l'état normal de l'organisme, qui définit la valeur normale pour le remplissage diastolique, était des adultes en bonne santé et, expérimentalement, cela était assuré par un échantillon de référence de

⁵² "*the risk for diastolic dysfunction increases with advancing age*", and "*regular exercise training ameliorates age-related diastolic dysfunction*".

jeunes rats. Les auteurs ont étudié les mécanismes responsables de cette dysfonction diastolique et ont émis l'hypothèse que (1) la dysfonction microvasculaire coronarienne contribue au développement de la dysfonction diastolique liée à l'âge, et (2) l'initiation de l'entraînement physique tardif reverse la dysfonction microvasculaire coronaire⁵³. En effet, comme d'autres organes, le cœur a sa propre demande métabolique, qui est assurée par la perfusion sanguine à travers le système vasculaire coronaire. En particulier, le taux de perfusion dépend de la capacité de la microcirculation coronaire (les artérioles coronaires) à se contracter et à se dilater⁵⁴. Les auteurs ont donc étudié la capacité vasoactive des artérioles coronaires et le débit sanguin coronaire dans les différentes conditions expérimentales. Leur conclusion est que la dysfonction microvasculaire et la perfusion coronaire inadéquate sont probablement des mécanismes de dysfonction diastolique chez les rats âgés.⁵⁵ Les rôles respectifs de la microvascularisation coronaire et du ventricule gauche, analysés dans cet article, peuvent être résumés comme suit: (i) la fonction de la microvascularisation coronaire est de fournir une perfusion adéquate du ventricule nécessaire pour sa capacité de remplissage normale, à savoir, sa fonction diastolique. (ii) Une fonction diastolique « normale » est nécessaire pour assurer un flux sanguin normal, c'est-à-dire adéquat par rapport à la demande métabolique du corps. Ceci est un exemple illustratif de l'attribution de fonctions (et de dysfonctions) hiérarchiquement imbriqués à différents niveaux (système vasculaire coronaire<cœur<corps).

⁵³ “(1) [coronary] microvascular dysfunction contributes to the development of age-related diastolic dysfunction, and (2) initiation of late-life exercise training reverses [...] [coronary] microvascular dysfunction.”

⁵⁴Schématiquement, la contraction microvasculaire réduit le diamètre du vaisseau et, par conséquent, le débit sanguin, tandis que la relaxation des microvaisseaux a un effet opposé.

⁵⁵ “microvascular dysfunction and inadequate coronary perfusion are likely mechanisms of diastolic dysfunction in aged rats.”

À chaque niveau, une relation causale est établie entre les capacités fonctionnelles d'un trait donné (niveau n) et l'état du système (niveau $n + 1$) (par exemple système vasculaire coronaire/cœur et cœur/corps) en tant que couple trait/système⁵⁶. La distinction fonction/dysfonction est fondée sur la différence quantitative des capacités fonctionnelles des traits (vascularisation coronarienne, cœur) par rapport à l'état normal du système (cœur, demande métabolique corporelle des jeunes rats).

Les fonctions des gastrolithes

Cet exemple est celui de la fonction des gastrolithes chez les oiseaux et certains dinosaures. Les gastrolithes ou « pierre d'estomac » sont des cailloux ingérés par certains animaux, notamment certains oiseaux où ils contribuent au broyage des aliments dans le gésier, et les biologistes leur attribuent la fonction de « meule gastrique »⁵⁷. Des galets ayant été retrouvés dans la région abdominale de dinosaures sauropodes, les biologistes se sont donc posé la question d'une éventuelle fonction digestive des gastrolithes chez ces dinosaures (Wings, 2007; Wings & Sander, 2007). Pour la question de l'attribution fonctionnelle des gastrolithes, nous nous basons sur un article de Wing & Sander (Wings & Sander, 2007). Cet article est intéressant pour plusieurs raisons :

1) La fonction de « meule gastrique » des gastrolithes des oiseaux est un exemple « standard » de fonction physiologique des organismes, car il s'agit d'une fonction digestive connue depuis

⁵⁶ En parlant de niveaux d'organisation, je ne sous-entends pas que la notion de fonction suppose une organisation « en couche » hiérarchisée de niveaux d'intégration croissante, mais que, dans le contexte de l'investigation scientifique de la fonction, les relations causales s'établissent entre un système (niveau n) et les entités qui le composent (niveau $n-1$).

⁵⁷ D'autres groupes animaux, comme les crocodiles et les alligators, ou les phoques et les lions de mer, ingèrent également des gastrolithes, auxquels on attribue d'autres fonctions, notamment de ballast. Ce point est discuté plus loin.

longtemps en physiologie comparée, la fonction des gastrolithes des Oiseaux étant analogue de la fonction des dents chez les Mammifères. De très nombreuses espèces d'oiseaux pratiquent l'ingestion de pierres – la lithophagie – qui se retrouvent dans leur gésier. L'importance des gastrolithes est également bien connue en médecine vétérinaire comme en zootechnie car elle concerne des espèces domestiques. La fonction digestive du « grit » – abréviation de gastrolithe – et la nécessité de son apport dans l'alimentation est bien connue des éleveurs de diverses espèces d'oiseaux, du canari à l'autruche, et se trouve comme complément alimentaire dans les animaleries. C'est donc un cas paradigmatique de fonction.

2) Posant la question de la fonction éventuelle d'un trait, l'article permet d'étudier la méthodologie, et donc les critères, de l'attribution de fonction par les biologistes. En effet, l'objet de l'article n'est pas d'identifier les mécanismes d'une fonction déjà connue, mais d'attribuer, ou pas, une fonction à un trait donné. De plus, les auteurs concluant à l'absence de fonction de meule gastrique pour les gastrolithes trouvés chez les dinosaures, l'exemple permet d'étudier la distinction entre fonction et non-fonction.

3) Les pierres d'estomac n'étant pas produites, à la différence des dents, par les organismes qui les possèdent, les gastrolithes sont un bon exemple d'attribution de fonction permettant de juger de la pertinence de la condition de production du trait fonctionnel par l'organisme dans l'attribution de fonction. C'est une question importante car l'origine du trait fonctionnel est au centre de l'approche organisationnelle de la fonction et, plus largement, des théories de la fonction qui postulent une valeur explicative étiologique de la fonction.

4) Les auteurs étudient dans un même article une fonction physiologique chez des organismes vivants, la fonction digestive des gastrolithes chez les autruches, et l'hypothèse d'une fonction similaire chez des organismes fossiles, les dinosaures Sauropodes, dans l'objectif d'expliquer la présence des gastrolithes fossiles. Ils réunissent ainsi dans un même travail une approche physiologique (synchronique) et paléontologique (diachronique) de la fonction. Certains auteurs

ont insisté sur la nécessité de distinguer ces deux dimensions de l'attribution de fonction, l'une ahistorique, l'autre historique, qui diffèrent dans le régime d'administration de la preuve (de Ricqlès, 2010; de Ricqlès & Gayon, 2009). L'article en question est un bon exemple de la manière dont les biologistes articulent ces deux approches pour produire un énoncé « palétiologique » et en administrer la preuve.

Le problème étudié par les auteurs est le suivant : on trouve fréquemment des galets situés au niveau de la zone gastrique des dinosaures Sauropodes, qui étaient des herbivores géants. Un artéfact sédimentaire ayant été exclu, la question de la fonction de ces galets s'est posée et, par analogie avec la fonction des gastrolithes chez les oiseaux herbivores actuels, l'hypothèse a été émise que ces gastrolithes aient pu également avoir une fonction digestive chez ces dinosaures. Afin d'apporter une réponse à cette question, les auteurs commencent par étudier les propriétés et la fonction digestive des gastrolithes chez l'autruche⁵⁸. Leur fonction est la trituration des aliments végétaux ingérés (Wings & Sander, 2007) :

« Ostrichs possess a well-developed gastric mill in their gizzard with a known gastrolith function: triturating and mixing ingested plant foodstuff » (p. 635)

Reprenant des arguments développés dans la littérature scientifique, les auteurs expliquent la nécessité de l'existence de cette « meule gastrique » dans un argument à la fois mécaniste et téléonomique qui subordonne l'action à une norme prospective, et dont la structure est similaire à celle précédemment vue chez Harvey à propos du cœur :

« Herbivorous and granivorous birds, lacking oral processing capabilities, must rely on their gastric mill in the gizzard to efficiently triturate food stuff for hind gut fermentation » (p. 635)

⁵⁸ « *We first investigated gastrolith properties and function in the largest herbivorous bird, the ostrich* » (Wings & Sander, 2007) (p. 635)

Ainsi, les oiseaux herbivores et granivores n'ayant pas de denture capable de triturer efficacement les aliments dans la bouche, les gastrolithes remplissent la même fonction de trituration au niveau du gésier. Ce que révèle l'argumentation développée par les biologistes concernant l'attribution de la fonction de trituration des aliments, c'est que cette attribution de fonction est basée sur les mêmes critères pour un trait *produit* par l'organisme, les dents, et un trait *non produit* par l'organisme, les pierres ; en l'occurrence, la capacité fonctionnelle des dents et des gastrolithes à effectuer une trituration efficace des aliments, elle-même une condition nécessaire de leur digestion. Les deux traits, les dents chez les Mammifères et les gastrolithes chez les Oiseaux, remplissent la même fonction de trituration⁵⁹ ; il y a même *nécessité* de cette équivalence fonctionnelle, car Mammifères et Oiseaux sont soumis au même impératif de trituration des aliments, nécessaire à leur digestion. On voit donc que l'attribution d'une fonction à un trait est indépendante du fait que ce trait soit produit ou non par le système dont il fait partie.

Ne pouvant étudier directement le fonctionnement de l'estomac chez les formes fossiles, les auteurs ont choisi les autruches comme objet d'étude pour déterminer les propriétés des gastrolithes caractéristiques de leur fonction de trituration : taille, masse totale, types de roche, aspect, etc. ; ce choix est guidé par deux liens, évolutifs et physiologiques, entre les autruches et les dinosaures Sauropodes : la parenté phylétique et la similitude des régimes alimentaires. Du fait de l'impossibilité d'expérimenter sur les restes fossiles, la réponse à la question de la fonction supposée des gastrolithes fossiles est basée sur une méthode comparative appliquée à des échelles de temps différentes. Les méthodologies appliquées à l'identification de la fonction digestive des gastrolithes chez les autruches et chez les dinosaures fossiles sont différentes dans les deux cas. Elles requièrent des expertises conceptuelles et techniques différentes, et c'est ce qui fait que la physiologie est une

⁵⁹ Le fait que, mécaniquement, les dents dans la mâchoire des Mammifères herbivores et les gastrolithes dans le gésier des Oiseaux herbivores ne réalisent pas cette fonction exactement de la même manière ne change rien au fait que les deux traits réalisent la même fonction dans les deux classes d'organismes.

discipline distincte de la paléontologie. En fait, les auteurs n'ont pas identifié la fonction digestive des gastrolithes chez les autruches. Ils se sont servis de l'identification physiologique de la fonction chez les autruches pour une identification paléontologique de la même fonction chez les dinosaures. Cependant, ceci ne justifie pas le recours à deux concepts différents, l'un systémique, l'autre étologique, liés respectivement à une approche physiologique et une approche paléontologique de la fonction (de Ricqlès, 2010). Au contraire, la validité de l'argument comparatif requiert l'unité conceptuelle de la fonction, et le travail des auteurs est un exemple de l'application méthodologique de cette unité conceptuelle. Sans cette unité conceptuelle de la fonction, il serait impossible d'attribuer une fonction quelconque aux gastrolithes fossiles. Cette utilisation rétrospective du concept de fonction pour analyser le passé au vu du présent – que l'on pourrait qualifier d'actualisme de la fonction – peut être illustré par d'autres cas d'attribution paléontologique de fonction, comme la question de la fonction des plumes chez certains dinosaures fossiles, à l'origine supposée des plumes des Oiseaux (Clarke, 2013; Li et al., 2010; McKellar et al., 2011; Persons & Currie, 2015). Dans ces études, les auteurs postulent des fonctions possibles pour les plumes trouvées sur des dinosaures fossiles, et analysent la compatibilité des propriétés structurales de ces plumes avec des fonctions possibles, par comparaison avec les fonctions connues des plumes des Oiseaux, voire d'autres structures comme les vibrisses de certains Mammifères, chez des animaux actuels. Sur cette base, des fonctions peuvent être exclues – comme la fonction de vol, sur l'argument que les plumes étudiées n'ont pas les propriétés fonctionnelles requises pour le vol – et d'autres proposées, comme la plongée, l'attractivité sexuelle, la sensibilité sensorielle, etc. Le raisonnement suivi par les auteurs de ces études est exactement le même que celui suivi dans l'article sur la fonction des gastrolithes. Connaissant, sur la base d'études sur des organismes vivants, différentes fonctions possibles pour les plumes, et connaissant les propriétés structurofonctionnelles nécessaires à l'accomplissement de chacune de ces fonctions, ils ont étudié ces propriétés sur les structures fossiles pour leur attribuer une fonction. C'est ce mode de raisonnement par analogie et l'étude empirique des propriétés structurofonctionnelles qui constitue

le socle du régime de l'administration de la preuve pour l'attribution d'une paléofonction. Au final, appliquant ce raisonnement, les auteurs concluent à l'absence de fonction digestive des gastrolithes des dinosaures sauropodes, sur l'argument que les propriétés caractéristiques de la fonction digestive des gastrolithes des autruches ne se retrouvent pas chez les gastrolithes des dinosaures. Compte tenu de leurs caractéristiques structurales, les gastrolithes n'ont pas les propriétés requises pour une meule gastrique.

Le raisonnement suivi par les auteurs et la manière dont ils s'appuient sur les données empiriques pour démontrer l'absence de fonction de meule gastriques pour les gastrolithes dinosauriens montrent que le régime de la preuve de l'attribution ou la non-attribution d'une paléofonction n'inclut aucune considération de type étiologique. Pourtant, sur la seule base de ce raisonnement, les auteurs de l'étude concluent qu'il doit y avoir d'autres fonctions ou d'autres raisons de la présence des gastrolithes (Wings & Sander, 2007) :

« Since there is no evidence for gastric mills in sauropod dinosaurs, another explanation regarding occurrence and function of sauropod gastroliths should be sought. Possible alternatives include accidental or pathologic ingestion, or intentional ingestion for mineral uptake, especially calcium supply. » (p. 639)

Pour les auteurs, les alternatives à l'existence de fonction digestive sont la présence fortuite ou pathologique, ou l'ingestion « intentionnelle » « pour » un autre bénéfice, c'est-à-dire une autre fonction. Ce que cette citation révèle, c'est que l'existence d'une fonction est une explication possible à la *présence* des gastrolithes. On retrouve donc ici la notion intuitive que le fait d'attribuer une fonction à un trait, que celui-ci soit produit ou non par l'organisme, est une explication à la présence de ce trait, c'est-à-dire, pour reprendre notre terminologie, semble bien avoir une dimension étiologique. Il nous faut donc essayer d'expliquer pourquoi demeure chez les biologistes cette idée intuitive de l'explication de la présence d'un trait par son effet, question au cœur du questionnement philosophique sur la fonction. Il convient de noter – et c'est ce que la citation prise dans son contexte révèle – que cette valeur explicative de la présence d'un trait demeure pour le

biologiste même si le trait n'est pas produit par l'organisme. En fait, la cause première de la présence des gastrolithes dans l'estomac des dinosaures sauropodes – et le gésier des oiseaux –, c'est la lithophagie. Cette cause est connue avant l'attribution de fonction, et si la fonction des gastrolithes peut être une explication à leur présence, il ne s'agit pas de ce type de cause. De la même manière, la présence des dents s'explique par un processus développemental et, relativement à l'explication de la présence des dents, ce processus développemental est l'équivalent causal de la lithophagie. La valeur explicative étiologique de la fonction, telle qu'elle apparaît dans l'article de Wings et Sanders, ne relève pas de ce type de cause – et l'attribution de fonction de meule gastrique ne dépend pas du processus à l'œuvre dans ce type de cause. Elle renvoie à un autre mode causal de la présence d'un trait. Ainsi, dans l'exemple étudié, si la présence des gastrolithes s'explique par la lithophagie, la valeur explicative étiologique de la fonction de meule gastrique – si elle était avérée – serait d'expliquer la lithophagie. On voit donc bien là l'importance de distinguer deux régimes causals distincts relatifs à l'explication de la présence d'un trait fonctionnel, la lithophagie comme *explanans*, et la lithophagie comme *explanandum*, la valeur explicative étiologique de la fonction relevant du deuxième.

Les fonctions de la toxine TTX

Un cas proche, par certains côtés, de celui des gastrolithes, est celui de la tétrodotoxine (TTX). Cette toxine est notamment présente dans le poisson « *fugu* », consommé traditionnellement au Japon et qui requiert une préparation particulière, faute de quoi le consommateur risque une intoxication grave voire mortelle⁶⁰. La TTX est une molécule qui a un effet inhibiteur des canaux sodiques qui interviennent dans la conduction nerveuse. C'est de cette propriété que viennent ses effets toxiques, mais, du fait de la très forte spécificité de la TTX pour ces canaux, cela en fait un

⁶⁰ Le nombre de décès par intoxication à la TTX due à l'ingestion de *fugu* mal préparé est estimé à 20 à 100 par an au Japon.

agent pharmacologique très utilisé en physiologie cellulaire. La TTX n'est pas spécifique du *fugu* et on la retrouve dans un grand nombre d'animaux marins ou d'amphibiens⁶¹, et les biologistes se sont posé la question de la fonction – ou des fonctions – de cette toxine chez ces animaux. Or, la TTX n'est souvent pas produite par ces animaux eux-mêmes mais par des microorganismes. La fonction de la TTX chez ces microorganismes est inconnue. Par beaucoup d'aspects, notamment ses effets pharmacologiques, sa très forte toxicité, les risques mortels associés à la consommation quasi rituelle des poissons qui en contiennent, la TTX peut être considérée comme « l'archétype » de la toxine naturelle (Moczydlowski, 2013). L'attribution de fonction à la TTX chez les animaux est donc un cas paradigmatique d'attribution de fonction à une toxine. Les questions de l'origine de sa présence dans les Métazoaires demeurent discutées. C'est donc un exemple d'attribution de fonction à un trait dont on ne sait pas s'il est ou non produit par l'organisme chez qui il remplit une fonction. D'autre part, la discussion dans les articles étudiés des fonctions possibles de la TTX chez les Métazoaires qui en contiennent portent sur d'attribution de fonctions écologiques, ce qui permet de clarifier ce que signifie, pour un biologiste, l'attribution d'une fonction à une molécule au sein d'un écosystème. Enfin, chez les microorganismes libres qui en produisent, la fonction de la TTX est postulée par les biologistes, mais inconnue. L'analyse de leurs arguments permet d'étudier les conditions qui amènent à postuler l'existence d'une fonction et à clarifier le rôle de la fonction comme hypothèse.

La TTX est une molécule organique, et donc résulte du métabolisme d'organismes vivants. La TTX tire son nom de certaines espèces de poissons, les Tétrodons, qui en contiennent. La TTX se trouve dans plusieurs lignées d'animaux, marins et terrestres (amphibiens essentiellement) (Hanifin, 2010; Williams, 2010). Cependant, le fait qu'elle se trouve dans ces animaux n'est pas

⁶¹ La TTX ne se trouve pas uniquement chez ces animaux. Elle est par exemple présente chez des Plathelminthes terrestres. Mais nous limitons ici notre étude à ces deux groupes d'animaux.

forcément dû au fait qu'ils la produisent eux-mêmes, par leur métabolisme propre. En réalité, les sources de TTX sont variées. Elle est produite par un certain nombre de bactéries menant une vie libre ou en symbiose avec des animaux, et elle peut éventuellement être synthétisée par les animaux qui en contiennent, marins ou amphibiens terrestres. L'origine de la TTX dans ces deux groupes – marins *versus* terrestres – semble différente. Chez les Vertébrés marins, l'hypothèse généralement acceptée est que la TTX n'est pas produite par ces organismes mais par des bactéries, et se retrouve dans les animaux par ingestion de ces bactéries ou par symbiose avec elles, alors que chez les amphibiens terrestres, ceci n'est pas forcément le cas (Hanifin, 2010).

« The origin of TTX present in terrestrial vertebrates is controversial. In marine organisms the accepted hypothesis is that the TTX present in metazoans results from either dietary uptake of bacterially produced TTX or symbiosis with TTX producing bacteria, but this hypothesis may not be applicable to TTX-bearing amphibians. » (p. 577)

Comme le dit Hanifin, la question de l'origine de la toxine chez les amphibiens terrestres, endogène ou exogène, demeure sans réponse empiriquement démontrée :

« The central question facing workers interested in the chemical ecology and evolutionary biology of TTX toxicity in amphibians is still that of an endogenous versus exogenous origin of TTX. » (p.586)

Ainsi, en 2010⁶², les biologistes considèrent que la TTX *n'est pas produite* par les vertébrés marins, et *ne savent pas* si elle est ou non produite chez les amphibiens. Cependant, la question de la fonction de la TTX se pose de la même manière dans les deux groupes, sans que d'ailleurs cette question ait une réponse définitive⁶³. Le fait que la TTX ait une ou plusieurs fonctions relève avant tout d'hypothèses. Dans cette démarche qui consiste à postuler une fonction avant de tenter d'en

⁶² Année de publication des deux articles cités.

⁶³ « *The paucity of information on the ecological function of TTX is striking.* » (Williams, 2010) (p. 381)

établir la preuve empirique, l'étude de l'argumentation développée par Hanifin montre qu'elle se fait en réalité à deux niveaux. Tout d'abord, les biologistes sont amenés à postuler, sur la base d'arguments factuels, que la TTX a une fonction (ou plusieurs), indépendamment de ce que peut être cette fonction. Les arguments exposés en faveur de cette hypothèse, et résumés par Hanifin, sont les suivants :

1) La TTX, comme de nombreuses autres toxines, est présente dans de nombreux organismes. Sa présence n'est donc pas sporadique ou accidentelle.

2) La TTX est le produit final et non un sous-produit d'un réseau métabolique. La production de la TTX semble être donc la « raison d'être » de ce réseau métabolique.

3) Dans les organismes qui produisent de la TTX, cette production a un coût métabolique. On doit donc supposer que la production de TTX procure un bénéfice qui compense ce coût.

4) Dans les organismes qui accumulent la TTX, même si la présence de la TTX n'est que la conséquence d'une bioaccumulation passive, la résistance à sa toxicité suppose l'existence de mécanisme de résistance, dont la présence suppose un bénéfice pour l'organisme.

5) Dans les organismes qui accumulent la TTX, la présence préférentielle de la toxine dans certains organes ou certains tissus, qui ne s'explique pas par les phénomènes passifs de biodistribution, supposent des mécanismes spécifiques d'accumulation, mécanismes dont la présence suppose un bénéfice pour l'organisme.

L'hypothèse en faveur du postulat de fonction pour la TTX – indépendamment de la nature de cette fonction – est donc une argumentation raisonnée à partir de données empiriques qui amènent logiquement à postuler que la présence de la TTX procure un bénéfice pour l'organisme dans lequel elle se trouve, sans que l'on connaisse la nature de ses actions bénéfiques. À partir de là, le deuxième niveau consiste à formuler des hypothèses quant à la nature de la fonction – ou des fonctions – portées par la TTX. Les fonctions supposées de la TTX chez les animaux qui en possèdent sont de trois types. La première fonction est une fonction défensive, présentée par

Hanifin comme une « assertion commune et intuitive », car beaucoup de substances toxiques produites par des organismes vivants ont en effet une fonction antiprédatrice, le consommateur de l'organisme en question s'intoxiquant à l'ingestion de sa proie, et la présence de la toxine ayant un effet répulsif des prédateurs. La démonstration empirique d'une telle fonction pour la TTX repose sur la démonstration que la présence de la toxine dans les organismes augmente leur taux de survie. Toutefois, de telles preuves manquent, comme le note Williams :

« Although an antipredator function of TTX is strongly suggested for many taxa, not one study demonstrates unequivocally that survival probability varies according to TTX content. » (Williams, 2010) (p. 389).

Le deuxième type de fonction est une fonction offensive. La toxine est alors un venin que l'animal inocule à sa proie. Par analogie avec d'autres toxines, des auteurs ont postulé un rôle offensif pour certains animaux possédant de la TTX présente au niveau de la cavité buccale. Enfin, un troisième type de fonction a été postulé, une fonction de communication. Des auteurs ont en effet montré que dans l'espèce de poisson *Tazakifugu niphobles*, les mâles, en période de réceptivité sexuelle, étaient attirés par la TTX. Celle-ci agirait alors comme une phéromone.

Les fonctions supposées de la TTX – fonctions offensives, fonctions défensives, fonctions de communication⁶⁴ – chez les animaux qui en contiennent sont des hypothèses fondées sur des arguments indirects, pour lesquelles les données sont peu abondantes. L'attribution de fonction(s) à la TTX reste donc, à la date de publication des deux articles étudiés, un travail en cours de l'investigation scientifique. Ce que montrent les deux articles étudiés (Hanifin, 2010; Williams, 2010), c'est la manière dont s'élabore la fonction comme une hypothèse et se construit sa démonstration empirique, qui aboutit à attribuer à la TTX une fonction donnée dans un organisme donné. La justification rationnelle de l'hypothèse est basée sur la notion de bénéfice pour

64 “The following synopsis covers proposed or discovered defensive, offensive, and communicative functions of TTX in TTX-bearing organisms.” (Williams, 2010) (p. 384)

l'organisme. Le postulat du bénéfice – qui amène au postulat de fonction(s) – est basé sur l'idée que la présence de la toxine est liée à un rapport cout/bénéfice en faveur de la présence de la toxine⁶⁵.

“Bioaccumulation of TTX (whether through synthesis, symbiosis with bacteria, or dietary uptake and processing) likely results in a significant cost to TTX-bearing taxa. [...] As a result, metazoans that possess TTX must gain some benefit from their TTX toxicity that outweighs these costs.” (Hanifin, 2010)(p.583)

L'argument « à priori » qui justifie les hypothèses de fonctions biologiques est le bénéfice postulé pour l'animal, compte tenu du cout de la présence de la toxine – ne serait-ce que la résistance à la toxicité de la substance, indépendamment de l'origine de la substance dans l'organisme. La fonction est alors un ensemble de mécanismes liés aux propriétés de la TTX qui ont pour conséquence de procurer un bénéfice particulier à l'organisme qui la possède. Le travail du biologiste est alors d'étudier empiriquement quel bénéfice la présence de la TTX procure à l'organisme, et les mécanismes par lesquels ce bénéfice est apporté. Ce qui est sous-jacent à cet argument est que la fonction de la TTX, en expliquant en quoi elle procure un bénéfice à l'organisme, contribue à expliquer sa présence dans l'organisme en question. Néanmoins, ce que montrent ces travaux est que les hypothèses fonctionnelles sont indépendantes du fait que la TTX soit produite ou non par l'organisme, et la valeur explicative de la fonction quant à la présence de la TTX dans l'organisme ne se situe pas à ce niveau. La question des fonctions de la TTX se pose de manière distincte pour chaque organisme, et indépendamment du fait que l'organisme en question soit ou non producteur de la toxine. Ainsi, la question des fonctions de la TTX se pose bien au-delà des organismes qui en sont producteurs (Williams, 2010) :

⁶⁵ Bénéfice que l'on peut formuler, comme le fait d'ailleurs Hanifin, en parlant de valeur adaptative supposée de la TTX.

“Although they may be produced by only a few members of an ecosystem, the bioaccumulation, potential symbiotic relationships, and co-opting of the toxin for other ecological functions in accumulating organisms reverberates far beyond the original producers.” (p. 388)

Au sein d'un même écosystème, La TTX est alors porteuse de différentes fonctions potentielles – défensives, offensives, de communication – dans différents organismes. Elle contribue par conséquent à la manière dont s'établissent les relations entre différents éléments interagissant au sein de cet écosystème. Néanmoins, si la TTX a différentes fonctions dans l'écosystème – et, de cette manière, le façonne – ce ne sont pas des fonctions *pour* l'écosystème. La question n'est pas de savoir si elle procure un bénéfice à l'écosystème, mais quel bénéfice elle procure à un organisme donné de cet écosystème. L'hypothèse de la fonction – et sa démonstration empirique – est faite du point de vue d'un organisme donné. Ainsi, la fonction défensive de la TTX, ou « antiprédatrice », n'a de sens que du point de vue de la proie potentielle, et lui procure un bénéfice au détriment de ses prédateurs.

Enfin, il convient de noter que, dans les deux articles étudiés, l'occurrence du nom « *function* » est très différente. Alors que « *function* » est cité 23 fois dans l'article de Williams, il ne l'est jamais dans celui d'Hanifin, qui emploie le mot de « *role* »⁶⁶. Cependant, l'analyse contextuelle montre que Hanifin utilise le nom « *role* » dans le même sens que Williams celui de « *function* ». Par exemple, pour exprimer la même idée, Williams écrit : « *the paucity of information on the ecological function of TTX is striking.* » et Hanifin : « *The ecological role of TTX in metazoans (both marine and terrestrial) [...] is understudied.* » Williams parle de « *defensive [...] function of TTX in TTX-bearing organisms* » et Hanifin dit que « *The TTX present in TTX-bearing amphibians is also assumed to play a defensive role* », pour exprimer le même concept. Ainsi, l'analyse du concept de fonction en biologie ne doit pas se limiter à la

⁶⁶ Le mot « *function* » en anglais pouvant correspondre à un nom, « *la fonction* » et à un verbe, « *fonctionner* », je me restreins ici au nom « *function* », excluant le verbe.

terminologie « *fonction* » mais doit aussi inclure « *rôle* » lorsque les deux termes sont utilisés dans le même sens, ce qui est le cas ici⁶⁷.

Au final, l'analyse à partir de la littérature scientifique des fonctions supposées des gastrolithes chez les autruches et les dinosaures sauropodes et de la TTX chez les Métazoaires marins et amphibiens montre que l'attribution de la fonction d'un trait dans un organisme, que cette fonction soit physiologique (digestive) ou écologique (offensive, défensive, relationnelle) est épistémologiquement indépendante du fait que le trait soit produit par l'organisme dans lequel il remplit cette fonction. Plus précisément, les mécanismes responsables de la présence du trait (lithophagie, bioaccumulation, biosynthèse endogène) n'interviennent pas dans l'investigation de la fonction présumée d'un trait. En retour, la fonction, une fois identifiée, ne produit aucune explication relative à ces mécanismes systémiques. Néanmoins, dans le cas des gastrolithes comme dans celui de la TTX, la fonction d'un trait est chargée d'une valeur explicative relative à l'existence de ces mécanismes. Cette valeur explicative étiologique, et son lien avec la dimension téléonomique de la fonction, est précisée par Williams à propos de la TTX, en terme de rapport cout/bénéfice (Williams, 2010). La dimension téléonomique de la fonction apparait dans les arguments utilisés en faveur de l'hypothèse de la fonction, le fait que la présence du trait doit bénéficier de manière non accidentelle à l'organisme ; la dimension étiologique est l'affirmation qu'une entité ne peut exister que si le bénéfice de sa présence, par son action, contrebalance ses couts, ce que l'on peut formuler, comme le fait d'ailleurs Hanifin, en parlant de valeur adaptative supposée de la TTX (Hanifin, 2010). Mais cette dimension explicative est indirecte. Elle porte sur l'existence de mécanismes

⁶⁷ « Role » a ceci de commun avec « fonction » que sa signification va au-delà du sens de « effet » ou « conséquence », et le point important, conceptuellement et philosophiquement parlant, n'est pas le terme utilisé mais la dimension téléonomique d'un énoncé biologique.

responsables de la présence du trait, et non sur la nature de ces mécanismes, qui peut demeurer inconnue.

La fonction de la protéine CFTR

Le dernier cas abordé est celui de la protéine CFTR, dont les nombreuses mutations sont responsables de la mucoviscidose. Moléculairement, la protéine est un canal présent dans la membrane plasmique, perméable aux ions chlore, exprimé dans les épithéliums et notamment l'épithélium bronchique. De manière très schématique, la protéine CFTR participe aux flux ioniques et aux flux d'eau entre la paroi bronchique et la lumière des voies aériennes. Son activité détermine ainsi la teneur en eau, et par conséquent les propriétés, du mucus bronchique. Dans le cas de la mucoviscidose dans ses manifestations pulmonaires, le dysfonctionnement de la protéine, d'origine génétique, entraîne l'augmentation de la viscosité de ce mucus, conduisant à la maladie pulmonaire (Elborn, 2017; Wine et al., 2017). D'autres épithéliums sont aussi affectés, et c'est d'ailleurs la pathologie pancréatique associée à ces mutations (*cystic fibrosis*) qui a donné son nom à la molécule (*Cystic fibrosis transmembrane conductance regulator*).

Au niveau moléculaire, la fonction de la protéine CFTR est définie par ses propriétés de conductance ionique, que l'on cherche à rattacher à des caractéristiques structurales (Hwang et al., 2018). En ce sens, le terme de fonction fait référence à des modes d'action, assimilables à des propriétés physicochimiques (des propriétés électrophysiologiques), indépendamment de toute dimension téléologique. À minima, néanmoins, une dimension normative est rattachée à ce concept de fonction, comme l'illustre, dans le titre de l'article cité – « *Structural mechanisms of CFTR function and dysfunction* » –, la mention de la « dysfonction » de la CFTR. La protéine « normale », non mutée, porte la fonction « normale » de conductance ionique. De plus, la définition de la fonction de la protéine CFTR ne peut pas être comprise indépendamment de la prise en compte de sa contribution à l'état du tissu et des organes dans lesquels elle est exprimée. Ainsi, la fonction de CFTR se comprend au niveau de la physiologie épithéliale (Saint-Criq & Gray, 2017) :

« Salt and fluid absorption and secretion are two processes that are fundamental to epithelial function and whole body fluid homeostasis, and as such are tightly regulated in epithelial tissues. The CFTR anion channel plays a major role in regulating both secretion and absorption in a diverse range of epithelial tissues, including the airways, the GI and reproductive tracts, sweat and salivary glands. » (p. 93)

Comme l'illustre le passage cité ci-dessus, qui est la première phrase du résumé de l'article cité en référence, les propriétés de la protéine CFTR (sa fonction moléculaire) ont un rôle – autrement dit, une fonction – fondamental dans la physiologie du tissu épithélial, elle-même comprise comme une fonction relative aux organes qui en possèdent : voies aériennes, tractus digestif, système reproducteur, glandes salivaires et sudoripares, etc. Classiquement, ces différents organes sont porteurs de fonctions – fonction respiratoire, fonction digestive, fonction reproductive – relativement à l'organisme dans son entier. Ainsi, même s'il semble possible de définir, au niveau moléculaire, une « fonction » réductible à des processus dénués de charge téléologique, en réalité, cette notion de « fonction » moléculaire est normative et téléonomique, car elle trouve son sens dans un ensemble de relations emboîtées composants/systèmes pertinents, *in fine*, au niveau organismique, et similaires à ce que nous avons vu à propos de la fonction cardiovasculaire. De manière symétrique, les modifications des propriétés de la protéine CFTR, induite par de très nombreuses mutations⁶⁸ (Sheppard & Welsh, 1999), peuvent être qualifiées de « dysfonction » parce qu'elles impactent l'état de l'organisme de manière drastique (Wang et al., 2014).

La mucoviscidose reste, malgré l'allongement de l'espérance de vie du aux progrès de la prise en charge médicale, une maladie létale dans ses formes sévères. La maladie est autosomale récessive, c'est-à-dire qu'elle ne se manifeste que chez les individus porteurs d'une mutation sur les deux chromosomes porteurs du gène *cftr*. Les personnes hétérozygotes, porteuse d'un allèle muté et d'un

⁶⁸ Environ 1500 mutations du gène *cftr* ont été identifiées.

allèle normal, ne sont pas malades. L'explication qui en est donnée est que l'expression de la forme normale de la protéine est suffisante pour une physiologie épithéliale « normale ». La mucoviscidose est la maladie génétique la plus fréquente dans les populations dites « caucasiennes », et, dans la population européenne, une personne sur 20 est porteuse d'une mutation du gène codant la protéine CFTR. Une aussi forte fréquence de porteurs d'une mutation délétère pose problème. En effet, en terme adaptatif, la fonction « normale » de la protéine CFTR, génétiquement déterminée, s'explique aisément dans un darwinisme classique. En effet, la maladie étant létale⁶⁹, les porteurs de la double forme mutante ont une *fitness* négative⁷⁰, définie fondamentalement comme la capacité à engendrer une progéniture, comparés aux porteurs hétérozygotes et aux homozygotes sains. Pour ce qui est des porteurs hétérozygotes, bien que leur fonction épithéliale soit, dans cette hypothèse, identique à celle des homozygotes sains, leur *fitness* est plus faible que celle de ces derniers. En effet, leur probabilité d'avoir des descendants atteints de la maladie est plus forte, et celle d'engendrer une descendance viable est plus faible. Par conséquent, la fréquence d'allèles mutés devrait être très faible, et nettement en dessous de celle observée dans les populations européennes. Ceci a amené à postuler une valeur adaptative positive des hétérozygotes dans ces populations, dont la raison reste pour l'heure inconnue. Plusieurs hypothèses ont été formulées, comme une meilleure résistance au choléra, à la fièvre typhoïde, à la tuberculose, etc. (Lubinsky, 2013; Poolman & Galvani, 2007). Ce que ces hypothèses illustrent est que la mise en évidence d'une valeur adaptative positive, dans certaines conditions, de l'hétérozygotie du gène *cftr*, amène à postuler un bénéfice produit par cette hétérozygotie. Ainsi, l'expression d'une protéine CFTR mutée, qualifiée de dysfonction, est, au moins sous forme d'hypothèse, causalement liée à une valeur adaptative

⁶⁹ Avant les prises en charge médicales actuelles, l'espérance de vie des personnes atteintes de mucoviscidose était de 7 ans (valeur dans les années 1960).

⁷⁰ Outre la létalité de la maladie, les dysfonctions épithéliales au niveau des systèmes reproducteurs entraînent chez les personnes atteintes de la maladie une hypofertilité chez les femmes et une stérilité chez les hommes.

positive. Ceci montre que, même s'il existe des relations entre la fonction que l'on peut attribuer à un trait et sa valeur adaptative, il n'y a pas d'équivalence entre ces deux concepts. Si un lien explicatif peut être établi entre ces deux notions, c'est la fonction qui est l'*explanans*, et la valeur adaptative l'*explanandum*.

3. Le champ conceptuel de la fonction en physiologie.

Ces exemples d'attribution – ou de non-attribution – de fonction permettent de cerner le champ conceptuel de la notion de fonction en physiologie, acception prise dans un sens assez large, incluant le « cœur » de la physiologie – fonction cardiovasculaire, fonction digestive – mais également des études génétiques et moléculaires – fonction de la protéine CFTR – des études écologiques – fonction de la TTX – et des études paléontologiques – fonction des gastrolithes. Ils permettent d'appréhender ce à quoi des biologistes attribuent, ou pas, une fonction, et quels sont les critères pris en compte pour cette attribution, critères qui définissent ainsi le régime de la preuve de la fonction. Dans ce processus d'attribution de fonction, il convient de cerner le rôle épistémologique que joue le postulat téléonomique, et la valeur explicative qui lui est attribuée. Enfin, ces exemples permettent de préciser les contours de la valeur explicative de la fonction, une fois attribuée.

Les exemples étudiés permettent de voir que les biologistes sont amenés à attribuer des fonctions à des traits de nature très variée. Nous pouvons qualifier ces traits de « porteurs de fonctions » au sens où les biologistes associent à ces traits des propriétés qualifiées de fonction. Ces porteurs de fonction peuvent être des structures de natures diverses : organes et parties d'organes (cœurs, valvule cardiaque), molécules (TTX, CFRT), gène codant pour une protéine (*cftr*), cellules (cellule musculaire cardiaque), tissu (épithélium bronchique), plumes, mais également à des processus (la contraction cardiaque, la vasodilatation coronaire, le potentiel d'action cardiaque, le flux d'ion chlore, l'inhibition d'un canal sodique, etc.). Une fonction peut même être attribuée à une caractéristique particulière d'un tel processus, comme l'intensité de la contraction cardiaque, la

durée du potentiel d'action... Terminologiquement, pour désigner ces caractéristiques, les physiologistes utilisent généralement le terme « propriétés », alors que, dans la littérature philosophique, les fonctions sont associées à des « traits ». Ce que montre une analyse terminologique comparée, c'est qu'en sciences biologiques, le terme « trait » est utilisé par les biologistes évolutionnistes, alors que les physiologistes parlent habituellement de « propriétés » (par exemple, les propriétés contractiles d'un muscle). L'analyse de l'occurrence des termes « *trait(s)* » et « *property(ies)* » dans les titres et les résumés des articles publiés entre le 1^{er} janvier 2016 et le 26 juin 2017 dans *The Journal of Physiology* et *The Journal of General Physiology*, d'une part, et dans *the Journal of Evolutionary Biology*, d'autre part, montre que le ratio terminologique « *trait/property* » était à peu près inverse dans les 2 journaux de physiologie (0,026) et dans le journal de biologie de l'évolution (13,38). Cela illustre le fait, déjà souligné dans l'introduction, que la physiologie et la biologie de l'évolution ont développé leur propre pratique scientifique, y compris leur propre usage terminologique. Les physiologistes utilisent le terme de « propriétés » dans le sens général de « qualité », « attributs propres à un corps particulier qui peuvent déterminer sa manière d'agir ou de réagir dans des conditions précises »⁷¹. Une équivalence terminologique est celle de « faculté », terme qui figure dans la définition de la physiologie donnée par Fernel. La traduction française du XVII^e siècle de cette définition dit en effet que la fonction « *explique entièrement la nature de l'homme sain, toutes ses facultez et ses fonctions* » (Fernel, 2001), qui rend l'expression latine de Fernel « *hominis integre sani naturam, omnes illius vires functionesque persequitur* » (Fernel, 1554). Du point de vue de la physiologie, qui est l'angle que nous avons choisi, l'usage du terme « propriété » n'est donc pas anodin pour la compréhension du concept de fonction. En effet, la dualité terminologique et conceptuelle propriété/fonction est au cœur de la notion de fonction en physiologie, et en est un élément persistant. « Trait » et « propriété » ne sont pas strictement similaires. Par exemple, les

⁷¹ Définitions tirées du *Trésor de la langue Française informatisé*, <http://www.atilf.fr/tlfi>, ATILF - CNRS & Université de Lorraine.

physiologistes attribuent une fonction au « cœur pompant », que l'on peut qualifier de trait. Mais le qualificatif de fonction n'est pas attribué au cœur ; il est attribué à la propriété de pomper. En d'autres termes, le trait « a » la fonction – il est le porteur de fonction – alors que la propriété « est » la fonction. Par exemple, dans le cas du cœur, un cœur artificiel est un trait différent d'un cœur biologique. Or il a la même fonction – pour autant qu'il soit efficace. Tout l'objet des tentatives de mise au point d'un cœur artificiel est justement de produire un artéfact qui remplisse les fonctions que Harvey a assigné au cœur. Cette distinction entre « trait » et « propriété » est importante, notamment en ce qui concerne la question de la valeur explicative étiologique. S'agit-il d'expliquer l'origine de la fonction par elle-même, ou de l'origine du trait par sa fonction ?

Avant d'aborder la question de la valeur explicative de la fonction, il convient de préciser la relation existante entre « propriété » et « fonction ». Comme nous venons de le voir, une fonction s'attribue à une propriété d'un trait (celui-ci pouvant être une partie ou un processus). Par exemple, Denis Noble attribue à la durée (propriété) du potentiel d'action cardiaque (trait) la fonction d'éviter une contraction tétanique. Cependant, les physiologistes n'attribuent pas à toute propriété une fonction. Pour reprendre un exemple classique, un cœur battant a la propriété de générer un bruit à l'auscultation, mais les physiologistes ne qualifient pas pour autant cette propriété de fonction. L'attribution de fonction repose sur un postulat téléonomique, une action en vue d'un « but » rattaché à l'existence de l'organisme. Dans ce postulat, il est inutile de préciser en quoi consiste précisément ce but, ni même ce que l'on entend par « existence » de l'organisme. Cette existence peut être le maintien en vie d'un individu, ou sa capacité à se reproduire. Ceci n'exclut pas des oppositions entre les buts propres de chaque fonction (par exemple, entre le fait de prolonger son existence et le fait de se reproduire). En termes de postulat, la notion d'existence de l'organisme renvoie à une notion très générale de persistance, entendue de manière très large (par exemple, cette persistance peut passer par la mort de l'individu, par des remaniements profonds lors de métamorphose, par la persistance sous forme de spores, ou de gamètes, etc.), dans la mesure où une continuité peut être identifiée entre les différents modes ou formes d'organisation que peut

prendre l'organisme. C'est à partir de ce postulat d'une téléonomie du système biologique étudié que s'articule l'attribution de fonction au sein de ce système. C'est le raisonnement suivi par Harvey pour qualifier l'action du cœur de fonction ; c'est également vrai pour les fonctions présumées des gastrolithes des autruches, de la TTX des animaux marins et amphibiens, et de la protéine CFTR. Knut Schmidt-Nielsen formule ce postulat dans l'introduction de son manuel de référence de physiologie animale (Schmidt-Nielsen, 1998) :

« En étudiant l'adaptation de l'animal à son milieu, on est conduit à voir ce qui est bon pour lui [...] nous nous posons tous les mêmes questions : pourquoi ? Est-ce favorable pour l'animal ? » (pp.2-3)

Dans la démarche d'investigation scientifique, la fonction est une hypothèse, qui peut être formulée de la manière suivante : une propriété d'un trait donné est-elle « favorable à l'organisme » ? Cette formulation générale recouvre plusieurs types de questions, qui requièrent des méthodes d'investigation propres. Elle inclut l'identification du trait et de ses propriétés, des mécanismes qui sous-tendent ces propriétés, en quoi ces propriétés peuvent être favorables à l'organisme, et par quels mécanismes. Étudier une fonction, ce n'est pas seulement répondre à la question « How does it work ? », mais aussi à la question « How can it help ?⁷² » (Roux, 2014). Dans ce processus d'investigation, la démonstration empirique est en constante relation avec le postulat téléonomique. Au fur et à mesure que se construit l'investigation empirique en référence à ce postulat, ce postulat téléonomique lui-même se précise, et définit la fonction lorsqu'il est mécaniquement expliqué par les propriétés du trait porteur de fonction. Ainsi, Harvey, partant

⁷² Cette manière de formuler la question de la fonction est reprise d'une intervention lors d'une session du congrès de l'International Union of the Physiological Societies », qui s'est tenu à Birmingham en 2013. Après une communication orale portant sur les mécanismes de la réactivité vasculaire en réponse contraintes mécaniques dues aux variations de flux sanguin, le modérateur a posé la question suivante : « *What's the function ? How can it help ?* ».

du principe, formulé avant lui, que la nutrition des différentes parties du corps est « favorable à l'organisme », et que le sang véhicule les principes nutritifs, réinterprète les mécanismes de la circulation sanguine qu'il a mis mécaniquement en évidence et, sur cette base, leur attribue une nouvelle fonction. Dans la question de l'attribution de fonction(s) à la TTX, le postulat téléonomique, exprimé sous la forme du rapport bénéfice/cout, permet de formuler, compte tenu des effets de la toxine (toxicité, attractivité sexuelle) différentes hypothèses de fonction – défensives, offensives, relationnelles. Dans ce cas, la démonstration empirique de l'hypothèse de fonction repose sur la mise en évidence du caractère « favorable » à l'organisme. Par exemple, attribuer une fonction défensive à la TTX requiert de mettre empiriquement en évidence que sa présence diminue le risque d'être consommé par un prédateur, démonstration qui, selon les auteurs, fait pour l'heure défaut. Pour les gastrolithes, l'établissement de la fonction supposée de meule gastrique repose sur l'étude des propriétés des pierres d'estomac nécessaires à l'action de meule, ainsi que sur le postulat que cette action de meule gastrique est « favorable à l'organisme » parce qu'elle lui permet la digestion des aliments. C'est la mise en évidence d'une incompatibilité entre les propriétés des gastrolithes fossiles et les propriétés requises pour une action de meule qui amène les auteurs à ne pas attribuer aux gastrolithes de dinosaures sauropodes une telle fonction. La justification de l'attribution d'une fonction donnée repose donc sur la mise en évidence empirique, de type mécaniste, des propriétés d'un trait donné présent dans un système, de l'action, ou effet, de ces propriétés sur l'état de ce système, et sur le fait que cet état est « favorable à organisme ». Ce postulat téléonomique a une dimension heuristique fondamentale, dans la mesure où il détermine la manière dont le problème biologique est posé, comme l'a formulé Schmidt-Nielsen dans la citation précédente. On peut illustrer ce fait par l'exemple d'une autre fonction possible des gastrolithes. Outre chez les Oiseaux, on en trouve en effet chez plusieurs Tétrapodes aquatiques. Les biologistes se sont posé la question d'une éventuelle fonction de ballast pour ces gastrolithes. En effet, en augmentant la densité corporelle de l'animal, ils pourraient contribuer au contrôle de la flottabilité (Taylor, 1994; Wings, 2007). La densité des pierres étant supérieure à la densité

moyenne des tissus biologiques, le fait que leur ingestion ait pour « action » d'augmenter leur densité corporelle moyenne est trivial. La question de la « fonction » va donc au-delà de cette trivialité. Mais, en absence de postulat téléonomique, il n'est pas possible de formuler la question de la « fonction » de ces gastrolithes. Mettre en évidence une fonction donnée – par exemple, pour les gastrolithes, la fonction de ballast – inclut de mettre en évidence que ces gastrolithes contribuent de manière significative et positive à la flottabilité des Tétrapodes aquatiques (Wings, 2007). Cependant, la seule mise en évidence empirique de l'effet bénéfique de la présence d'un trait ne suffit pas pour attribuer une fonction. Il faut en outre déterminer par quels mécanismes ce trait produit cet effet bénéfique. Par exemple, la fréquence élevée d'allèles mutés du gène *cftr* dans les populations d'origine européenne permet d'en déduire que la présence des deux allèles, muté et non muté, chez un individu procure à celui-ci un bénéfice, bénéfice formulable sous forme de *fitness*. Si cette mise en évidence empirique permet de postuler une fonction à l'hétérozygotie du gène *cftr*, elle ne permet de rien dire sur ce qu'est cette fonction. L'identification du caractère favorable d'un trait, en tant que tel, ne dit rien de sa fonction. Autrement dit, une fois le postulat téléonomique posé, l'administration de la preuve de l'attribution de fonction repose sur l'identification d'un réseau de relations de type mécaniste dont l'identification repose sur l'investigation empirique du système biologique étudié, et qui permet de relier causalement les propriétés du trait étudié et l'état « favorable » de ce système. « L'étude des facultés et des fonctions », qui définit, au sens large, la physiologie, est l'identification de ces relations causales, et ce sont ces relations causales qui fondent la valeur explicative de la fonction, une fois celle-ci attribuée.

La fonction est donc chargée d'une valeur explicative mécaniste du postulat téléonomique. Toutefois, si l'hypothèse de la fonction requiert le postulat téléonomique, le régime de la preuve de l'attribution de fonction, basé sur l'investigation d'un réseau de relations causales mécanistes au sein d'un système biologique, ne fait pas intervenir ce postulat, y compris dans la mise en évidence de l'effet bénéfique. Ainsi, la contribution du postulat téléonomique à la valeur explicative de la

fonction, une fois celle-ci attribuée, n'est pas causale. Comme le dit Harvey, l'identification d'une fonction « rend clair ce qui était obscur » (Harvey, 1628) (chap. 16). L'énoncé téléonomique est requis pour l'intelligibilité des systèmes biologiques. Cependant, sa contribution explicative ne réside pas dans un énoncé causal de type finaliste, mais dans la manière dont il structure l'explication mécaniste qui, en elle-même, est exempte de causalité finaliste. Le postulat téléonomique est un réquisit de compréhensibilité comme *explanandum*, non comme *explanans*. Ainsi, Noble peut-il reprendre une formulation harveyienne en termes de « *purpose* » sans pour autant attribuer une valeur explicative causale à ce mot. Ceci pose la question de savoir pourquoi la compréhensibilité d'un processus biologique requiert un postulat téléonomique. Ce point est discuté dans le chapitre 3.

Toutefois, en termes de valeur explicative, le principe téléologique « *Natura nihil frustra facit* » évoqué par Harvey⁷³ peut être interprété comme un principe explicatif de l'origine des traits. La fonction attribuée, participant à la réalisation de ce but, semble alors avoir une valeur explicative de l'origine du trait. C'est ce que semble montrer les formulations de Harvey et de Fernel sur le fait que le cœur est présent pour accomplir une certaine tâche, citées précédemment. La question de la valeur explicative de la fonction quant à l'origine du trait – ce que nous appelons la valeur explicative étiologique de la fonction – est une pierre d'achoppement des différentes théories de la fonction. Ce point est notamment abordé dans le chapitre 2. Cette question peut elle-même être décomposée en deux questionnements distincts. D'une part, la question est de savoir si l'objectif de l'attribution de fonction est l'explication de la présence du trait. Il s'agit là de savoir quel est l'objectif de recherche du biologiste. Ce que montrent les exemples étudiés est que la réponse n'est pas univoque. Dans certains cas, l'étude des fonctions s'inscrit dans un objectif de compréhension des mécanismes à l'œuvre dans un organisme. L'attribution de fonction s'inscrit alors dans un questionnement que l'on peut qualifier de systémique. C'est en réalité le cas des travaux de Harvey.

⁷³ « *Sic natura perfecta et divina nihil faciens frustra...* » (p 69)

Malgré quelques formules à connotation étiologique renvoyant à la « Nature » comme principe créateur, l'objet de l'étude de Harvey, et les raisons qui l'ont amené à rédiger son livre, qu'il expose dans la préface et dans le chapitre 1 de son ouvrage, sont explicitement systémiques : rendre les mouvements du cœur compréhensibles. Son objectif est d'exposer comment les choses fonctionnent, et non pas d'expliquer l'origine du cœur et des vaisseaux ; c'est également le cas de l'ensemble des exemples analysés précédemment relatifs à la fonction cardiovasculaire, travaux de recherche et manuels de biologie. Pour la fonction des gastrolithes par contre, bien que la (non-)attribution de fonction de meule gastrique relève d'une méthodologie systémique, les auteurs, dans la conclusion de leur article, confère explicitement une valeur explicative étiologique à la fonction. C'est également le cas, quoique de manière moins centrale et moins explicite, de l'étude des fonctions de la toxine TTX. Enfin, pour ce qui est de la protéine CFTR, deux types d'études distinctes existent, les unes portant sur le rôle systémique de la protéine (le rôle de la protéine dans les fonctions épithéliales et l'impact de formes mutées) (Elborn, 2017; Hwang et al., 2018; Saint-Criq & Gray, 2017; Sheppard & Welsh, 1999), les autres portant sur la valeur explicative étiologique de l'hétérozygotie des formes normales et mutées du gène *cftr* (Lubinsky, 2013; Poolman & Galvani, 2007). Cependant, le concept de fonction est commun à ces différents types d'études. Ce qui les distingue, c'est le contexte dans lequel l'attribution de fonction est entreprise. L'argument du rapport bénéfice/cout, exposé à propos des fonctions de la TTX, s'interprète dans un contexte évolutionniste, où chaque fonction confère une *fitness* positive aux organismes qui la possèdent. Dans les exemples cités, cette *fitness* est identifiée soit de manière empirique par la fréquence de l'allèle muté dans la population (*cftr*), soit de manière plus théorique, par l'argument du rapport cout/bénéfice (TTX). Néanmoins, du strict point de vue du postulat de fonction, et de la structure de l'attribution de fonction, l'argument à priori du ratio bénéfice/cout, en tant que postulat préalable à l'attribution de fonction, joue le même rôle heuristique que le postulat de Harvey « *Natura nihil frustra facit* » et, en termes de contenu, est équivalent. Dans le cas des études de type étiologique, la fonction, une fois attribuée, peut être intégrée dans une hypothèse évolutive dans

laquelle la valeur adaptative du porteur de fonction, du fait de la fonction, permet d'expliquer l'origine évolutive du porteur de fonction. C'est ce schème explicatif qui intègre la fonction attribuée dans l'étude sur l'origine des gastrolithes. La raison pour laquelle il est nécessaire de proposer une autre hypothèse quant à l'origine des gastrolithes des dinosaures sauropodes est que l'étude systématique amène à conclure à l'absence de fonction de meule gastrique. Cela ruine l'hypothèse étiologique fondée sur cette hypothèse de fonction, et amène donc à formuler d'autres hypothèses étiologiques, dont certaines, mais pas toutes (ingestion accidentelle, ingestion pathologique), reposent sur l'hypothèse d'une autre fonction (l'apport en sels minéraux). Dans ce schème explicatif étiologique, l'hypothèse étiologique est fondée sur une théorie étiologique – la théorie de l'évolution par sélection naturelle – qui n'intervient pas dans l'analyse systématique et l'attribution de fonction. De plus, comme le montre les travaux portant sur l'explication de l'origine des plumes, la reconstitution de l'histoire évolutive de ce trait fait intervenir tout un ensemble d'hypothèses de fonctions diverses, qui, une fois validées individuellement par une approche systématique⁷⁴, peuvent ensuite être intégrées dans une hypothèse d'évolution historique des plumes qui, pour être cohérente, requiert d'intégrer de nombreuses autres hypothèses indépendantes de l'attribution des fonctions – par exemple, les liens phylétiques entre les différents animaux porteurs de plumes. Dans ces études portant sur l'explication de l'origine d'un trait porteur de fonction, il n'y a pas de déduction de nature logique entre la fonction attribuée et l'origine du trait porteur de fonction. La valeur explicative étiologique de la fonction attribuée dépend d'un schème explicatif général, et c'est de ce schème explicatif, et non pas de la fonction attribuée en tant que telle, que

⁷⁴ Certes, la validation empirique de l'hypothèse systématique sur des formes fossiles ne peut pas être faite directement. C'est par un raisonnement par analogie que le paléontologue peut valider l'hypothèse d'une fonction. Ceci requiert une méthodologie propre aux études paléontologiques ; mais la validité du raisonnement par analogie repose sur le transfert du concept de fonction. Ces fonctions sont donc paléontologiquement identifiées, mais, du fait de l'analogie, conceptuellement, systématiques.

dépend la validité de l'explication étiologique du trait porteur de fonction. Par contre, la validité de la fonction attribuée ne dépend pas de ce schème explicatif.

Concernant la valeur explicative supposée de la fonction attribuée quant à l'origine du trait porteur de fonction, le deuxième point à préciser est ce que l'on entend par origine du trait. Il ne s'agit pas des processus développementaux, comportementaux, qui font que le trait est présent dans l'organisme, mais de l'origine de ces processus. Par exemple, la valeur explicative de la fonction de meule des aliments des gastrolithes des Oiseaux et des dents des Mammifères ne porte pas sur les mécanismes de la lithophagie ou du développement et de la croissance des dents. Il en est de même pour ce qui est de l'origine de la TTX. L'attribution de fonctions à la TTX se fait indépendamment des mécanismes à l'origine de la présence de la TTX dans l'organisme (production endogène, bioaccumulation) et la fonction attribuée ne produit aucune hypothèse relative à cette origine. Autrement dit, si l'attribution de fonction relève d'une analyse systémique, la valeur explicative étiologique de la fonction – si on lui accorde une telle valeur – ne porte pas sur les mécanismes systémiques responsables de la présence du trait porteur de fonction dans le système. Cette valeur explicative étiologique relève d'un deuxième niveau, l'origine des mécanismes systémiques à l'origine du trait porteur de fonction. L'existence de deux niveaux quant à l'origine des traits porteurs de fonctions – que l'on peut appeler l'origine systémique et l'origine métasystémique – est un point très important, qui est analysé plus en détail dans le chapitre 3. L'origine systémique concerne les mécanismes à l'œuvre dans le système biologique et responsables de la présence du trait porteur de fonction, par exemple la morphogenèse cardiovasculaire ou la lithophagie ; l'origine métasystémique concerne les mécanismes à l'origine de ces mécanismes systémiques, et du système dans la globalité. Ces deux types de mécanismes peuvent être causalement interdépendants – ce que l'on appelle Évo-Devo (évolution et développement) – mais sont épistémologiquement distincts. Une autre terminologie a été proposée par A. Ariew, « morphologie fonctionnelle » (*“functional morphology”*) et « explications évolutionnistes » (*“evolutionary explanations”*), qui correspond à la même distinction (Ariew, 2003). Nous préférons

pour ce travail la terminologie de causalités (ou explications) « systémique » et « métasystème », d'une part pour marquer la relation explicative entre les deux – l'explication métasystème étant l'explication de l'existence des processus systémiques –, d'autre part pour indiquer que ce type d'explication n'est pas épistémologiquement dépendant de la théorie de l'évolution.

Chapitre 2. Les différentes théories de la fonction

L'objectif de ce chapitre est de présenter les différentes approches philosophiques de la notion de fonction, et de voir en quoi elles permettent de rendre compte du concept de fonction utilisé par les biologistes eux-mêmes, et en particulier les physiologistes. Fondamentalement, nous l'avons vu dans l'introduction, le problème philosophique que pose le concept de fonction peut être décomposé en deux questions distinctes, au sens où elles ne requièrent pas nécessairement une réponse commune :

- la dimension téléonomique de la fonction, du fait que les systèmes biologiques semblent dépendre d'un but qui en détermine le comportement ;
- la dimension explicative étiologique de la fonction, c'est-à-dire le fait que la fonction puisse expliquer par son effet pourquoi elle existe.

Le concept de cause finale, selon lequel l'aboutissement d'un processus en est également la cause, apporte une réponse unique à cette question. Mais l'abandon de la finalité causale disjoint ces deux questions, et l'émergence de la théorie de l'évolution en tant que théorie scientifiquement acceptable de l'existence des êtres vivants oblige à reformuler la question de la finalité. Il ne s'agit plus de discuter de la légitimité d'une causalité supranaturelle, mais d'analyser comment s'articulent différents modes de causalité naturelle dans le concept de fonction. Les différentes théories de la fonction peuvent être classées en fonction de la manière dont elles abordent ces questions et des réponses qu'elles y apportent. Nous avons par conséquent choisi de regrouper les différentes approches philosophiques de la fonction dans les grandes catégories suivantes, classification qui se fonde d'abord sur la manière dont la question est abordée, et, dans un second temps, sur les types de réponses qu'elles proposent :

Les approches analytiques et logiques : historiquement, ce sont les approches les plus anciennes. Leur objectif est, à partir de l'analyse des processus à l'œuvre dans les systèmes biologiques, de les

décrire en termes physicochimiques et de les ramener à des combinaisons de relations causales simples, à partir desquelles peuvent être logiquement inférées des propriétés spécifiques de ces systèmes. Dans cette approche, les réponses à la question de la finalité apparente des organismes vivants comme à celle de l'explication de l'origine des fonctions par leurs effets systémiques ne sont considérées comme philosophiquement acceptables que si elles peuvent être exprimées sous la forme de relations causales réductibles aux principes nomologiques physicochimiques et aux règles de la logique. Ces approches ont abordé séparément les questions téléologiques et étiologiques, auxquelles elles ont apporté des réponses différentes.

Les approches étiologiques : ces approches considèrent que le concept de fonction est par nature étiologique, et qu'une théorie philosophique de la question doit apporter une réponse cohérente et unique aux questions des dimensions étiologiques et téléologiques de la fonction. Selon ces approches, les dimensions étiologiques et téléologiques de la fonction ne sont que les deux pendants d'une même question dont la réponse relève d'une même légitimation. Nous regroupons dans cette catégorie deux approches diamétralement différentes dans la réponse qu'elles apportent à cette question. Les théories téléologiques-sélectionnistes, s'appuyant sur la dimension épistémologique de la sélection naturelle – sa capacité à « naturaliser le *telos* » – s'appuient sur les processus sélectifs historiquement responsables de l'existence des êtres vivants pour légitimer en même temps la dimension normative et la dimension étiologique de la fonction. Dans une approche fondamentalement différente, mais qui entend fournir une réponse aux mêmes questions, l'approche organisationnelle de la fonction s'appuie sur les propriétés organisationnelles particulières des systèmes biologiques pour légitimer téléologie et étiologie de la fonction. Ces deux approches s'appuient sur des principes différents – les principes des processus évolutifs sélectifs pour les approches sélectionnistes, les principes des processus systémiques pour les approches organisationnelles. Néanmoins, elles partagent le fait, d'une part, qu'une théorie philosophique de la fonction doit rendre compte de sa dimension explicative étiologique et, d'autre part, que les dimensions téléologique et étiologique de la fonction relèvent d'une seule et même légitimation. Ce

faisant, elles conservent la logique explicative de la causalité finale, selon laquelle l'aboutissement d'un processus est en même temps le but vers lequel il tend et qui le détermine.

Les approches systémiques et dispositionnelles : ces approches se distinguent des approches étiologiques en ce qu'elles considèrent qu'une théorie philosophique de la fonction n'a pas pour objet de rendre compte de la prétendue dimension explicative étiologique de la fonction. Pour les partisans de ces approches, les énoncés explicatifs étiologiques relèvent de la biologie de l'évolution, et, même s'ils incorporent le concept de fonction, celui-ci est épistémologiquement indépendant de ce type d'énoncés et des théories au sein desquelles ils sont formulés. L'objectif de ces approches philosophiques est de rendre compte de la valeur explicative systémique de la fonction et de sa valeur heuristique en tant que concept utilisé par les biologistes dans l'investigation des mécanismes de fonctionnement des systèmes biologiques. Comme l'approche organisationnelle, les approches systémiques et dispositionnelles s'appuient sur les propriétés systémiques des êtres vivants, mais diffèrent dans la question à laquelle elles entendent apporter une réponse.

On voit donc que les différentes théories philosophiques de la fonction divergent quant aux types de questions auxquelles elles veulent apporter une réponse. Cela signifie qu'elles s'appuient en réalité sur des représentations différentes du concept de fonction. En d'autres termes, chaque approche de la fonction repose sur un *a priori* normatif du concept de fonction. Ce qui oppose les approches étiologiques et systémiques de la fonction est avant tout ce qu'est censé être ce concept de fonction pour les biologistes ; pour les premiers, il est fondamentalement étiologique, alors qu'il ne l'est pas pour les seconds. Or, la seule manière de trancher ce débat est d'analyser ce concept du point de vue du biologiste, ce que nous avons fait dans le chapitre 1, en prenant le point de vue du physiologiste. Conceptuellement, la notion de fonction telle qu'elle est utilisée par les physiologistes, et, par extension, par les biologistes couverts par « l'ombrelle » de la physiologie, se caractérise par quelques points clés qui sont :

– le postulat d’une téléologie apparente, ou téléonomie, qui fonde la normalité du système, et la valeur heuristique propre que ce postulat a pour l’identification des fonctions ;

– le fait que, dans un système soumis à cette normalité, attribuer une fonction consiste, à partir des propriétés systémiques, à répondre à la question de savoir en quoi une propriété d’une entité constitutive de ce système contribue au fonctionnement du système ;

– le fait que, une fois attribuée sur la base de propriétés systémiques, la fonction peut expliquer l’origine métasystémique – et non systémique – de cette entité et de ces propriétés.

Par conséquent, dans la présentation des principales approches philosophiques de la fonction, outre l’exposé de la structure de ces différentes approches et des critiques qui leur sont généralement faites, nous analyserons en quoi elles sont en adéquation avec le concept de fonction dont nous venons de résumer les principales caractéristiques.

1. Les approches analytiques et logiques

Comme nous l’avons vu brièvement au chapitre introductif, les études philosophiques sur le concept de fonction ont commencé à la fin des années 1950 et au début des années 1960, avec la publication des travaux de Carl Hempel et d’Ernest Nagel (Hempel, 1965; E. Nagel, 1961). Elles sont classiquement groupées sous le terme d’approche nomologique-déductive (D. Buller, 1999; Gayon, 2010; Saborido, 2012), mais l’expression ne rend qu’imparfaitement compte de l’objectif et de la méthode de ces auteurs. En effet, ces travaux ont deux objectifs : d’une part, étudier la signification et la validité de la dimension téléologique de la fonction et, plus largement, des organismes vivants ; d’autre part, de tenter de rendre compte de la dimension explicative étimologique de la fonction par une approche nomologique-déductive. Cette dernière ne constitue donc qu’une partie des travaux de Hempel et Nagel, qui sont avant tout fondés, comme l’indiquent les titres de leurs publications, sur l’étude de l’analyse fonctionnelle des systèmes biologiques et de la logique des explications qu’elle produit.

Toutefois, avant d'aborder les travaux de Hempel et Nagel, nous présenterons les travaux antérieurs de Gerd Sommerhoff, auxquels Hempel et Nagel font tous deux référence (Sommerhoff, 1950). Sommerhoff, même s'il n'a pas traité directement du concept de fonction au sens biologique du mot, a eu le mérite de tenter de rendre compte de « la finalité apparente des processus vitaux » (p. 5) sur la base des propriétés organisationnelles des êtres vivants analysées en termes strictement non finalistes. C'est sur la formulation de Sommerhoff des propriétés relationnelles caractérisant les processus dirigés vers un but (*goal-directedness*) que se base aussi Christopher Boorse pour sa définition de la fonction comme action dirigée vers un but (Boorse, 1976). Les travaux de Sommerhoff, bien qu'ils n'aient pas explicitement traité de la question des fonctions biologiques, ont été intégrés dans différentes théories des fonctions biologiques, parce qu'ils proposaient une légitimation non finaliste du postulat téléonomique fondée sur l'analyse des propriétés organisationnelles des systèmes vivants. Ceci justifie qu'ils soient présentés dans ce chapitre.

1.a. Sommerhoff et la question téléologique : variable coenétique et corrélation directive

Dans son ouvrage publié en 1950 aux presses universitaires d'Oxford et intitulé « *Analytical biology* », Gerd Sommerhoff se donne comme tâche de répondre aux questions posées par l'organisation particulière propre aux organismes vivants, et déjà noté par Aristote, qui apparaissent correctement agencés de manière directive (Sommerhoff, 1950). Ces notions d'agencement (« *orderliness* ») et de directivité (« *directiveness* ») sont-elles réductibles à des principes physiques ? Est-il possible d'en proposer une mesure mathématique ? Comment sont-elles reliées à l'ordre thermodynamique et à l'entropie ? C'est à ces questions que tente de répondre Sommerhoff, en partant de la supposition qu'un organisme et son environnement peuvent être considérés comme des systèmes physiques dont l'état peut être à tout moment, au moins en principe, décrits en termes de variables physiques. L'objectif de Sommerhoff est de trouver une manière de formuler l'apparente finalité (« *apparent purposiveness* ») des processus vitaux en termes scientifiquement acceptables, c'est-à-dire sans faire rentrer en ligne de compte la notion de finalité, mais uniquement

en faisant appel aux principes de la causalité efficiente appliqués aux processus systémiques. De plus, considérant que la seule forme acceptable d'un énoncé scientifique est la formulation mathématique de relations entre variables physiques, il exprime les résultats de l'analyse des processus systémiques « *en termes de relations mathématiques exactes entre variables quantitatives, exposant ainsi les fondements objectifs que l'apparente finalité de la vie a dans l'univers de la physique* » (p 15). Selon Sommerhoff, la finalité d'évènements naturels a une base objective dans le temps et dans l'espace, et peut être regardée comme une propriété physique, et ce indépendamment des processus à l'origine des êtres vivants.

Les travaux de Sommerhoff souffrent d'un certain nombre de défauts. Tout d'abord, Sommerhoff précise que son formalisme physicomathématique n'est ni quantitatif ni prédictif. Ceci fait que ce formalisme mathématique peut apparaître plus comme un habillage apparemment physicomathématique qui confère une apparence d'objectivité dont la valeur démonstrative, par rapport à une formulation en langage non formalisé, demeure douteuse, voire trompeuse ; en tout cas, il ne facilite pas la compréhension du propos qui demeure souvent obscur. De plus, les considérations à la fin de l'ouvrage sur « l'objectivisation du progrès biologique », incluant la supériorité du christianisme sur les croyances en les « divinités locales », et l'existence d'un contenu factuel dans les énoncés sur l'existence de Dieu, sont pour le moins surprenantes et hors du propos initial. Néanmoins, la démarche de Sommerhoff présente un intérêt philosophique propre dans sa manière d'aborder la question de la téléologie des êtres vivants, et un intérêt historique dans la mesure où il a influencé les conceptions de Nagel et de Hempel (Woodfield, 1976), et plus tard celles de Boorse. Sans entrer dans un exposé détaillé et une étude critique du travail de Sommerhoff, il est intéressant de voir comment Sommerhoff a abordé la question de la téléologie apparente des êtres vivants.

Considérant que l'apparente finalité des êtres vivants est une caractéristique qui leur est propre, Sommerhoff a pour objectif de légitimer cette singularité épistémologique à partir de

propriétés systémiques exprimables dans le langage physicomathématique des sciences naturelles, physiques et chimiques. Il y a dans cet objectif trois caractéristiques importantes pour la notion de fonction en sciences de la vie. Premièrement, l'apparente finalité des êtres vivants est considérée comme une question philosophique propre, indépendamment de toute considération étiologique. La question n'est pas de légitimer l'explication de la présence d'un trait par son effet, mais de légitimer le fait de considérer un système comme dirigé vers un but. Deuxièmement, cette légitimation se fonde sur les caractéristiques systémiques des êtres vivants telles que l'analyse des processus biologiques permet de les identifier, indépendamment de toute référence à la théorie de l'évolution et à l'origine de ces systèmes. Il s'agit de légitimer le fait, souligné par Goblot, qu'un physiologiste se doit d'être finaliste, faute de quoi il n'est pas physiologiste, en référence à sa méthodologie propre, l'analyse fonctionnelle des systèmes biologiques. Enfin, dans son recours au formalisme physicomathématique, Sommerhoff ne cherche pas à subsumer les spécificités des êtres vivants sous des lois plus générales applicables aux systèmes biologiques et non biologiques ; il cherche au contraire à saisir la singularité des êtres vivants tout en l'exprimant dans un langage qui ne lui soit pas spécifique. En effet, selon Sommerhoff, la plupart des concepts utilisés dans les sciences du vivant pour décrire les processus vitaux et la structure des êtres vivants tels que « adaptation », « coordination », « coopération », « régulation », « intégration », « organisation » partagent une même référence finaliste et sont, au minimum, « quasi-téléologiques ». Il est impossible d'enlever à ces concepts cette référence à un but futur sans modifier la signification profonde de ces concepts. Par exemple, selon Sommerhoff, l'énoncé qu'un animal est adapté à son environnement, privé de toute référence à un objectif futur à laquelle cette adaptation fait référence, n'est rien de plus que l'affirmation triviale que l'animal et l'environnement existent, et que le premier est vivant dans le second. Le fait que ces concepts doivent être entendus dans un sens métaphorique – ne renvoyant pas à une vraie cause finale – ne résout pas le problème car cela ne fait que rendre plus vague la signification de ces termes. Le constat de Sommerhoff est confirmé par l'analyse de la littérature scientifique où, nous l'avons montré, les énoncés « quasi-

téléologiques » abondent. En s'imposant comme règle de reformuler la téléologie apparente des êtres vivants dans un langage physicomathématique, Sommerhoff cherche une manière d'échapper à la charge finaliste, même métaphorique, de ces concepts pour formuler la singularité des processus biologiques. En ce sens, la tentative de Sommerhoff est philosophiquement cohérente et, au vu de l'usage que font les biologistes de ces termes quasi-téléologiques, parfaitement justifiée. Il s'agit de légitimer la valeur finaliste métaphorique de ces concepts, dont Sommerhoff reconnaît la valeur heuristique propre – elle permet à un énoncé d'échapper à la trivialité – en décrivant en termes non finalistes les processus à l'origine des comportements apparemment finalistes.

La notion de but (*goal*) suppose que l'action a comme conséquence un état donné du système, qui confère à l'action une dimension supplémentaire, que l'on retrouve dans le concept de fonction, comme nous l'avons vu au chapitre précédent. Dans cette relation entre l'action et ses conséquences, Sommerhoff distingue l'efficacité (*efficiency*) de l'adéquation (*appropriateness*) et de l'adaptation (*adaptedness*), selon la manière dont s'effectue la corrélation entre une action, ou un comportement, et les circonstances environnementales dans lesquelles ils se déroulent.

De manière schématique, l'efficacité est l'aboutissement à l'effet désiré. Une action, ou un comportement, est efficace dans une circonstance donnée si l'occurrence conjointe de l'action et de cette circonstance a pour effet l'occurrence de l'état désiré du système. Prenant l'exemple du tireur qui vise une cible et tire, le comportement du tireur sera efficace, dans une circonstance donnée, si son tir amène la balle dans la cible.

L'adéquation est le fait que, dans des circonstances variées, le comportement est tel qu'il demeure effectif dans ces différentes circonstances. Si on reprend l'exemple balistique, l'adéquation est le fait que, lorsque la cible se déplace, le tireur déplace sa visée de telle sorte que son tir amène la balle dans la cible. Exprimée en termes de variables, l'adéquation est le fait que, pour les deux variables cible et tireur, les paramètres de chaque variable peuvent changer entre le début de la visée

et le résultat du tir, mais, à tout moment, seule une paire de paramètres pour ces deux variables assure l'efficacité du tir.

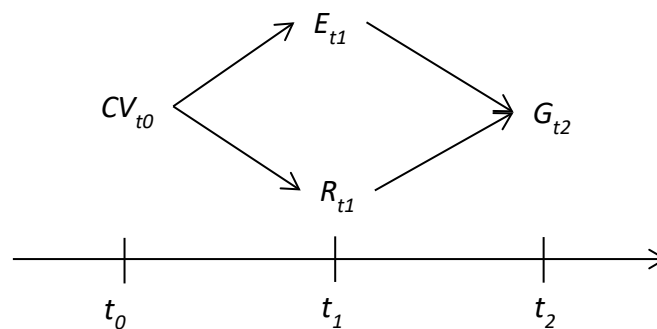
L'adaptation est, pour Sommerhoff, le fait que l'adéquation est assurée par un ensemble de processus conditionnés de telle manière qu'ils aboutissent à la réponse appropriée. Sommerhoff en donne les définitions formelles suivantes, considérant les corrélations entre des circonstances environnementales E_t et une réponse R_t relativement à un objectif G_{t2} (l'indice t indiquant le décours temporel de la corrélation entre le temps initial t_0 et le temps final t_2 , t_1 étant un temps intermédiaire (Sommerhoff, 1950) :

- « 1. The response R_{t1} is effective in relation to the environmental circumstances E_{t1} and in respect to the subsequent occurrence of the "goal" G_{t2} if the joint occurrence of R_{t1} and E_{t1} causes the subsequent occurrence of G_{t2} .
- « 2. R_{t1} is appropriate in relation to the circumstances E_{t1} and in respect to the subsequent occurrence of G_{t2} if E_{t1} is a member of a hypothetical set or ensemble of E'_{t1} , E''_{t1} , E'''_{t1} ... of possible alternative environmental circumstances while R_{t1} is the corresponding member of a correlated set of R'_{t1} , R''_{t1} , R'''_{t1} ... of possible alternative responses, each member of the later set being effective in bringing G_{t2} if and only if it occurs in conjunction with the corresponding member of the former set.
- « 3. Finally, the statement that R_{t1} is adapted to E_{t1} and in respect to G_{t2} means that the organism or mechanism causally determining R_{t1} is objectively so conditioned that if certain changed initial circumstances had caused the occurrence of any alternative member of the set E'_{t1} , E''_{t1} , E'''_{t1} ... it would in each case also have caused the occurrence of the corresponding member of the correlated set R'_{t1} , R''_{t1} , R'''_{t1} ... of appropriate responses. » (p. 50)

D'une certaine manière, l'adaptation, définie sur une base purement systémique et non évolutive – ce qui est son acception première –, est l'occurrence non accidentelle de l'adéquation (*appropriateness*). Pour reprendre l'exemple balistique, la ligne de tir du tireur est adaptée aux

mouvements de la cible si elle est appropriée au mouvement de la cible et l'aurait été si les circonstances initiales avaient été différentes.

Dans cette définition de l'adaptation, l'occurrence du « but » est la conséquence de deux relations causales simples, celles reliant R_{t1} et E_{t1} à G_{t2} . Cependant, l'occurrence de R_{t1} et E_{t1} étant simultanée, il ne peut y avoir de relation causale entre R_{t1} et E_{t1} capables d'assurer, parmi les ensembles E'_{t1} , E''_{t1} , E'''_{t1} ... et R'_{t1} , R''_{t1} , R'''_{t1} ..., la combinaison appropriée de R_{t1} et E_{t1} causalement responsable de G_{t2} . Pour assurer cette combinaison particulière, il est nécessaire de faire appel à un lien de causalité antérieur dont l'occurrence de R_{t1} et E_{t1} sont des effets parallèles. Sommerhoff appelle ce lien de causalité antérieur à R_{t1} et E_{t1} et causalement responsable de leur occurrence parallèle la variable coenétique – du grec, κοινε, ce qui est commun. La variable coenétique CV est, pour Sommerhoff, le lien causal déterminant de R_{t1} et E_{t1} à la base de l'adaptation. Le déroulement des événements peut alors être représenté par le diagramme suivant, où les flèches représentent les relations causales (p.53) :



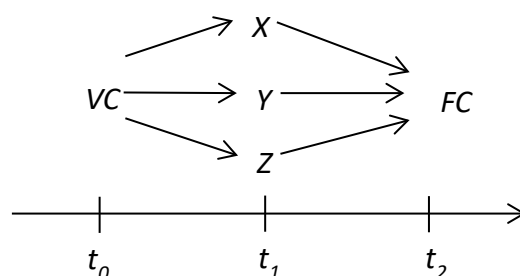
Sommerhoff complète ce schéma de relations causales par le concept de corrélation directive (« *directive correlation* »). La corrélation directive est une propriété du système qui assure que, pour toute valeur initiale de la variable coenétique CV_{t0} , les variables R_{t1} et E_{t1} prennent une paire de valeurs telles qu'elles causent l'occurrence de G_{t2} . R_{t1} et E_{t1} sont alors directivement corrélées. Sommerhoff en donne la définition formelle suivante (p.54) :

« Any event or state of affair R_{t1} occurring at time t_1 is directly correlated to a given simultaneous event or state of affair E_{t1} in respect of the subsequent occurrence of an event or state of affair G_{t2} if the physical

system of which these parts are is objectively so conditioned that there exist an event or state of affair CV_{t_0} prior to t_1 , and a set of possible alternative values of CV_{t_0} , such as

- a) under the given circumstances any variation of CV_{t_0} within this set implies variation of both R_{t_1} et E_{t_1} ;
- b) any such pair of varied values of R_{t_1} et E_{t_1} (as well as the pair of their actual values) is a pair of corresponding members of two correlated sets of possible values $R'_{t_1}, R''_{t_1}, R'''_{t_1} \dots$ and $E'_{t_1}, E''_{t_1}, E'''_{t_1} \dots$, which are such that under the circumstances all pairs of corresponding members, but no other pairs, cause the subsequent occurrence of G_{t_2} . »

Enfin, Sommerhoff nomme « condition focale » (« *focal condition* ») l'évènement vers lequel sont dirigées les relations causales, initialement dénommé G_{t_2} . Ce schéma causal peut être généralisé à tout ensemble de variables directivement corrélées. Le déroulement des évènements peut alors être représenté par le diagramme suivant, où CV est la variable coenétique, X, Y, Z plusieurs variables directivement corrélées, et FC , la condition focale, les flèches symbolisant les relations causales :



Sommerhoff introduit ensuite la notion d'indépendance épistémique (« *epistemic independence* ») des variables directivement corrélées. Ce qu'il entend par là est que, à l'instant initial, les valeurs que peuvent prendre les variables directivement corrélées ne sont pas causalement liées, et peuvent prendre des valeurs arbitraires. Elles peuvent donc être considérées, à l'instant initial, comme des variables indépendantes. Pour Sommerhoff, ce point est important car il permet de définir l'adaptation sur un ensemble de relations causales qui ne sont pas physiquement déterminées par l'état initial du système. Ce qui détermine causalement l'occurrence de FC , ce sont les variables R ,

E_t (ou, plus généralement, l'ensemble des variables X, Y, Z directement corrélées), du fait des valeurs qu'elles prennent au temps t_i . C'est la variable coenétique qui détermine les valeurs de R_t et E_t (ou X, Y, Z), telles qu'elles causent l'occurrence de FC . Cependant, dit Sommerhoff, l'occurrence de FC est causalement indépendant de CV , car, du fait de la corrélation directive, l'occurrence de FC est assurée par les variables X, Y, Z , quelle que soit la valeur initiale de CV . Reprenant son exemple balistique, Sommerhoff illustre cette propriété en disant que, bien que l'occurrence d'un tir dans la cible (FC) soit causalement dépendante de la position et du mouvement de la cible (variable E_{it}), et de la position et du mouvement de la ligne de tir (variable R_{it}), et que les valeurs de E_{it} et R_{it} , soient causalement dépendantes de CV_{i0} (la position, direction, vitesse de la cible, etc.), l'occurrence du tir dans la cible ne dépend pas (au moins dans certaines limites), des conditions initiales. Par exemple, si la cible avait initialement une position, une direction et une vitesse différentes, la balle aurait malgré tout touché la cible. En ce sens, la condition focale est indépendante de la variable coenétique. Pour Sommerhoff, la corrélation directive ainsi définie est une propriété physique qui peut exister dans un système physique clos, et permet d'expliquer l'existence de processus apparemment dirigés vers un but par des processus dénués de toute finalité causale, ce que Sommerhoff appelle « *l'illusion téléologique* » (« *the teleological fallacy* ») (p.66).

Par la notion de corrélation directive et l'indépendance épistémique des variables directement corrélées, Sommerhoff a pour objectif de distinguer le *statu quo* physique du *statu quo* physiologique ou biologique, et donc de distinguer la notion de but apparent d'un simple état stable. En effet, de nombreux systèmes physiques soumis à des perturbations tentent à revenir à un état d'équilibre, comme par exemple un pendule mis en mouvement, ou un état stable, même si celui-ci n'est pas l'équilibre thermodynamique. En faisant de la condition focale la conséquence causale de variables épistémiquement indépendantes et directement corrélées, Sommerhoff s'assure que son occurrence n'est pas réductible à un état initial particulier du système, ce qui lui permet d'établir une distinction entre les processus vitaux et non vitaux, sur la base de propriétés purement physiques. Il s'oppose en cela à la démarche d'Erwin Schrödinger et aux concepts qu'il a développé

dans son livre « *Qu'est-ce que la vie ?* », publié quelques années auparavant (Shrodinger, 1987). Alors que Shrödinger cherche à caractériser la vie en subsumant les processus vitaux sous des principes nomologiques physicochimiques généraux, Sommerhoff cherche à exprimer en termes non téléologiques la singularité des processus vitaux. Il s'oppose aux conceptions de Shrödinger – sans le citer –, critiquant le point de vue selon lequel un organisme vivant ne serait fondamentalement pas différent d'un cristal aperiodique, d'une structure cristalloïde, ou d'une molécule géante : »

« Unaware of the true nature of organizational relationships in living systems, a number of scientists have come to regard a living organism as in no essential way different from a complex and “aperiodic crystal”, “crystalloid”, or giant molecule. [...] However complex they may be, mere crystal and molecules require no nervous organization, no organizational machinery at all, because, unlike living organisms, their existence does not depend on directive correlations. They do not therefore require a certain minimum of independent causal connections. » (p.130)

Abordant la question thermodynamique, il renverse le point de vue de Shrödinger selon lequel les processus vitaux se caractérisent thermodynamiquement par le maintien dans un état de *statu quo* éloigné de l'équilibre thermodynamique, qui requiert une entropie négative. Ce constat est certes vrai, mais ne l'est pas que pour les processus vitaux, et ne saurait donc identifier une singularité des processus biologiques. Sommerhoff fait de cet automaintien éloigné de l'équilibre thermodynamique une conséquence énergétique de la corrélation directive. À partir du second principe de la thermodynamique :

$$F = U - TS,$$

où F est l'énergie libre du système, U son énergie totale, et S son entropie (T étant la température), le fait qu'un système vivant soit dans l'obligation de maintenir un minimum d'énergie libre (F) découle de la nécessité de maintien des corrélations directives :

« The existence of continuous directive correlations in living organisms as a rule requires a certain minimum free energy content. » (p.180)

Ainsi, Sommerhoff pose les bases d'une téléologie objective des êtres vivants à partir de considérations organisationnelles propres – l'existence de multiples corrélations directives – dont découle la nécessité thermodynamique du maintien d'un niveau d'énergie libre minimum. Savoir s'il réussit pleinement son entreprise n'est pas le propos de ce travail, dans la mesure où Sommerhoff n'aborde pas la question de la notion de fonction. Cependant, sa démarche est intéressante car elle aborde la question de la téléologie apparente des êtres vivants comme une propriété des êtres vivants définie au niveau du système, et non pas au niveau de ses composants. D'autre part, la légitimité de cette téléologie apparente est construite sur les considérations systémiques, indépendamment de la dimension historique de l'origine de ces systèmes. Sa démarche est donc fondamentalement organisationnelle, et on peut la qualifier d'approche organisationnelle de la téléologie apparente des êtres vivants. Dans cette démarche, cette téléologie apparente est une singularité des systèmes biologiques, c'est-à-dire non seulement le fait qu'elle est partagée par tous les systèmes biologiques, mais également le fait que, parmi les systèmes naturels, seuls les systèmes biologiques la possèdent. Elle s'oppose aux approches de subsomption de cette téléologie apparente sous des principes nomologiques généraux, qui ne répondent pas à la question philosophique posée par cette téléologie apparente. Enfin, la légitimation que propose Sommerhoff est une invalidation de la téléologie en tant qu'explication, ce qu'il appelle « l'illusion téléologique ». Il souligne que ce dont les biologistes ont besoin lorsqu'ils proclament qu'ils ne peuvent décrire les processus vitaux en termes non téléologiques – ce que Goblott a formulé en disant que les physiologistes sont finalistes ou ne sont pas physiologistes (Goblott, 1922) – ce n'est pas la légitimation d'explication téléologique, mais la légitimation du concept d'un événement futur dont l'occurrence dépend de propriétés organisationnelles des systèmes vivants (Sommerhoff, 1950) :

« So many writers in biology still protest that they cannot adequately describe the really characteristic aspects of living nature without the use of such concepts as "goal-directed activity", "purposive striving", &c. But, as we now know, it is not really the concept of "goal" or "purpose" that they want. It is the concept of a future event whose occurrence is a defining property of the characteristic objective correlation which is found between

organic activities and the environments they work in. In other words, what they want is the concept of the “focal condition” in conjunction with that of “directive correlation”. » (p.68)

C'est donc à la fois une légitimation de l'apparente directivité des êtres vivants vers un but, et, indirectement, une invalidation des explications téléologiques consistant à expliquer l'occurrence de la cause par l'occurrence de l'effet – ce que nous avons appelé, par souci de clarté, l'explication étiologique :

« The ideas of “final causes” and “teleological causation” prove to be superfluous and are dismissed as scientifically sterile, but the objective purpose-like properties in nature for the interpretation of which these teleological concepts were invented, have emerged from the surrounding darkness as relations capable of exact formulation in orthodox scientific terms and, incidentally, as relations which, far from contradicting the idea of efficient causation, actually presuppose it. » (p.70)

Hempel et Nagel vont, une dizaine d'années après la publication de « *Analytical biology* », aborder la notion de fonction biologique. Pour eux, une fonction biologique, est, fondamentalement, une contribution causale à la réalisation du but apparent d'un système. Tout en reprenant une part plus ou moins importante du travail de Sommerhoff sur la légitimité du postulat de la téléologie apparente des êtres vivants – leur apparente directivité vers un but – ils ouvrent la question philosophique de la légitimité de l'explication de l'existence d'un trait par sa fonction, qu'ils abordent d'un point de vue logique. La question peut être formulée de la façon suivante : peut-on logiquement déduire l'existence d'un trait dans un système de sa contribution fonctionnelle à l'existence de ce système ? Les approches de Hempel et Nagel ayant été présentées dans différents ouvrages portant sur la notion de fonction (D. Buller, 1999; Garson, 2019; Gayon & de Ricqlès, 2010), nous n'en présentons ici qu'un résumé.

1.b. L'approche de Hempel

Dans un article intitulé « *The logic of sociological theory* », initialement publié en 1959, et repris en 1965 dans un ouvrage intitulé « *Aspects of scientific explanation* », Hempel aborde la question de la

logique de ce qu'il appelle « l'analyse fonctionnelle », entendant par là les explications étiologiques de type téléologique, c'est-à-dire l'explication de l'existence d'un processus par son but (Hempel, 1965). Pour Hempel, ce qu'il nomme « explication fonctionnelle » signifie un mode explicatif qui reprend le principe de la causalité finale aristotélicienne, mode explicatif qui semble intuitivement approprié à l'explication de phénomènes se déroulant dans un système apparemment dirigé vers un but.

Nous mettons « explication fonctionnelle » entre guillemets pour marquer le fait que nous reprenons ici la formulation de Hempel, qui l'utilise dans un sens bien précis, et différent de lui que lui donne un physiologiste. En effet, dans le sens que lui donne Hempel, « l'explication fonctionnelle » n'est pas l'explication de comment les choses fonctionnent, mais en quoi le fait qu'elles fonctionnent explique leur existence, ce que nous appelons l'explication fonctionnelle-étiologique. Bien que Hempel ne s'intéresse pas particulièrement à la question de l'analyse fonctionnelle en biologie – il s'intéresse plutôt à l'explication fonctionnelle en psychologie ou en sociologie comme mode explicatif de types de comportement ou d'institution socioculturelles d'un système social dans le maintien de ce système –, l'exemple qu'il étudie est celui du rôle, ou de la fonction, du battement cardiaque. Son analyse critique de l'explication fonctionnelle est donc également valable pour les systèmes biologiques autant que pour les systèmes sociaux. Hempel démontre la faiblesse explicative et prédictive de l'explication fonctionnelle-étiologique, et c'est essentiellement sur les questions soulevées par cette analyse que se sont focalisées les différentes théories de la fonction en biologie qui suivront les travaux de Hempel. Hempel analyse la structure de l'explication fonctionnelle-étiologique à partir du schéma explicatif général préalablement publié avec Paul Oppenheimer en 1948. Selon Hempel et Oppenheimer, l'*explanandum* (ce qui est à expliquer) se déduit logiquement de l'*explanans* (ce qui explique) de la manière suivante (Hempel & Oppenheimer, 1948) :

Considérant un *explanandum* E, formulé sous la forme d'un énoncé descriptif de phénomènes devant être expliqués, l'*explanans* est constitué d'énoncés de conditions $C_1, C_2, \dots C_k$ antérieures au phénomène E, et de lois générales $L_1, L_2, \dots L_r$, de telle sorte que E soient logiquement déductible des conditions antérieures $C_1, C_2, \dots C_k$ et des lois générales $L_1, L_2, \dots L_r$. C'est ce schéma explicatif qui est qualifié de nomologique-déductif.

Considérant que, dans l'explication fonctionnelle-étiologique, l'*explanandum* est la présence d'un trait fonctionnel, Hempel formule ainsi la structure nomologique-déductive de l'explication fonctionnelle-étiologique (Hempel, 1965) :

« a) at t , S functions adequately in a setting of kind C

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 » (p 358)

Les énoncés a), b), et c) constituent l'*explanans* fonctionnel de l'*explanandum* d). Telle qu'elle est formulée, l'explication étiologique n'a pas de validité logique. En effet, dans l'énoncé c), la présence du trait i est une condition suffisante, mais non nécessaire, à la réalisation de la condition n . On peut certes déduire de a) et de b) la satisfaction de la condition n , – puisque n est une condition nécessaire à la réalisation de S –, mais non la présence du trait i . Pour pouvoir déduire logiquement d), il faut que la présence du trait i soit une condition nécessaire de la condition n , elle-même nécessaire au fonctionnement adéquat de S , ce que Hempel nomme « l'indispensabilité fonctionnelle ». Hempel insiste sur le fait que l'argument de l'indispensabilité fonctionnelle doit être compris dans sa formulation forte. Si le trait i est remplacé par un autre trait i' suffisant à la satisfaction de n , alors il n'y a pas d'indispensabilité fonctionnelle de i . On peut certes arguer que la substitution de i' à i modifie le système S en S' , et que, par conséquent, i est indispensable à l'existence de S , argument qui permet de sauvegarder le principe d'indispensabilité fonctionnelle.

Mais c'est le réduire à une tautologie cachée, puisque, dans ce cas, il se réduit au fait que *S* est défini par la présence de *i*.

Ce qui rend l'explication fonctionnelle-étiologique logiquement inconsistante, c'est non seulement le fait que, dans bien des cas d'attribution de fonction, on sait qu'il n'y a en réalité pas d'indispensabilité fonctionnelle du trait considéré, mais aussi que, si l'on sait que le trait est présent et que sa présence est suffisante au fonctionnement adéquat du système, on ne peut bien souvent pas démontrer que sa présence est une condition nécessaire. Or, pour que l'argument fonctionnel-étiologique soit valide, il faut qu'il n'y ait pas d'alternative fonctionnelle à la présence du trait *i*. Hempel met ainsi en évidence l'inconsistance logique de l'argument fonctionnel-étiologique, et en dénonce l'illusion explicative due, selon lui, au fait que, lorsque l'on étudie le rôle fonctionnel d'un trait *i*, on sait déjà qu'il est présent :

« The impression that a functional analysis [...] explains the occurrence of I, is no doubt at least partially due to the benefit of hindsight: when we seek to explain an item I, we presumably know already that I has occurred. » (p. 360)

Compte tenu de ces faiblesses, pour Hempel, la force explicative de l'argument fonctionnel étiologique est plutôt limitée. L'analyse fonctionnelle ne produit pas d'explication à l'occurrence d'un trait fonctionnel :

« It remains true, therefore, even for a properly relativized version of functional analysis, that its explanatory force is rather limited: in particular, it does not provide an explanation of why a particular item i rather than some functional equivalent of it occurs in system s. » (p. 368).

L'article de Hempel ne se limite pas à la critique de la valeur explicative étiologique de l'analyse fonctionnelle. Il aborde également la question de la relation entre l'analyse fonctionnelle et la téléologie des systèmes biologiques. Hempel, faisant référence à Sommerhoff, considère que les systèmes qui présentent des propriétés d'autorégulation, et pour lesquels l'analyse fonctionnelle est pertinente, semblent présenter un caractère téléologique. En effet, dans un tel système, son

fonctionnement tend à le maintenir dans un intervalle limité R d'états possibles. Il tend donc à la réalisation de R, et peut être considéré, relativement à R, comme dirigé vers un but. Cependant, en aucune manière, dit Hempel, les propriétés d'autorégulation du système relativement à R ne justifient de considérer la réalisation de R comme une « cause finale » : la réalisation de R n'est causalement dépendante d'aucun état futur du système, mais uniquement, dit Hempel, des « dispositions présentes » de S à la réalisation de R – les dispositions présentes étant grosso modo équivalentes à la corrélation directive de Sommerhoff. Hempel admet donc une certaine légitimité à considérer un système biologique comme « dirigé vers un but » du fait de ces propriétés organisationnelles, tout en niant toute valeur explicative à ce constat.

Cependant, l'analyse de Hempel ne se limite pas à la critique de l'analyse fonctionnelle en tant que démarche explicative ; son essai se termine par une partie intitulée « *la valeur heuristique de l'analyse fonctionnelle* », où Hempel expose l'idée que l'intérêt principal de l'analyse fonctionnelle ne réside pas dans sa valeur explicative mais dans son intérêt en tant que programme de recherche :

« *The preceding considerations suggest that what is often call "functionalism" is best viewed, not as a body of doctrine or theory advancing tremendously general principles such as the principle of universal functionalism, but rather as a program for research guided by certain heuristic maxims or "working hypotheses".* » (p. 372)

Dans cette partie, Hempel oppose la pauvreté du fonctionnalisme en tant que doctrine explicative à sa richesse heuristique en tant que mode d'étude :

« *The functionalist mode of approach has proved to be highly illuminating, suggestive and fruitful in many contexts.* » (p 372)

Bien que peu développée – elle occupe à peine une page – cette dernière section de l'article de Hempel pose les bases d'une vision de l'analyse fonctionnelle qui permet d'expliquer son usage récurrent en physiologie tout en assurant sa validité scientifique, malgré les soupçons de finalisme que fait peser l'apparence de sa dimension téléologique. Cette dimension téléologique apparente est importante pour le physiologiste non pas parce qu'elle détermine la validité des explications

qu'il fournit, mais parce qu'elle détermine son programme de recherche. Elle est un *explanandum* et non un *explanans*. L'intérêt de la dimension téléologique de l'attribution fonctionnelle est avant tout un intérêt méthodologique. Postuler la dimension téléologique des systèmes étudiés, c'est-à-dire postuler que l'on puisse les considérer comme « dirigés vers un but » (« goal-directed systems ») constitue une approche méthodologique fructueuse, car elle justifie méthodologiquement une analyse fonctionnelle des processus responsables de cette directionnalité. Cependant, le postulat téléologique n'intervient pas dans la valeur explicative de l'énoncé fonctionnel du physiologiste.

1.c. L'approche de Nagel

Dans une approche assez similaire à celle de Hempel, Ernst Nagel a proposé en 1961 une solution linguistique au problème posé par l'explication fonctionnelle, en considérant que tout énoncé fonctionnel était l'équivalent d'un énoncé causal ordinaire (E. Nagel, 1961). Il faut entendre par là que Nagel considérait qu'un énoncé du type « A a pour fonction F » est équivalent à un énoncé du type « A est une condition nécessaire de F », qui est un énoncé causal ordinaire dans le sens que si A est une condition nécessaire de F, alors on peut légitimement dire que A est la cause de F. En reprenant l'exemple du cœur, l'énoncé fonctionnel « le battement cardiaque a pour fonction de pomper le sang » est équivalent à l'énoncé causal ordinaire « le battement cardiaque est une condition nécessaire au pompage du sang ». Un des problèmes posés par cette définition est qu'elle ne permet pas de faire la différence entre un effet fonctionnel et un effet accidentel, par exemple le fait que le cœur pompe le sang (effet fonctionnel) et le fait que le cœur fasse un bruit à l'auscultation (effet accidentel). Dire que le battement cardiaque est une condition nécessaire au bruit cardiaque entendu lors de l'auscultation est un énoncé causal ordinaire valide. Pour autant, dans l'usage du mot fonction, un physiologiste ne dira pas que la fonction du battement cardiaque est de générer un bruit à l'auscultation. Considérer qu'un énoncé fonctionnel est équivalent à un énoncé causal ordinaire ne rend pas compte de la dimension normative de la notion de fonction, notamment en ne discriminant pas effet fonctionnel et effet accidentel. Cependant, Nagel propose

une solution à ce problème dans laquelle l'énoncé causal ordinaire demeure central (« A est une condition nécessaire de F ») mais où l'attribution fonctionnelle de A est subordonnée au fait que F soit une propriété fonctionnelle d'un système qui contient A. L'argument déductif formulé par Nagel s'articule en 3 points qui peuvent être formulés de la manière suivante :

1. Tout système S avec une organisation donnée C et dans un environnement E s'engage dans un processus fonctionnel F.
2. Si S avec une organisation C et dans un environnement E n'a pas A, alors S ne s'engage pas dans le processus F.
3. Alors, S avec une organisation C doit avoir A.

Appliquée au battement cardiaque, cette définition permet de distinguer propriété fonctionnelle (le battement cardiaque a pour fonction de pomper le sang) et propriété accidentelle (le battement cardiaque produit un bruit), dans la mesure où l'on considère que la circulation sanguine (ou l'activité du cerveau qui en dépend) est une propriété fonctionnelle d'un organisme dont le cœur fait partie. Elle permet d'autre part d'expliquer la présence du cœur (A) car, en absence de cœur, il n'y a pas de circulation sanguine (F) dans l'organisme (S).

La solution de Nagel, qui remplit les conditions du modèle nomologique-déductif tout en discriminant effet fonctionnel et effet accidentel, souffre cependant d'un défaut mis en évidence par Hempel. Elle n'est logiquement valable que dans le cas d'indispensabilité fonctionnelle, car elle requiert que l'attribution de fonction F à A dépende du fait que A soit une condition nécessaire de F, ce dont convient Nagel. Cependant, tout en admettant que, d'un strict point de vue logique, il n'est pas possible de déduire l'existence de A de la réalisation de F, Nagel soutient que, dans la plupart des cas, l'indispensabilité fonctionnelle est empiriquement peu ou prou réalisée. Nagel est, si l'on peut dire, beaucoup plus indulgent que Hempel au regard de l'absence requise d'alternative fonctionnelle. Comme le souligne Hempel, la prétendue mise en évidence empirique de l'indispensabilité fonctionnelle d'un trait n'est bien souvent que le simple constat de sa présence.

Les exemples en biologie abondent où l'attribution de fonction est faite bien souvent alors même qu'il existe une alternative fonctionnelle. Par exemple, en biologie contemporaine, le génie génétique a donné des outils qui permettent, dans des cellules ou des animaux, de modifier l'expression de gènes donnés et ainsi la quantité de protéines codées par ses gènes. Ces outils sont couramment utilisés pour identifier les « fonctions » des gènes ou, pour être plus précis, les « fonctions » des protéines produites par la transcription et la traduction de ces gènes, en recherchant les modifications fonctionnelles induites par les modifications – inhibition, surexpression – de ces gènes. Or, il arrive bien souvent que ces modifications d'expression n'aient pas d'impact fonctionnel parce que l'expression d'autres gènes se trouve modifiée de telle sorte que les propriétés fonctionnelles de la cellule ou de l'organisme ne soient pas altérées. Pour les Mammifères, ceci semble vrai pour 80 % des gènes, pris individuellement (Noble, 2016). La redondance fonctionnelle semble donc être la règle. Or, les biologistes n'en concluent pas pour autant que le produit de ces gènes n'a pas de fonction – les biologistes disent que l'expression d'autres gènes a « compensé » la modification qu'ils ont initialement imposée (Peng, 2019). Lorsqu'il y a eu ce que les biologistes appellent « compensation », ils ne renoncent pas pour autant à parler de la fonction du produit du gène étudié (appelons-le X) à partir du moment où ils ont pu montrer qu'il contribue aux propriétés fonctionnelles (F) de la cellule ou de l'organisme étudié. Or, s'il y a eu « compensation », la présence de X n'est pas une condition nécessaire de F.

Bien que souvent réduit à l'analyse de la validité logique de l'explication fonctionnelle-étiologique, l'exposé de Nagel ne s'y limite pas et il aborde également la question de la légitimité du postulat téléologique. En effet, le fait d'apparaître comme « dirigé vers un but » semble être une propriété distinctive des êtres vivants qui requiert des types d'explications spécifiques :

« It is such a manifestly “goal-directed” behavior of living things that is often regarded as requiring a distinctive category of explanation in biology. » (p. 400)

Pour Nagel, la téléologie apparente des êtres vivants est donc une spécificité épistémologique, et la difficulté est de légitimer ce postulat téléologique sans pour autant faire appel à une forme quelconque de téléologie causale. Reprenant très largement l'argumentation de Sommerhoff, auquel il se réfère, et la notion de corrélation directive, et en s'appuyant sur des notions de cybernétique développées par Norbert Wiener (Wiener, 1948), Nagel considère qu'il est effectivement possible de considérer objectivement un système comme dirigé vers un but à partir du moment où, du fait de ses propriétés organisationnelles, il tend à la réalisation d'un état particulier – son « but apparent » – en dépit de variations des conditions auxquelles il est soumis. Pour Nagel, des systèmes homéostatiques peuvent être légitimement considérés comme dirigés vers un but. La spécificité de ces systèmes est ce qu'il appelle « l'organisation directive ». En ce sens, ces systèmes peuvent être objectivement qualifiés de « systèmes téléologiques », sans, pour autant, que ce constat légitime une explication de nature téléologique.

1.d. Synthèse : telos et origine

Au-delà de leurs spécificités et de leurs divergences, les points de vue de Sommerhoff, Hempel et Nagel constituent une approche philosophique cohérente de la question de la téléologie apparente des systèmes vivants et des modes explicatifs qui y sont attachés. Elle s'articule autour de plusieurs points fondamentaux qui en constituent l'ossature. Le premier est de récuser toute légitimité à la téléologie causale, qui fait de la réalisation d'un but un *explanans*. Si tant est que la téléologie apparente des êtres vivants soit scientifiquement légitime, cette légitimité doit s'appuyer sur des propriétés particulières formulables, *in fine*, en termes physicochimiques, débarrassés de toute connotation finaliste. Le deuxième est que cette tentative de légitimation se base sur des caractéristiques systémiques, indépendamment de toute légitimation historique relevant de théories évolutionnistes. Il s'agit donc de substituer à la terminologie traditionnellement téléologique une formulation physicomathématique ou mécaniste d'une singularité des systèmes vivants correspondant à l'apparente directionnalité vers un but. L'entreprise a pour objectif, comme le dit

Sommerhoff, de fournir aux biologistes une formulation scientifiquement acceptable du postulat téléologique qui, comme le souligne Hempel, structure leur programme de recherche, postulat qui est, par conséquent, d'une forte valeur heuristique. Un autre point à souligner est que cette entreprise n'a pas pour objet de subsumer la spécificité organisationnelle des êtres vivants sous des lois plus générales, faisant de cette spécificité un cas parmi d'autres, mais d'en exprimer la singularité⁷⁵. Cette approche est donc fondamentalement organisationnelle et systémique, puisque qu'elle vise à réduire le postulat téléologique à des relations causales systémiques opérant au sein de ces systèmes et exprimables en termes de causalité efficiente. C'est ce que font les notions de corrélation directive et d'indépendance épistémique des variables directivement corrélées de Sommerhoff, reprises, avec quelques variantes, par Hempel et Nagel sous la terminologie de systèmes autorégulés (Hempel) et de directivité organisationnelle (Nagel). Ces trois auteurs considèrent qu'il est objectivement légitime de considérer ces systèmes comme dirigés vers un but, que l'on peut qualifier, en ce sens précis et restreint, de « systèmes téléologiques ». Pour qualifier de tels systèmes, objectivement dirigés vers un but mais sans finalité, Collin Pittendrigh avait forgé à la même époque, mais dans un contexte différent, le terme de « systèmes téléonomiques » (Pittendrigh, 1958). Cette terminologie a le mérite d'éviter la confusion entre le fait qu'un système puisse être objectivement considéré comme dirigé vers un but, et le fait, contestable, d'attribuer à cette propriété une valeur explicative.

C'est dans de tels « systèmes téléologiques » ou « téléonomiques » que se pose la question de la validité explicative de ce que Hempel nomme « l'explication fonctionnelle », l'explication de la présence d'un trait fonctionnel. Cette question est formulée de façon nomologique-déductive, mais il ne faut pas voir dans cette formulation, contrairement à ce qui est fait bien souvent, une théorie

⁷⁵ Ce point est important pour l'analyse de l'approche organisationnelle de la fonction et de la signification qu'elle donne à l'existence de boucles causales.

nomologique-déductive de la fonction. En réalité, si on regarde la structure de la formulation nomologique-déductive de l'explication dite « fonctionnelle », la définition de la fonction y est incluse, quoique formulée de manière implicite. Si on reprend les énoncés de l'argument nomologique-déductif formulée par Hempel :

- a) Au temps t , le système S fonctionne correctement dans un environnement de type C
- b) S fonctionne correctement dans un environnement de type C seulement si une condition nécessaire, n , est satisfaite,

la fonction est la condition n qui est nécessaire, à un temps donné, au fonctionnement adéquat du système S . Comme le dit ailleurs Hempel, la fonction est la satisfaction d'un besoin, la réalisation de la condition focale, dirait Sommerhoff. La fonction est donc conçue comme une relation causale systémique, portée par un trait présent dans le système, et nécessaire à la réalisation de son maintien de sa directivité organisationnelle. C'est donc, fondamentalement, une propriété systémique portée par un trait, à partir de quoi un schéma explicatif nomologique-déductif peut être construit. En fait, le nom de « fonction » n'apparaît pas de manière explicite dans l'argument nomologique-déductif ; seul le verbe « fonctionner », attribué au système, est explicite. Il est pertinent de considérer que l'argument nomologique-déductif inclut une définition de la fonction, mais celle-ci n'est ni l'argument lui-même, ni le fonctionnement du système, mais une propriété portée par un trait du système, en référence à son but apparent – le fonctionnement « adéquat ». C'est donc une propriété systémique définie dans un « système téléologique ». L'explication fonctionnelle-étiologique n'est donc pas une définition de la fonction mais n'est qu'une hypothétique valeur explicative additionnelle – « *surplus meaning* », dit Hempel – que l'on peut attribuer à la fonction. En traitant à part la question de l'objectivation de la téléologie apparente des systèmes biologiques de celle de la valeur explicative étiologique de la fonction, Hempel et Nagel considèrent que ces deux questions, bien que conceptuellement liées, sont épistémologiquement indépendantes. La conclusion convergente de Hempel et Nagel est que, s'il est possible d'objectiver la directivité des systèmes

biologiques par la spécificité de relations causales au sein de ces systèmes, et ainsi d'attribuer une valeur explicative systémique à certaines conditions nécessaires à la réalisation de cette directivité, il est impossible de déduire logiquement de cette valeur explicative systémique une valeur explicative concernant la présence des traits réalisant ces conditions.

Du point de vue du physiologiste, cette approche est très largement satisfaisante. Tout d'abord, elle légitime la physiologie dans son fondement épistémologique, le postulat « téléologique » ou téléonomique. Selon l'approche analytique et logique, il est en effet légitime de considérer les systèmes biologiques comme des « systèmes téléologiques », à partir du moment où on fait de ce postulat un principe heuristique – l'*explanandum* comme objectif de recherche – et non un mode explicatif. Or, nous l'avons vu au chapitre précédent, c'est précisément ce que fait le physiologiste. L'approche analytique et logique confère une valeur heuristique additionnelle au travail du physiologiste dans la mesure où elle légitime les questions de type « en quoi ça aide ? », au-delà de la question « comment ça marche ? ». La notion de fonction répond à cette question dans la mesure où elle apporte une réponse causale systémique, ce qui correspond à la définition de la fonction incluse dans l'approche nomologique-déductive. Le fait que l'approche nomologique-déductive rende illégitime d'attribuer à la fonction une valeur explicative étiologique systémique n'est pas un problème, car les physiologistes n'attribuent pas une telle valeur explicative à la fonction. S'ils lui attribuent une valeur explicative étiologique, celle-ci n'est pas systémique mais métasystème. Or, c'est là un point sur lequel les approches analytiques et logiques achoppent. Elles ne prennent pas en compte la singularité épistémologique des systèmes biologiques qu'est la dualité causale de leur origine, systémique et métasystème, et sont incapables d'en rendre compte. Elles ne peuvent par conséquent pas traiter la question de la valeur explicative étiologique métasystème éventuelle de la fonction. Or, lorsqu'une valeur explicative étiologique est attribuée à la fonction, celle-ci est de nature métasystème, et non systémique.

On peut donc dire que, du point de vue du physiologiste, les approches analytiques et logiques n'invalident pas le concept de fonction en physiologie ; au contraire, elles en légitiment la dimension téléonomique, et permettent une définition de la fonction fondée sur sa valeur explicative systémique. En quelque sorte, elles légitiment le cœur de la physiologie définie, depuis Fernel, par l'étude des fonctions. Mais, sur la question étiologique, incapables d'identifier la dualité étiologique systémique et métasystème des êtres vivants, elles laissent sans réponse la question de la valeur explicative métasystème de la fonction.

2. Les approches étiologiques

Un point fondamental de divergence entre les différentes approches philosophiques de la fonction est sa valeur explicative étiologique supposée. Les approches étiologiques considèrent que cette valeur explicative est le cœur de la fonction biologique, et l'objectif philosophique de ces approches est de proposer une définition de la fonction centrée sur le fait qu'une fonction explique la présence du trait qui la porte. Cependant, ces approches divergent elles-mêmes entre elles dans la légitimation de cette valeur explicative, et peuvent être classées en deux catégories, sélectionnistes et organisationnelles, selon qu'elles fondent cette légitimation sur l'existence d'un processus sélectif passé, ou sur l'organisation propre des systèmes biologiques.

2.a. La théorie étiologique de Wright

Dans son article intitulé « Functions » publié en 1973, Larry Wright s'intéresse au statut explicatif de la fonction, dans une approche qui, certes, concerne les fonctions naturelles, comme la fonction du foie chez les Vertébrés, mais ne s'y limite pas, incluant également les fonctions conscientes, comme la fonction des aiguilles d'une montre (Wright, 1973). Pour Wright, une fonction biologique n'a pas d'engagement téléologique fort. Dire que le rein a pour fonction d'éliminer les déchets métaboliques de l'organisme, ou que le foie a pour fonction de sécréter de la bile, ne suppose aucune finalité. Son propos n'est donc pas de justifier le contenu téléologique de la fonction, mais d'identifier sa valeur explicative. Pour Wright, la valeur explicative de la fonction

est essentiellement l'explication de la présence du trait qui réalise la fonction. Selon lui, il y a une équivalence contextuelle de différentes sortes de questions telles que :

1. Quelle est la fonction du cœur ?
2. Pourquoi les humains ont-ils un cœur ?
3. Pourquoi le cœur bat-il ?

Formulées dans différents contextes, elles appellent toutes une réponse de type explicatif, et la réponse à ces trois questions est la même : pour pomper le sang. Cette réponse doit avoir un sens explicatif fort à ces trois sortes de questions. Ainsi, pour Wright, la fonction, biologique ou non, doit avoir une valeur causale explicative de l'existence d'un trait – autrement dit, une valeur explicative étiologique – ; cependant, toute explication étiologique n'est pas forcément une explication de type fonctionnel. Ainsi, l'oxygène se lie dans le sang à l'hémoglobine, et c'est parce qu'il est lié à l'hémoglobine qu'il est présent dans le sang. Le fait que l'oxygène se lie à l'hémoglobine est donc une explication étiologique causale de la présence d'oxygène dans le sang. Pour autant, selon Wright, on ne peut pas dire que la fonction de l'oxygène soit de se fixer à l'hémoglobine ; la fonction de l'oxygène est d'apporter de l'énergie par oxydation, et le fait qu'elle se fixe à l'hémoglobine n'est qu'un moyen de réaliser cette fin :

« The function of the oxygen in human bloodstreams is providing energy in oxidation reactions, not combining with hemoglobin. Combining with hemoglobin is only a means to that end. » (p. 159)

Wright entend donc définir la fonction comme une explication étiologique particulière de la présence d'un trait, et propose la définition suivante (p. 161) :

« The function of X is Z means:

(a) X is there because it does Z

(b) Z is a consequence (or a result) of X's being there. »

Dans la définition de la signification de l'énoncé « la fonction de X est Z », la proposition (a) « X est là parce qu'il fait Z » décrit la forme étiologique des attributions – ou explications –

« fonctionnelles », et la proposition (b) « Z est la conséquence (ou le résultat) de la présence de X » distingue les étiologies fonctionnelles des autres formes d'étiologie. Z doit être la conséquence causale de la présence de X. Pour Wright, la proposition (b) permet de dire que la fonction de l'oxygène est de produire de l'énergie, mais pas de se lier à l'hémoglobine. En effet, selon Wright, s'il est vrai que l'oxygène est présent dans le sang parce qu'il se lie à l'hémoglobine (énoncé (a)), le fait que le sang se lie à l'hémoglobine n'est « absolument pas une conséquence de la présence d'oxygène dans le sang » (p. 161). Les propositions (a) et (b) constituent une sorte de boucle causale étiologique qui produit l'explication fonctionnelle étiologique que Wright associe à la fonction. Dans cette définition, le fait que Z soit la conséquence de la présence de X est une cause efficiente (et donc antécédente) de la présence de X. La manière dont cette boucle causale se réalise dépend, pour Wright, du contexte dans lequel l'attribution fonctionnelle est faite, et elle n'entre pas dans la définition de la fonction proposée par Wright. Pour les fonctions conscientes, comme les fonctions des objets manufacturés, c'est le fait que le trait ait été choisi, ou sélectionné, pour ces propriétés, qui assure le lien causal entre les énoncés (b) et (a). Cette sélection doit être différente d'une simple discrimination, par exemple, un choix au hasard. La sélection doit être fondée sur un avantage que procure le trait sélectionné (X), du fait de ses propriétés (Z). En ce sens, et en ce sens seulement, la sélection est la cause de la présence du trait X. Wright appelle la sélection du fait de l'avantage qui en résulte la « sélection-conséquence ». La conséquence de ce type de sélection est le lien causal entre (b) et (a) et est, par conséquent, la fonction. Pour les fonctions conscientes, cette sélection est, d'une certaine manière, prospective. Pour les fonctions naturelles, le recours à une sélection prospective n'est pas acceptable, car ce serait faire appel à un finalisme causal scientifiquement illégitime. Cependant, avance Wright, la sélection naturelle, inconsciente et non prospective, est une sorte d'autosélection, similaire à la sélection-conséquence consciente, qui peut assurer le lien causal nécessaire entre (b) et (a) :

« We can say that the natural selection of something – say, an organ in an organism – is the reason the organ is there by invoking natural selection. If an organ has been naturally selected for by virtue of something it does, we can say that the reason the organ is there is that it does that something. » (p.159)

Toutefois, selon Wright, rien n'oblige, dans la théorie de la fonction qu'il propose, que le lien entre (a) et (b) relève de la sélection naturelle. Ce que Wright propose est une théorie unifiée de la fonction, que celle-ci soit naturelle ou consciente. Elle peut même, en principe, être de nature divine :

« The organs of organisms could logically possibly get their functions through God's conscious design; but we can also make perfectly good sense of their functions in the absence of divine intervention. And in either case they would be functions in precisely the same sense. » (pp.164-165)

Du point de vue du physiologiste, la conception de Wright de ce qu'est une fonction naturelle et de sa valeur explicative est largement en décalage par rapport à ce que signifie une fonction physiologique. Elle ne correspond ni à l'objectif principal de l'attribution de fonction, ni au processus empirique de cette attribution, et seulement partiellement à sa valeur explicative. En effet, la valeur explicative étiologique, que Wright place au cœur de la notion de fonction, ne correspond pas au cœur explicatif de la fonction physiologique. La signification de l'énoncé « Z est la fonction de X » selon Wright ne correspond pas à la signification qu'un physiologiste donne d'un tel énoncé. Au mieux, la formulation de Wright peut correspondre à la structure de l'énoncé explicatif étiologique lorsque la fonction une fois attribuée est incluse dans un énoncé chargé d'une telle valeur explicative. En effet, si on s'en tient à la stricte formulation de Wright, la manière dont est causalement relié l'énoncé (b) et l'énoncé (a) est complètement ouverte. Elle peut être inférentielle ou non inférentielle. Lorsque Wright affirme qu'on peut faire appel à la sélection naturelle pour expliquer l'origine d'un organe dans un organisme, il dit vrai – sans dire pour autant quelque chose de particulièrement nouveau. Pris dans ce sens, un énoncé s'appuyant sur la théorie de la sélection naturelle et incluant le fait que la conséquence de X est Z est une manière non

inférentielle de relier causalement (b) et (a). J'entends par non inférentielle le fait que la valeur explicative démonstrative ne se réduit pas à l'énoncé étiologique, mais requiert sa validation empirique. En réalité, ce que sous-entend Wright, c'est que l'argument de la sélection-conséquence permettrait de réduire l'énoncé explicatif de type évolutionnaire, non inférentiel, à un énoncé de type inférentiel : si la conséquence de X est Z et que X a été sélectionné en vertu de Z, alors on peut en inférer que X est présent parce qu'il fait Z. Or, rien dans la manière dont les physiologistes utilisent le concept de fonction pour produire un énoncé explicatif de type étiologique n'impose l'existence d'une telle inférence. Notons au passage que le concept de sélection-conséquence de Wright suppose que Z procure un avantage. Wright critique fortement la définition de la fonction proposée par Canfield en 1964 selon lequel un énoncé de type « la fonction de X est Z » signifie que « X fait Z » et que « Z est utile » (Canfield, 1964). Par exemple, dire que la fonction du foie des Vertébrés est de sécréter la bile signifie (1) que le foie sécrète la bile est (2) que le fait que la bile soit sécrétée est utile aux Vertébrés. Néanmoins, s'il critique le concept d'utilité, Wright ne peut se débarrasser de cette notion, et la reformule sous le terme d'avantage.

Le fait d'associer la définition même de la fonction à la réalisation du processus étiologique, et de faire appel à la sélection-conséquence comme cause efficiente de la présence d'un trait par ses propriétés fonctionnelles, a des conséquences importantes sur la cohérence même de ce type d'énoncé. En effet, le principe de l'antériorité de la cause sur la conséquence impose de considérer que la fonction présente est la conséquence d'un avantage passé. La formulation de l'énoncé (a) devrait être non pas « X est là parce qu'il fait Z », mais plutôt « X est là parce qu'il a fait Z ».

2.b. Les théories téléologiques-sélectionnistes

Les théories dites téléologiques-sélectionnistes, qui devraient être plus proprement appelées théories étiologiques-sélectionnistes, dans la mesure où elles s'appuient sur l'existence d'un processus sélectif pour légitimer la valeur explicative étiologique de la fonction, ont donné lieu à

une abondance littérature. Nous n'en donnons ici qu'une synthèse, qui en résume les principales caractéristiques et en présente les grandes variantes.

La version étiologique forte

Les théories dites téléologiques-sélectionnistes de la fonction s'inscrivent, conceptuellement, dans la lignée de la théorie de Wright, bien que leur propos soit différent. Sur la base de la structure de la définition de Wright, il s'agit en effet de proposer une définition des fonctions biologiques en s'appuyant sur la sélection naturelle darwinienne pour construire une relation causale inférentielle entre un énoncé de type « Z est la conséquence de X » et « X est présent parce qu'il fait Z ». Schématiquement, c'est le fait qu'un trait ait été sélectionné à cause de son effet qui fait de cet effet une fonction. Selon la formulation standard de la théorie étiologique, une caractéristique actuelle d'un trait T a la fonction de produire un effet E si et seulement si, à un moment donné de son histoire évolutive, il y a eu sélection de ce trait, parmi d'autres alternatives, à cause de sa capacité à produire un effet E (D. Buller, 1999). On peut dire de manière plus concise que la fonction d'un trait est l'effet pour lequel ce trait a été sélectionné.

À première vue, cette définition de la fonction biologique apparaît très séduisante. En effet, elle s'appuie sur la théorie de la sélection naturelle, qui permet de naturaliser le *telos* apparent des êtres vivants et propose une explication purement mécanique de l'existence de ces êtres. Par sa référence à la sélection naturelle, elle prétend être à la fois téléologique et étiologique. Toutefois, les théories téléologiques-sélectionnistes ne se fondent pas sur le contenu scientifique de la théorie de la sélection naturelle, dans toute la richesse de sa valeur explicative, mais sur le seul principe de sélection-conséquence, auquel la théorie darwinienne ne saurait être réduite, et qui n'est, d'autre part, pas spécifique de cette théorie. Considérant que la sélection naturelle est une forme de sélection-conséquence – et, en ce sens, ces théories sont dans la droite ligne de l'analyse de Wright – ces théories intègrent la notion de sélection pour produire une définition de la fonction dont la valeur explicative étiologique découle d'une inférence logique. C'est le fait que la valeur sélective

d'un trait dépende de son effet qui permet d'inférer la présence du trait de son effet, par la sélection qui en est la conséquence. La boucle causale ainsi formée intègre un décalage temporel entre la valeur sélective, qui précède nécessairement la sélection, et le fait d'être une fonction, qui, par sa définition même, en est la conséquence. Les théories téléologiques-sélectionnistes attribuent donc, à un temps t_1 , le qualificatif de fonction à l'effet d'un trait à ce même temps t_1 , si et seulement si le même effet, à un temps t_0 – t_0 étant antérieur à t_1 – avait une valeur sélective et qu'un processus de sélection ait existé entre t_0 et t_1 . Encore faut-il, pour que l'inférence reste valide, que, durant l'intervalle de temps $[t_0, t_1]$, le trait et son effet demeurent inchangés. Cet intervalle de temps est donc un temps sélectif mais non évolutif.

Cette dimension temporelle est au cœur des théories étiologiques-sélectionnistes. Pour attribuer à l'effet d'un trait le qualificatif de fonction, il ne suffit pas que le trait ait une valeur adaptative ; il faut qu'il soit une adaptation. Certes, adaptation passée et valeur adaptative présente sont souvent empiriquement liées, comme l'a noté Neander (Neander, 1991) :

« A trait is adaptive if it contributes to the fitness of the organism in its current environment, it is an adaptation if it has evolved due to past contribution to fitness. Most traits are both, (i. e., are adaptive adaptations), but some are only one or other of these. According to etiological theories traits with functions are necessarily adaptations, they are not necessarily adaptive. »

Ce qui apparaît clairement dans la note de Neander est que le critère qui définit ce qu'est maintenant une fonction, c'est n'est pas que le trait porteur de fonction soit adaptatif, mais qu'il soit une adaptation, ce qui suppose qu'il ait été, par le passé, adaptatif. La fonction est liée à la *fitness* passée, et non à la *fitness* présente, et c'est une caractéristique commune aux différentes versions de ces théories, faute de quoi la boucle causale entre l'effet d'un trait et sa présence est rompue, et la valeur explicative étiologique inférentielle de la fonction perdue.

Si l'on admet le principe de la fonction comme effet sélectionné, un des problèmes posés par cette définition de la fonction est d'être trop libérale par rapport à la pratique scientifique

d'attribution de fonction. Dans la pratique, le fait qu'un trait soit sélectionné ne suffit pas à lui attribuer une fonction. Par exemple, les gènes de distorsion de ségrégation méiotique entraînent, à l'issue de la méiose, la surreprésentation de l'un des deux allèles d'un locus d'une cellule hétérozygote dans les gamètes. En effet, la méiose est un moment de conflit génétique entre les 2 allèles d'un gène, et certains allèles de certains locus ont la propriété de biaiser la répartition équiprobable des allèles. Cet effet peut être neutre, ou diminuer la viabilité des gamètes. C'est un effet sélectionné, puisque c'est cette capacité à biaiser la ségrégation méiotique, et elle seule, qui fait que cet allèle est présent au fil des générations. La théorie de l'effet sélectionné conduirait donc à lui attribuer une fonction, la fonction de biaiser la ségrégation méiotique, et, si ceci entraîne une diminution de la survie des gamètes, la fonction de diminuer la fertilité des individus. Or, un biologiste ne fera pas de cette propriété une fonction. La réponse à cette objection a été, de manière similaire à celle formulée pour assurer la distinction entre effets fonctionnels et effets accidentels, d'associer l'attribution fonctionnelle au concept de système, dont Godfrey-Smith a donné la formulation suivante (Godfrey-Smith, 1994) :

« A current token of a trait T in an organism O has the function of producing an effect of type E just in case past tokens of T contributed to the fitness of O's ancestors by producing E, and where selected for (over alternative items) because of this contribution to the fitness of O's ancestors. »

D'autres formulations ont été données, notamment par Neander, qui a proposé la formulation suivante pour ce qu'elle appelle une « fonction véritable » (« proper function ») (Neander, 1991) :

« It is a proper function of an item (X) of an organism (O) to do that which items of X's types did to contribute to the inclusive fitness of O's ancestors, and which caused the genotype, of which X is the phenotypic expression, to be selected by natural selection. »

Buller a qualifié ces formulations, notamment celle de Godfrey-Smith, de version forte de la fonction parce qu'elle subordonne l'attribution fonctionnelle au fait qu'un trait a été spécifiquement sélectionné à cause de sa contribution à la *fitness* (ou avantage sélectif) de ses ancêtres.

La version étiologique faible

La version étiologique forte suppose que chaque trait d'un organisme puisse être sélectionné individuellement, ce qui est tout à fait acceptable dans le cadre de la théorie synthétique de l'évolution dans sa version orthodoxe, selon laquelle chaque trait peut être, indépendamment des autres, modelé par la pression de sélection et, en conséquence, l'explication historique de la présence d'un trait dépend quasi-exclusivement de l'adaptation de chaque trait à cette pression de sélection et dont la valeur sélective se mesure au niveau de l'organisme. Or, cette conception orthodoxe de la théorie synthétique de l'évolution a été remise en question d'une part par ce que l'on peut qualifier de version « ultraorthodoxe » qui assume un adaptationnisme et un réductionnisme stricts qui descend le niveau de sélection de l'organisme aux gènes (Dawkins, 1982) ; d'autre part par une critique d'une approche sélectionniste stricte qui, sans nier le rôle des mécanismes sélectifs dans l'histoire évolutive des êtres vivants, fait intervenir d'autres contraintes, qui expliquent l'apparition de traits et leur persistance au fil des générations, et l'idée d'une sélection multiniveau qui ne se joue pas exclusivement au niveau de l'organisme mais également au niveau infra- et supraorganismal (Gould, 2000; Pigliucci & Muller, 2010).

Pour ne pas lier la définition de la fonction biologique à une version sélectionniste stricte, une autre formulation de la définition de la fonction basée sur la *fitness* passée a été proposée par Buller (D. Buller, 1999) :

« A current token of a trait T in an organism O has the function of producing an effect of type E just in case past tokens of T contributed to the fitness of O's ancestors by producing E, and thereby causally contributed to the reproduction of T's in O's lineage. »

Buller a qualifié cette formulation de « faible » car elle ne fait pas référence à l'effet sélectionné. Autrement dit, l'attribution fonctionnelle dépend du fait qu'un trait a participé à la *fitness* des ancêtres de l'organisme O, quelle que soient les raisons (fonctionnelles, historiques ou structurales) de la présence de T dans O. Cette définition garde l'explication fonctionnelle, associée à la *fitness* passée des ancêtres de O, sans pour autant restreindre l'attribution fonctionnelle à une sélection spécifique de T. Cette formulation résiste plus aux critiques que l'on peut faire de la version forte qui restreint l'attribution fonctionnelle à l'effet sélectif. La conséquence en est que la valeur explicative étiologique est déplacée du trait à l'organisme, car c'est à son niveau que joue la sélection-conséquence, et ce n'est qu'indirectement que cette valeur explicative étiologique peut être rattachée au trait, celui-ci étant un élément constitutif de l'organisme sélectionné. C'est en ce sens que la valeur explicative étiologique est, par rapport au trait porteur de l'effet, faible.

La théorie généralisée de l'effet sélectionné

Dans ces deux versions, faible et forte, de la définition de la fonction biologique basée sur la sélection naturelle, la relation causale étiologique qui relie la sélection de l'effet et la présence du trait est d'ordre reproductif, et le système biologique considéré est, essentiellement, un organisme dans sa continuité généalogique. En effet, l'effet sélectif s'est réalisé chez les ancêtres de l'organisme au sein duquel on définit la fonction biologique. Récemment, Justin Garson a proposé une version étendue de la définition étiologique-sélectionniste de la fonction biologique, dans laquelle l'effet sélectionné ne se manifeste pas uniquement par une reproduction du trait dans une lignée d'organisme, mais, plus largement, par la reproduction ou la rétention dans une population du trait porteur de l'effet sélectionné (Garson, 2019). Garson reprend les notions fondamentales à la base des théories sélectionnistes, et notamment le fait que les fonctions biologiques sont, souvent, considérées comme l'explication causale de leur propre existence, et que c'est cette valeur explicative causale qui doit être à la base de toute théorie de la fonction biologie – bien qu'il admette

que cette valeur explicative étiologique ne soit pas systématiquement associée par les biologistes à leur usage du concept de fonction. Garson illustre ce concept par l'exemple des rayures des zèbres :

“I consider a puzzling feature of ordinary biological meaning, namely function’s explanatory depth – sometimes function statements are causal explanations for traits. When biologists say the function of the zebra stripes is to deter biting flies, for example, they’re trying to explain why zebra have stripes”. (p. 3)

Pour Garson, lorsque les biologistes disent que la fonction des rayures des zèbres est de dissuader les mouches piqueuses, ils tentent d'expliquer pourquoi les zèbres ont des rayures. Garson appelle cette valeur explicative étiologique la « profondeur explicative » de la fonction, à laquelle il attribue un sens fort : cette valeur explicative doit être fondée sur une relation causale entre le fait qu'un trait soit sélectionné à cause de son effet et sa présence dans un système biologique donné. Selon Garson, seules les théories sélectionnistes fortes garantissent l'existence d'une inférence causale entre la sélection passée d'un trait du fait de son effet et sa présence actuelle, et il est par conséquent un fervent défenseur de la version forte de la théorie étiologique-sélectionniste. Cependant, selon lui, cette théorie, en restreignant les conséquences causales de la sélection à la reproduction d'un trait dans une lignée d'organismes, est trop limitée, et doit être élargie en incluant comme conséquence causale non seulement la reproduction d'un trait, mais aussi sa rétention au sein d'une population. Garson appelle cette théorie la théorie généralisée de l'effet sélectionné (« *generalized selected-effect theory* » ou GSE) et la définit de la façon suivante :

« The generalized selected effect theory (GSE): A function of a trait is an activity that led to its differential reproduction, or its differential retention, in a population. » (p. 93)

Dans les théories étiologiques-sélectionnistes, basées sur la sélection naturelle, le processus sélectif consiste en une reproduction différentielle des individus dont la conséquence est la présence du trait dans la lignée. Mais d'autres processus sélectifs se produisent dans les systèmes vivants sans reproduction sélective mais rétention ou persistance sélective. Garson prend l'exemple de la sélection des synapses, un processus au cours duquel la formation de nouvelles synapses est

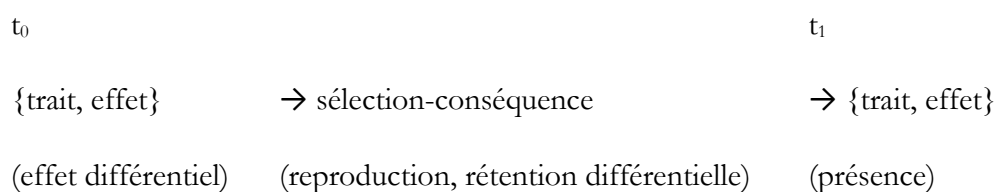
aléatoire et exubérante, le cerveau produisant plus de synapses que nécessaire. Les synapses moins efficaces ou inutiles sont ensuite éliminées, ce qui conduit à la rétention des synapses sélectionnées. La sélection neuronale est un processus sélectif, sans reproduction différentielle (les synapses ne se reproduisent pas) mais avec rétention. Or, une rétention différentielle, autant qu'une reproduction différentielle, explique causalement la présence d'un trait comme conséquence de la sélection. Ainsi, la théorie GSE inclut la reproduction, mais aussi la rétention, comme conséquence d'un processus sélectif. Cet élargissement permet d'inclure de nouveaux types de fonctions, mais la confronte à un problème de libéralité. En effet, la rétention sélective ne se limite pas aux systèmes biologiques mais peut également se produire dans des systèmes non vivants où la notion de fonction n'est pas utilisée. Par exemple, dans un système géologique soumis à érosion par l'eau, les roches les plus tendres vont être éliminées plus rapidement que les roches les plus dures, ce qui amène à la rétention différentielle des roches dures. Il est causalement vrai que les roches dures sont présentes parce qu'elles résistent mieux que les roches tendres à l'érosion. Pour autant, les géologues ne disent pas que la fonction de la dureté d'une roche est de résister à l'érosion. Pour résoudre ce problème, Garson ajoute le concept de population, qui doit être définie par autre chose que des critères reproductifs, faute pour la théorie GSE de retomber dans les limites des théories étiologiques sélectives classiques qu'elle entend élargir. Garson définit une population comme un groupe d'individus interconnectés par des interactions pertinentes pour la persistance. Autrement dit, une population n'est pas un simple ensemble d'individus, mais à un ensemble d'individus reliés par des interactions intervenant causalement dans les processus de reproduction ou de rétention différentielles. Cependant, ce type d'interactions peut se produire dans des systèmes non vivants, par exemple des interactions de roches de dureté différente dans lesquelles les plus dures érodent les plus molles, les premières limitant la persistance des dernières. En effet, le frottement des roches entre elles est une interaction causalement pertinente pour ce qui est de leur rétention différentielle. La définition de la population donnée par Garson est donc trop libérale. Pour restreindre la libéralité de la théorie GSE, Garson propose qu'une population soit considérée en termes de degré,

sur la base d'une analyse de couplage. Le degré de population est le rapport du nombre réel au nombre maximal $((n \times (n - 1))/2)$ d'interactions pertinentes pour la persistance. La fonction doit donc également être analysée en termes de « degré de fonctionnalité », qui, étant beaucoup plus élevé dans les systèmes vivants que dans les systèmes non vivants, permet de distinguer les populations d'individus vivants – dans lesquelles les scientifiques attribuent des fonctions – des populations d'individus non vivants – dans lesquelles ce n'est pas le cas.

Synthèse : effet sélectionné et origine

Ces théories cherchent avant tout à conserver la validité logique de l'explication étiologique (le fait d'expliquer l'existence un trait par son effet), celle-ci étant assurée par la dimension historique de cet effet soumis à la sélection-conséquence (la sélection est la conséquence de l'effet du trait porteur de l'effet), dont la sélection naturelle est une des modalités. Cette sélection-conséquence correspond à une reproduction (ou, dans la GSE, une rétention) différentielle du trait porteur de la fonction, qui est elle-même la cause de la présence du trait observé à la fin du processus de sélection.

On peut schématiser la chaîne de relations causales qui sous-tend ces théories de la manière suivante, entre le temps initial (t_0) et le temps final (t_1) :



Pour cette raison, le fait que la qualité de fonction soit attribuée à un trait en fonction de sa valeur sélective *passée* et non de sa valeur sélective *présente* est un point fondamental de ces théories. En effet, selon le schéma explicatif étiologique emprunté à Wright, dans lequel la présence du trait

est une *inférence* de l'existence du processus de sélection, seule l'antériorité de la sélection légitime l'explication de la présence d'un trait par son effet, comme l'a précisé Neander⁷⁶.

Bien qu'elles semblent séduisantes en proposant une validation non finaliste de la valeur explicative étiologique de la fonction, les théories étiologiques-sélectionnistes ne sont pas sans points faibles, philosophiques et conceptuels. La critique philosophique majeure qui leur a été faite est leur côté fondamentalement épiphénoménal (Mossio et al., 2009). En effet, la conservation de la validité inférentielle de l'explication étiologique de la fonction – requiert (1) la dimension temporelle de l'effet de sélection et (2) la conservation au cours du temps des conditions internes (organisme) et externe (environnement sélectif) de cet effet de sélection. Ces contraintes formelles, ainsi que la difficulté des théories étiologico-sélectionnistes à rendre compte des exaptations, ont amené à limiter la profondeur temporelle de l'effet sélectif au passé évolutif récent et ses conséquences à une « stase » évolutive (effet stabilisant de la sélection) (Neander, 2010). En d'autres termes, selon la définition étiologique de la fonction, qualifier de « fonction » l'effet d'un trait au temps t_1 nécessite que les conditions déterminant la valeur adaptative présente (t_1) de l'organisme soient identiques à celles qui ont déterminé l'adaptation à partir du temps t_0 (antériorité de l'adaptation). Dans ce cas, la relation causale entre l'effet d'un trait dans un système biologique et sa valeur sélective présente et passée est la même (les couples {trait, effet} sont identiques aux temps t_0 et t_1). Qui plus est, c'est la valeur sélective au temps t_0 qui est la cause de la sélection-conséquence, à partir de laquelle on infère la présence du trait au temps t_1 . C'est le fait que l'effet du trait soit sélectif (que le trait soit adaptatif, pour reprendre l'expression de Neander) qui est le phénomène causal à l'origine de la présence du trait. Or les théories étiologiques dénie à ce phénomène causal le qualificatif de fonction. Elles limitent donc l'attribution fonctionnelle à la

⁷⁶ Selon Garson, seule la version forte des théories étiologiques-sélectionnistes garantit à cette explication une valeur réellement causale.

stabilité temporelle de la relation causale entre les propriétés d'un trait et le fait que ce trait soit sélectionné, tout en étant incapables de rendre compte de cette relation causale. Une deuxième critique philosophique peut être spécifiquement faite à la théorie généralisée de l'effet sélectionnée. En effet, les phénomènes de rétention différentielle, au cœur de la théorie, ne se limitent pas aux êtres vivants. Si les fonctions sont des explications causales, le fait que les sciences biologiques et non, par exemple, géologiques, utilisent des fonctions devrait être légitimé par les spécificités causales de la persistance différentielle dans les systèmes biologiques. Mais, dans la théorie GSE, le type d'explications étiologiques causales fournies par la rétention différentielle est similaire dans les sciences biologiques et non biologiques, et la notion de degré de population ne résout pas ce dilemme. Même si l'on accepte la notion de degrés de connectivité au sein d'un groupe d'individus, il n'y a pas de degré de valeur explicative étiologique. Par exemple, même dans un système géologique où le degré de population est faible, le fait que les roches plus dures persistent plus que les molles parce que les plus dures ont érodé les autres lorsqu'elles se sont frottées les unes contre les autres au fil du temps est pleinement vrai. La théorie GSE est causalement trop libérale et ne correspond donc pas à l'utilisation spécifique de la fonction dans les sciences biologiques, et cette critique est applicable à l'argument sélectif dans son principe.

La seconde critique, plus conceptuelle, qui peut être faite à ces théories sélectionnistes de la fonction porte sur la question de la concordance entre les relations causales dont l'identification empirique fonde l'attribution de fonction et les relations causales qui définissent, selon ces théories, la qualité de fonction. En effet, pour qu'une théorie philosophique de la fonction rende compte de manière satisfaisante du concept de fonction dans les sciences biologiques, il faut qu'il y ait concordance entre les critères qui légitiment la fonction du point de vue philosophique et les critères utilisés par les biologistes dans leur recherche empirique d'attribution de fonction. Or, la discordance entre les théories étiologiques-sélectionnistes de la fonction et le concept de fonction utilisé en physiologie existe à deux niveaux. Tout d'abord, comme Garson le reconnaît, et comme nous l'avons montré dans le chapitre précédent, la valeur explicative étiologique attribuée à la

fonction n'est pas systématique. Ce n'est qu'une valeur explicative additionnelle à un cœur explicatif qui est la réponse aux questions « comment ça marche ? » et « à quoi ça sert ? ». Ce simple constat suffit à invalider la pertinence des théories étiologiques-sélectionnistes relativement au concept de fonction en physiologie. Ensuite, même dans le cas où une valeur explicative étiologique est attribuée à une fonction physiologique, elle ne l'est pas selon le schéma explicatif proposé par les théories étiologiques-sélectionnistes. L'attribution de fonctions biologiques étant la conséquence d'une investigation empirique des systèmes, la question se pose de ce qui doit être empiriquement validé pour justifier l'attribution de fonction à un effet. Selon les théories étiologiques-sélectionnistes, la valeur explicative étiologique est une inférence de la sélection-conséquence. Si on reprend l'exemple des rayures des zèbres, nous pouvons inférer du fait que les rayures des zèbres ont été sélectionnées le fait que des zèbres ont des rayures maintenant. Selon ces théories, ce qui doit donc être empiriquement démontré, c'est que, dans le passé, les rayures ont été sélectionnées chez les ancêtres des zèbres actuels, auquel doit s'ajouter le postulat de la persistance dans le présent de cet effet sélectif (faute de quoi je ne peux expliquer pourquoi les zébrures sont toujours présentes). Pour justifier ce postulat, qui ne peut être une inférence logique, Garson plaide pour la légitimité d'une inférence non logique du passé vers le présent (Garson, 2019) :

« If I know that zebra stripes are adaptations for deterring flies, I can infer that they probably do so today. »
(p. 38)

La question fondamentale est donc de savoir comment, empiriquement, je sais que les rayures des zèbres sont des adaptations pour repousser les mouches piqueuses. Voyons donc comment les biologistes savent ce genre de choses (T. Caro et al., 2019) :

« There is an emerging consensus among biologists that the primary function of contrasting black and white stripes on the three species of zebras is to thwart attack from tabanids, and possibly glossinids, stomoxys and other biting muscoids based on laboratory and field experiments with striped materials and on comparative

evidence. In Africa where zebras live, tabanids carry diseases fatal to zebras including trypanosomiasis, equine infectious anemia. » (p. 38)

Ce que cette citation montre est qu'attribuer la fonction de dissuasion des mouches piqueuses aux rayures zébrées est fondé sur des preuves expérimentales, de laboratoire et de terrain, que (1) les zébrures dissuadent les mouches piqueuses de piquer et que (2) ces piques sont délétères pour les zèbres. Autrement dit, l'attribution de fonction aux rayures des zèbres, même lorsque les biologistes attribuent à cette fonction une valeur explicative étiologique, repose sur la démonstration empiriquement que (1) « ça marche » et que (2) « c'est bon pour les zèbres », sans aucune référence à la démonstration empirique d'un quelconque processus sélectif passé. C'est cela, et uniquement cela, que, scientifiquement, les biologistes savent à propos des rayures des zèbres. Ce que font les biologiques pour attribuer une valeur explicative étiologique à la fonction est exactement l'inverse de ce qui fonde les théories sélectionnistes. Si je sais que les rayures zébrées dissuadent les mouches *aujourd'hui* et que c'est bon pour les zèbres *aujourd'hui*, je peux en déduire que c'était *probablement* le cas *dans le passé*. Si on examine le raisonnement suivi par les biologistes pour expliquer à partir de leur fonction la présence de traits, la valeur explicative étiologique de la fonction biologique présente n'est pas une inférence non déductive du passé vers le présent, mais une inférence non déductive du présent vers le passé, à partir du pouvoir explicatif causal des effets positifs (fonctions) actuels. Ce qui est nécessaire pour cette inférence non déductive est une théorie qui propose des explications causales métasystémiques de l'existence d'un trait (par exemple, la théorie de la sélection naturelle; mais une autre théorie, basée ou non sur la sélection, pour autant qu'elle soit vraie, convient également). Soit dit au passage, en généralisant l'effet sélectionné à des processus autres que ceux de la sélection naturelle, la théorie GSE perd complètement cette distinction entre explication systémique et métasystémique, car elle s'applique à des systèmes dans lesquels cette distinction n'a pas de sens. Mais cela souligne que l'effet sélectionné, en tant que tel – y compris dans les versions classiques – ne fournit pas de légitimation de la valeur explicative étiologique *métasystémique* qui est celle de la fonction.

Ainsi, les théories étiologiques sélectionnistes, du fait de leur faiblesse philosophique et de leur incapacité à rendre compte du processus d'attribution de fonction, et de la valeur explicative étiologique qui lui est éventuellement attribuée, ne sont pas des théories pertinentes pour la notion de fonction physiologique, au sens large – c'est-à-dire, y compris lorsque la fonction physiologique est incluse dans un énoncé explicatif étiologique de type évolutif sélectionniste, comme le montrent les exemples de la fonction des gastrolithes fossiles, étudiée au chapitre précédent, ou la fonction des rayures des zèbres, mentionnée plus haut.

2.c. L'approche organisationnelle de la fonction

Principe et définitions

L'approche organisationnelle de la fonction (AOF) a été développée récemment afin de proposer une définition de la fonction qui inclut sa dimension explicative étiologique – objectif qu'elle partage avec les approches sélectionnistes –, mais sur la base de propriétés organisationnelles des systèmes biologiques, indépendamment de toute dimension historique et sans référence à un processus sélectif. Selon ses auteurs, « l'objectif théorique fondamental de l'AOF consiste à formuler une interprétation du concept de fonction qui soit capable de rendre compte de sa dimension à la fois téléologique et normative, tout en caractérisant les fonctions comme les contributions actuelles d'un trait à l'organisation constitutive de l'organisme » (Mossio et al., 2010) (p. 163). Ce que les auteurs entendent par dimension téléologique inclut explicitement « le fait d'expliquer l'existence d'un processus en faisant référence à ses effets », (p.165) ce que Garson a appelé la « profondeur explicative » de la fonction, que j'ai nommé la valeur explicative étiologique de la fonction.

Selon l'AOF, la fonction se définit à partir de la propriété d'un trait à participer à l'autoentretien d'un système dissipatif organisationnellement clos et différencié. La notion de système dissipatif est thermodynamique, et est empruntée aux travaux de physiciens sur la thermodynamique non linéaire et la théorie des fluctuations appliquées aux systèmes biologiques.

À la différence des structures stables à l'équilibre thermodynamique, comme les cristaux, les structures qui se maintiennent dans un état énergétique stable éloigné de l'équilibre thermodynamique le font grâce à un échange continu de matière et d'énergie avec le milieu extérieur, et sont pour cela appelés « structures dissipatives ». Ces structures correspondent à un état ordonné d'organisation, localisé dans l'espace, maintenu par des contraintes dans un état éloigné de l'équilibre thermodynamique (Prigogine & Nicolis, 1971). Selon l'approche organisationnelle de la fonction, un système vivant est un système dissipatif, et c'est sur les caractéristiques de tels systèmes que doit être fondée la définition de la fonction biologique. Les auteurs illustrent la notion de structure dissipative par l'exemple – non biologique – de la flamme d'une bougie. La flamme correspond à un état éloigné de l'équilibre thermodynamique dont la stabilité – la permanence de la flamme – dépend d'une double relation causale à différents niveaux : la chaleur de la flamme est créée par la combustion de la cire de la bougie, réaction chimique qui est elle-même entretenue par la chaleur de la flamme de la bougie.

La définition de la fonction dans l'AOF implique de satisfaire trois conditions (Mossio et al., 2009; Mossio & Moreno, 2010; Saborido, 2012; Saborido et al., 2011). Ainsi, un trait type T a une fonction dans un système automaintenu S si et seulement si :

C₁ : T contribue au maintien de l'organisation O de S ;

C₂ : T est produit et maintenu sous quelques contraintes exercées par O ;

C₃ (version 1) : S est organisationnellement différencié

Cette définition initiale – que j'appelle « théorie organisationnelle de la fonction version 1 » (TOF version 1) – proposée en 2009 (Mossio et al., 2009) a été modifiée dans un article de 2011 (Saborido et al., 2011) avec une reformulation de la condition 3 (TOF version 2) :

C₁ : T contribue au maintien de l'organisation O de S ;

C₂ : T est produit et maintenu sous quelques contraintes exercées par O ;

C₃ (version 2) : S réalise une clôture organisationnelle.

Dans ces deux versions, les différentes conditions ont différents objectifs. Les conditions C₁ et C₂ ont pour objectif d'assumer la dimension « téléologique » (étiologique) et normative de la fonction, et la condition C₃ d'assurer la spécificité de l'attribution fonctionnelle à certains systèmes, notamment les organismes biologiques.

Automaintien et fonction : la relation causale circulaire

Les conditions C₁ et C₂ réalisent une relation causale circulaire entre la contribution d'un trait à l'automaintien du système – son effet – et la production du trait par le système – son existence. Dans la TOF version 1, les conditions C₁ et C₂ garantissaient ce que les auteurs avaient appelé la « clôture organisationnelle » (Mossio et al., 2009, 2010). Plus précisément, la « clôture organisationnelle » est « une relation causale circulaire entre un patron ou une structure macroscopique (ou de haut niveau) et la dynamique et les réactions microscopiques (ou de bas niveau)⁷⁷ » (Mossio et al., 2009). Dans la TOF version 2, la clôture organisationnelle a changé de définition, mais les deux conditions C₁ et C₂ demeurent inchangées. La raison fondamentale en est que ces deux conditions sont nécessaires pour garantir la relation causale circulaire entre la présence du trait et l'automaintien du système. C'est cette boucle causale qui légitime la dimension explicative étiologique de la fonction, c'est-à-dire qui, à la question « pourquoi X existe dans cette classe de systèmes ? », légitime la réponse : « parce qu'il fait Y ». Ceci soulève deux questions, l'une philosophique, l'autre conceptuelle. La première est de savoir si le fait que les conditions C₁ et C₂ soient empiriquement vérifiées suffise à garantir l'existence d'une boucle causale expliquant l'existence du trait T par son effet et, si c'est le cas, quel type d'explication étiologique – systémique ou métasystème – cette boucle causale produit. La deuxième est de savoir si l'attribution de fonction par les biologistes repose effectivement sur la vérification de ces 2 conditions, et si le type

⁷⁷ « organizational closure, *i. e.*, a circular causal relation between some macroscopic (or higher-level) pattern or structure and the microscopic (or lower-level) dynamics and reactions. » (p. 824)

d'explication étiologique produit par la clôture organisationnelle version 1 correspond à la valeur explicative étiologique attribuée à la fonction par les biologistes.

Concernant la première question, le fait que les 2 conditions C_1 et C_2 soient remplies ne suffit pas à garantir l'existence de cette relation causale circulaire. En effet, outre leurs validations indépendantes, ces deux conditions ne constituent une boucle causale que si elles peuvent être reliées par inférence : C_1 doit être une condition nécessaire et suffisante de C_2 , faute de quoi la valeur explicative étiologique est réduite à C_2 , le constat – assez trivial au demeurant, comme l'a souligné Hempel – de la présence du trait T dont le biologiste étudie la fonction éventuelle. Autrement dit, la validité explicative de la boucle causale reliant C_1 et C_2 n'échappe pas au critère d'indispensabilité fonctionnelle formulée par Hempel dans un autre contexte (Hempel, 1965). À l'appui de leur démonstration, les auteurs de la TOF détaillent deux exemples de systèmes dissipatifs automaintenus, les cellules de Bénard⁷⁸ et la flamme d'une bougie (Mossio et al., 2009). Dans ces deux exemples, il existe une réelle relation causale cyclique dans laquelle l'indispensabilité fonctionnelle est vraie. Les réactions microscopiques sont indispensables à la réalisation de la structure macroscopique et, selon les auteurs, c'est cette indispensabilité même qui permet de définir les cellules de Bénard comme des systèmes automaintenus (Mossio et al., 2009) :

« Since Bénard cells exist only in the presence of [...] the mutual causal dependence between the macroscopic pattern and the microscopic dynamics, they are an example of self-maintaining systems. » (p. 823).

Les auteurs généralisent le concept de systèmes automaintenus aux systèmes biologiques, considérant que le régime causal identifié dans les systèmes automaintenus « simples » reste identique lorsque l'on passe aux systèmes « complexes ». Cependant, à la différence des systèmes automaintenus « simples », dont les cellules de Bénard et la flamme de la bougie sont des exemples,

⁷⁸ Les cellules de Bénard – du nom du physicien français Henri Bénard, sont des cellules de mouvements circulaires de convection apparaissant dans un fluide dans certaines conditions de gradient thermique.

dans la plupart des cas, la condition d'indispensabilité n'est pas respectée. En d'autres termes, la réalisation de la condition C_1 n'est pas nécessaire à la réalisation de la condition C_2 – et, réciproquement, la réalisation de la condition C_2 n'est pas nécessaire à la réalisation de la condition C_1 . Cela ne signifie pas que les conditions C_1 et C_2 soient nécessairement fausses. Elles peuvent être vraies, mais l'absence de relation inférentielle entre les deux vide la TOF de sa valeur théorique propre, sa dimension étiologique. La formulation de la TOF est alors une description d'un état de fait, la constatation que l'attribution fonctionnelle se fait lorsque :

C_1 : T contribue au maintien de l'organisation O de S ;

C_2 : T est produit et maintenu sous quelques contraintes exercées par O ;

Dans la TOF version 1, la réalisation de C_1 et C_2 est appelée « clôture organisationnelle ». Si on entend par là le fait que C_1 et C_2 sont reliées inférentiellement (C_1 est nécessaire à la réalisation C_2), alors la boucle causale est garantie. Mais la TOF est alors confrontée à un double problème : d'une part, elle amène à attribuer des fonctions dans des systèmes non biologiques comme les cellules de Bénard (cycle de vie des nuages, brises de terre et de mer, phénomènes météorologiques correspondant à des cellules de Bénard), et elle est en ce sens trop libérale ; d'autre part, elle dénie toute légitimité à l'usage du terme de fonction lorsque la condition l'indispensabilité fonctionnelle n'est pas remplie (ce qui est bien souvent le cas dans les systèmes biologiques), et elle est en ce sens trop restrictive. L'extrapolation des propriétés des systèmes automaintenus « simples » aux systèmes automaintenus « complexes » (ou « organisationnellement différenciés ») peut donner l'illusion que la boucle causale entre C_1 et C_2 est maintenue, alors qu'en réalité elle ne l'est pas, sauf cas particuliers. Donc, le fait que les deux énoncés C_1 et C_2 soient empiriquement vérifiés ne suffit pas à garantir l'existence d'une réelle boucle causale entre C_1 et C_2 .

Si l'on confronte la TOF à la pratique scientifique, la validation empirique de la condition C_1 correspond au travail que fait effectivement le physiologiste lorsqu'il attribue une fonction à une propriété d'un trait biologique. Tous les exemples d'attribution de fonction étudiés au chapitre 1

sont correctement décrits par cet énoncé. Il n'en est pas de même pour la condition C_2 . Savoir si un trait biologique est produit et maintenu par le système biologique dans lequel il se trouve ne relève pas du travail d'attribution de fonction. Les gastrolithes peuvent avoir une fonction biologique similaire à celle des dents alors qu'ils ne sont pas produits par l'organisme. Que la TTX soit produite par l'organisme dans lequel elle est présente, ou que sa présence soit la conséquence d'une bioaccumulation, n'entre pas en considération dans l'attribution de fonction écologique à cette toxine. En fait, l'attribution de fonction est indépendante des conditions qui font que le trait étudié est présent dans le système biologique considéré. Si l'on prend l'énoncé C_2 au sens fort, les gastrolithes ne peuvent avoir de fonction biologique ; de même, la TTX ne peut avoir de fonction que si elle est produite par l'organisme. Il est toutefois possible de comprendre l'énoncé C_2 dans un sens plus large – et donc plus faible – de la simple présence ou de la maintenance du trait sous quelque contrainte du système. Ceci permet à la TOF d'attribuer une fonction biologique à ce type de trait, au prix toutefois d'un affaiblissement du lien causal entre les conditions C_1 et C_2 . Si on prend l'exemple de la TTX présente dans les organismes marins par accumulation de la toxine produite par des microorganismes présents dans l'environnement, le lien causal entre C_1 et C_2 déborde largement hors du système biologique considéré. On n'est plus dans le cadre d'une relation causale circulaire telle que celle à l'origine des cellules de Bénard.

Toutefois, selon nous, la faiblesse principale de la TOF dans sa prétention à rendre compte de la valeur explicative étiologique de la fonction ne réside pas dans la faiblesse de la boucle causale supposée entre C_1 et C_2 , mais dans ce qu'elle est censée expliquer. En effet, comme nous l'avons mis en évidence dans le chapitre 1, la valeur explicative étiologique d'une fonction biologique n'est pas de nature systémique mais métasystème. En admettant que la boucle causale postulée par les conditions C_1 et C_2 existe réellement, cette boucle causale est de nature systémique. C'est précisément pour cette raison que l'attribution de fonction à la TTX est indifférente à l'origine systémique de la présence de cette toxine (production, bioaccumulation) et ne fournit aucune explication sur les processus systémiques de cette présence. La valeur explicative étiologique de la

fonction biologique est métasystémique, alors que la boucle causale au cœur de la TOF est systémique. Celle-ci ne saurait donc rendre compte de celle-là.

La clôture organisationnelle

Bien que l'objectif de la TOF soit d'identifier la singularité des systèmes biologiques, les conditions C_1 et C_2 , qui constituent le cœur explicatif de la TOF version 1, découlent d'un principe subsumant systèmes physiques et systèmes biologiques, celui de système dissipatif organisationnellement clos. Le problème de la subsomption de la réalité biologique à une réalité physique est que, par définition, elle renonce à rendre compte de la singularité des systèmes biologiques. Si l'on considère que la fonction biologique est porteuse d'une valeur explicative spécifique des systèmes biologiques, alors vouloir rendre compte de cette valeur explicative par un principe subsumant est voué à l'échec. La TOF est fondée sur l'idée que les conditions C_1 et C_2 définissent une boucle causale particulière, propres à certains systèmes naturels. Dans la TOF version 1, ce sont les conditions C_1 et C_2 qui, entretenant une boucle causale circulaire, constituent ce que les auteurs appellent la « clôture organisationnelle ». La TOF veut légitimer les dimensions épistémologiques *spécifiques* de la fonction – téléologie, étiologie, normativité – par des conditions d'automaintenance dont elle concède qu'elles *ne sont pas spécifiques* des systèmes considérés. En effet, ces conditions se retrouvent aussi dans des systèmes dissipatifs automatisés physiques ou chimiques pour lesquels on ne fait pas d'attribution de fonction (Mossio et al., 2009; Mossio & Moreno, 2010; Saborido, 2012; Saborido et al., 2011). Ceci est exprimée de façon explicite par les auteurs qui précisent (Mossio & Moreno, 2010) :

« Whereas all biological systems appear to be self-maintaining systems [...] not all self-maintaining systems are biological systems » (p. 274).

Confrontée à cette difficulté, la TOF version 1 rajoute une condition supplémentaire, la différenciation organisationnelle. Cette condition assure la spécificité de l'attribution de fonction aux systèmes biologiques. Mais cette restriction n'apporte pas de solution à la contradiction qui est

au cœur de la TOF. On ne peut pas rendre compte de la spécificité d'une réalité en la subsumant sous un principe non spécifique. La condition C_3 (version 1) est par conséquent une restriction *ad hoc* qui permet certes à la TOF d'affirmer qu'elle n'est pas trop libérale mais n'assure pas la spécificité explicative de la fonction. La spécificité de l'attribution de fonction dans les systèmes biologiques n'est alors qu'une convention d'usage. C'est d'ailleurs ce que reconnaissent les auteurs de la TOF, lorsqu'ils constatent que le champ d'usage de termes téléologiques est plus restreint que le champ du régime causal qui les légitime. Au plus peuvent-ils justifier cette restriction d'usage aux composants d'un système (Mossio & Moreno, 2010) :

« In practice, however, we tend to use teleological terms only to characterize the role played by the differentiated parts in a self-maintaining system (and not to the role played by the system as a totality) ». (p. 274)

On peut donc considérer que la TOF1 échoue dans son objectif de fournir une légitimation causale de l'usage biologique du terme de fonction. En effet, le régime causal qui légitime la valeur normative, téléologique et étiologique de la fonction n'est pas spécifique des systèmes biologiques, dans lesquels on attribue des fonctions. L'usage terminologique ne correspond pas à la légitimation causale. Or, l'objectif de la TOF est de naturaliser, et non d'éliminer, le concept de fonction dans ce qu'il a de spécifique aux systèmes biologiques. Ceci impose de déplacer la légitimité épistémologique de la fonction de façon à ce que le champ du régime causal de la fonction coïncide avec le champ d'usage de la fonction. La TOF2 est une tentative en ce sens, avec une reformulation de la condition C_3 , qui devient la clôture organisationnelle. Dans la TOF2, le rôle de la condition C_3 reste inchangé par rapport à la TOF1 ; il s'agit de restreindre le concept de fonction à son champ d'usage, les systèmes biologiques. Cependant, le statut causal de C_3 est différent, car la clôture organisationnelle est supposée définir un régime causal spécifique des systèmes biologiques (Mossio & Moreno, 2010) :

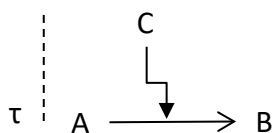
« Biological organisms realize a specific kind of causal regime that we call “organisational closure”. » (p. 271)

Bien que la terminologie de « clôture organisationnelle » ait été conservée entre les versions 1 et 2 de la TOF, sa définition et sa signification ont profondément changé. Alors que, dans la TOF version 1, la clôture organisationnelle était un principe subsumant les systèmes biologiques sous une catégorie plus vaste, les systèmes dissipatifs automaintenus, elle devient dans la TOF version 2 un principe spécifique définissant la singularité organisationnelle et causale des systèmes biologiques. La clôture organisationnelle est ce que les auteurs de la TOF appellent la clôture de contraintes (Montevil & Mossio, 2015). Une contrainte est une entité qui, tout en agissant sur un processus, demeure inchangée sur l'échelle de temps du processus considéré. De manière plus formelle, une contrainte C agissant sur un processus est ainsi définie par les auteurs (p. 7) :

« Given a process $A \rightarrow B$ (A becomes B), C is a constraint on $A \rightarrow B$, at a specific time scale τ , if and only if the following two conditions are fulfilled:

- 1) The situations $A \rightarrow B$ and $A_C \rightarrow B_C$ (i.e. $A \rightarrow B$ under the influence of C) are not, as far as B is concerned, symmetric at a time scale τ .*
- 2) A temporal symmetry is associated with all aspects of $C_{A \rightarrow B}$ with respect to the process $A_C \rightarrow B_C$, at time scale τ . ($C_{A \rightarrow B}$ those aspects of C which play a role in the above asymmetry between $A \rightarrow B$ and $A_C \rightarrow B_C$ at time scale τ . »*

La relation entre la contrainte C et le processus $A \rightarrow B$ se déroulant sur l'échelle de temps τ peut être représentée graphiquement de la manière suivante :



Comme exemples de contraintes, les auteurs citent le système vasculaire intervenant dans le flux d'oxygène dans l'organisme, ou une enzyme dans une réaction biochimique. Une contrainte a ainsi un pouvoir causal sur le devenir du processus dans lequel elle intervient (ce qui crée l'asymétrie dans la réalisation de ce processus selon que C intervient ou non), mais n'est pas altérée par ce

processus (ce qui correspond à la symétrie temporelle associée à la contrainte au cours du processus considéré). D'autre part, les contraintes peuvent être dépendantes les unes des autres, et ce sont ces relations de dépendances qui, dans certaines conditions, déterminent la clôture de contraintes. Si une contrainte C_1 est elle-même produite par un processus sous la dépendance d'une autre contrainte C_2 , alors C_1 est dite dépendante de C_2 et C_2 générative de C_1 (p. 12) :

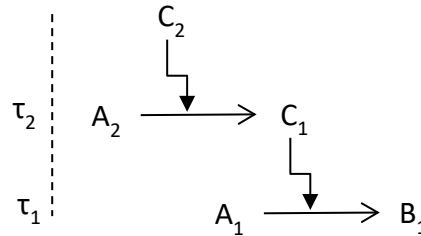
« We define a relationship of dependence between constraints as a situation in which, given two time scales τ_1 and τ_2 considered jointly, we have:

1) C_1 is a constraint at scale τ_1 ,

2) There is an object C_2 which at scale τ_2 is a constraint on a process producing aspects of C_1 which are relevant for its role as a constraint at scale τ_1 (i.e. they would not appear without this process).

In this situation, we say that C_1 is dependent on C_2 , and that C_2 is generative for C_1 . »

Cette dépendance générative entre C_2 et C_1 peut être représentée graphiquement de la façon suivante :



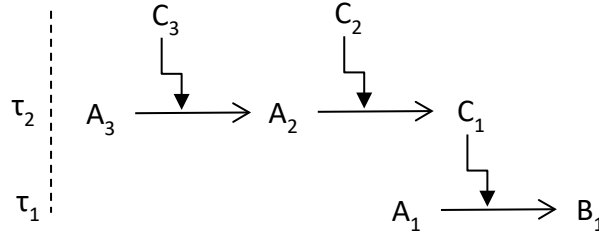
Les auteurs définissent en outre un type de dépendance particulier entre contraintes, la dépendance directe (p. 15).

« C_1 depends directly on C_2 if and only if:

1. C_1 depends on C_2 .

2. There is at least one relevant aspect of C_1 that depends on C_2 and which fulfils the following condition: none of the different processes that occur at τ_2 and contribute to the maintenance of this aspect follows the one constrained by C_2 , $A_2 \rightarrow C_1$, in physical time. »

Autrement dit, la contrainte C_1 doit être directement générée par le processus $A_2 \rightarrow C_1$, lui-même contraint par C_2 . La différence en une dépendance directe et une dépendance indirecte est illustrée par le schéma suivant :



Dans ce cas, C_1 est directement contrainte par C_2 , mais indirectement contrainte par C_3 . En effet, le processus $A_2 \rightarrow C_1$ est dépendant du processus $A_3 \rightarrow A_2$, lui-même contraint par C_3 . C_1 est donc dépendant de C_3 , mais par l'intermédiaire du processus $A_3 \rightarrow A_2$, lui-même contraint par C_2 . C_3 est donc indirectement générative de C_1 , et C_2 directement générative de C_1 . Quant aux contraintes C_2 et C_3 , elles sont indépendantes. En effet, le processus $A_2 \rightarrow C_1$ est certes dépendant de C_3 , mais C_2 est indépendante du processus $A_3 \rightarrow A_2$, et donc indépendante de C_3 .

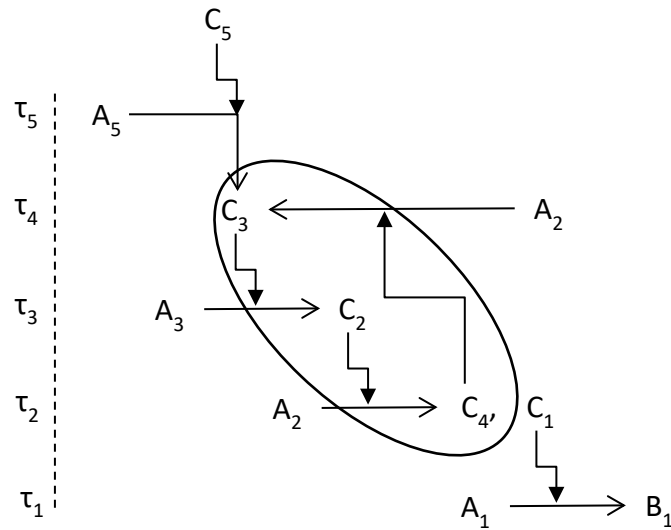
Selon les auteurs de la TOF version 2, c'est l'existence d'un réseau de contraintes mutuellement dépendantes faisant intervenir des dépendances directes qui définit la clôture organisationnelle, dans deux variantes, la clôture globale (*overall closure*) et la clôture stricte (*strict closure*) (p.16) :

« A set of constraints C realises overall closure if, for each constraint C_i belonging to C :

1. C_i depends directly on at least one other constraint belonging to C (C_i is dependent);
2. There is at least one other constraint C_j belonging to C which depends on C_i (C_i is generative). A set C which realises overall closure also realises strict closure if it meets the following additional condition:
3. C cannot be split into two closed sets. »

La condition 3 a pour objectif de ne considérer la clôture organisationnelle qu'au sein d'un même système, et non pas dans un ensemble de systèmes. Un système organisationnellement clos

réalise une clôture organisationnelle stricte. Un exemple théorique de clôture organisationnelle (stricte) est représenté dans le graphe suivant :



Les contraintes C_2 , C_3 et C_4 réalisent une clôture organisationnelle. C_4 est directement dépendante de C_2 , qui est directement dépendante de C_3 , elle-même directement dépendante de C_4 . Ces trois contraintes sont donc mutuellement dépendantes et génératives. Par contre, C_1 est dépendante de C_4 , mais n'est pas générative, et C_5 est indépendante. C_1 et C_5 ne participent donc pas à la clôture organisationnelle.

Dans la TOF version 2, la clôture de contrainte constitue un ensemble de causes efficientes déterminant un régime causal spécifique des systèmes biologiques, distinct et complémentaire du régime causal thermodynamique qui caractérise les systèmes auto-dissipatifs automaintenus. Les systèmes biologiques relèvent de ces deux régimes causals. De plus, une fonction biologique est équivalente à une contrainte soumise à clôture organisationnelle. Par exemple, dire qu'une enzyme ATPase a comme fonction de catalyser l'hydrolyse de l'ATP en ADP + Pi est équivalent à dire que l'ATPase exerce une contrainte sur le processus $ATP \rightarrow ADP + Pi$. Sur l'échelle de temps du processus, l'ATPase reste inchangée. Sur une autre échelle de temps, l'ATPase, protéine synthétisée par la cellule, est elle-même la conséquence d'un processus de transcription et de traduction d'un gène en protéine, processus soumis à d'autres contraintes.

Sans qu'il y ait de filiation identifiable entre la TOF version 2 et le travail de biologie analytique de Sommerhoff, il y a une similitude dans ces deux démarches. Bien que leurs approches soient différentes, elles convergent vers un objectif commun qui est de décrire par un réseau de causalités efficientes une spécificité organisationnelle des systèmes biologiques qui les distingue épistémologiquement des autres systèmes naturels. Elles convergent également dans l'analyse qu'elles font de l'articulation entre la spécificité organisationnelle qu'elles décrivent et les caractéristiques thermodynamiques des systèmes biologiques. Pour Sommerhoff, nous l'avons vu précédemment, c'est parce que les systèmes biologiques sont déterminés par des relations causales particulières opérant en leur sein – la corrélation directive – que ce sont des systèmes thermodynamiquement ouverts. Pour les partisans de la clôture organisationnelle, celle-ci n'est pas réductible au régime causal thermodynamique caractéristique des systèmes dissipatifs automaintenus (Montevil & Mossio, 2015) (p. 18) :

« A description of closure in terms of the causal regime of thermodynamic changes would be inadequate, since it would be unable to include constraints as such and their contribution as causal factors. »

Les deux approches convergent dans leur conclusion que vouloir décrire en termes de causalité thermodynamique la spécificité des systèmes biologiques est voué à l'échec.

Bien qu'elle conserve de la TOF version 1 la structure générale et la terminologie de « clôture organisationnelle », la TOF version 2 en est fondamentalement distincte. Son entreprise – extrêmement ambitieuse – est de définir la spécificité organisationnelle des systèmes biologiques dont découle une spécificité causale. Ceci permet de légitimer le fait que les systèmes biologiques requièrent des types d'explications particuliers. Du point de vue du physiologiste, cette entreprise philosophique est fondamentale, car le but du physiologiste est précisément d'identifier ces types de relations causales. Savoir si la clôture organisationnelle réussit effectivement dans son entreprise est par conséquent une question très importante, mais n'est pas la question qui nous intéresse ici,

qui est de savoir si cette théorie rend compte de manière satisfaisante du concept de fonction biologique.

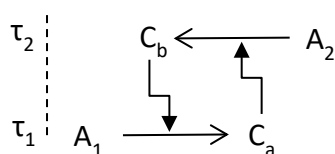
Dans la TOF version 2, la clôture organisationnelle assimile causalement une fonction biologique à une contrainte. La contrainte à un pouvoir causal qui correspond au pouvoir causal systémique de la fonction. Du point de vue du physiologiste, si une contrainte peut effectivement être assimilée à une fonction, limiter le concept de fonction aux contraintes est trop restrictif. Si les contraintes ont un pouvoir causal au sein d'un système, les processus en ont un également, et on ne voit pas sur quelle base la TOF version 2 justifie d'exclure d'attribuer des fonctions à des processus. Comme le soulignent eux-mêmes les partisans de la clôture organisationnelle, le concept de contrainte ne suffit pas à lui seul à définir la spécificité causale des systèmes biologiques. C'est le réseau de contraintes réalisant une clôture organisationnelle qui la définit. Or, il est impossible de définir la clôture organisationnelle en ne considérant que les contraintes. Le régime causal de la clôture est un réseau de processus causals interdépendants dans lesquels les processus interviennent autant que les contraintes. Si on définit la valeur explicative systémique de la fonction par sa contribution causale à l'automaintenance de la clôture organisationnelle, alors les processus doivent pouvoir être considérés comme des fonctions. D'ailleurs, les exemples d'attribution de fonction étudiés au chapitre 1 montrent que les physiologistes attribuent des fonctions à des processus (Noble, 1979). Par exemple, en physiologie cardiaque, les physiologistes attribuent une fonction au potentiel d'action cardiaque, notamment à sa durée. De même, les physiologistes parlent de la fonction énergétique des nutriments comme le glucose (Luz et al., 2008). Or, le glucose ne peut fournir de l'énergie qu'en étant hydrolysé. Cette hydrolyse se fait grâce à diverses enzymes qui, demeurant inchangées sur l'échelle de temps pertinente, sont des contraintes. Mais, sur l'échelle de temps de réalisation de la fonction, le glucose n'est pas une contrainte, mais un élément d'un processus. En fait, tant qu'il est invariant, le glucose, du point de vue de la fonction énergétique, n'est ni une contrainte ni un processus. Il n'intervient causalement dans la fourniture d'énergie à la cellule que par sa disparition par hydrolyse. C'est lorsqu'il y a rupture de symétrie que la fonction

énergétique du glucose se réalise (sur l'échelle de temps pertinente). Il en est de même pour l'ATP en tant que source d'énergie pour la cellule. C'est dans le processus $ATP \rightarrow ADP + P_i$ que la fonction énergétique de l'ATP se réalise, c'est-à-dire, contribue causalement, par l'énergie que son hydrolyse libère, à l'automaintien du système. En restreignant la fonction biologique aux seules contraintes, la TOF version 2 souffre à la fois d'une incohérence interne – car il n'y a aucune raison d'exclure les processus de la contribution causale à l'automaintien de la clôture organisationnelle – et d'une inadéquation avec le concept biologique de fonction – car les physiologistes attribuent des fonctions à des processus. Dans la logique même de la TOF version 2, il semblerait plus cohérent d'élargir la possibilité d'attribution de fonction aux processus causals déterminant l'automaintien de la clôture organisationnelle, contraintes *et* processus inclus. Enfin, l'exemple de la TTX montre que l'attribution de fonction ne doit pas être limitée aux contraintes soumises à clôture. Dans le schéma précédent, une fonction attribuée à la TTX accumulée passivement dans un organisme correspond à la contrainte C_5 , qui ne participe pas à la clôture organisationnelle

Même avec cette modification, les TOF version 2 souffre d'un autre défaut, son incapacité à remplir son objectif d'être une théorie de la fonction capable de rendre compte de sa dimension explicative étiologique. Nous avons vu précédemment que la TOF version 1 échoue dans cette tentative. En effet, même en admettant la validité – contestable – de la boucle causale réalisée par les conditions C_1 et C_2 , cette boucle causale (1) relève d'un régime causal non spécifique des systèmes biologiques et (2) ne peut fournir qu'une explication causale étiologique systémique, alors que la valeur explicative étiologique attribuée à la fonction par les biologistes est de nature métasystème. Le premier constat que l'on peut tirer de la TOF version 2 est qu'elle condamne définitivement la TOF version 1. En effet, s'il est impossible de décrire les relations causales intervenant dans systèmes biologiques en s'appuyant sur un régime causal thermodynamique, alors la clôture organisationnelle version 1, formalisée par les conditions C_1 et C_2 de la TOF version 1, ne peut rendre compte d'aucune spécificité causale des systèmes biologiques. Elle ne peut donc pas légitimer la valeur explicative de la fonction. Le problème est que la TOF version 2 conserve les

conditions C_1 et C_2 comme justification de la valeur téléologique et étiologique de la fonction. Elle s'appuie donc sur une relation causale dont elle démontre par ailleurs qu'elle relève d'un régime causal distinct de celui qui fonde la spécificité des systèmes biologiques. Si, comme l'affirment les partisans de la TOF version 2, la spécificité épistémologique des systèmes biologiques relève de la clôture organisationnelle, la valeur explicative de la fonction, spécifique des systèmes biologiques, doit être justifiée par les relations causales qui définissent la clôture organisationnelle. Il est donc nécessaire de réviser l'articulation entre les différentes conditions C_1 et C_2 avec la condition C_3 qui doit être au cœur de la définition de la fonction.

Dans le chapitre 1, nous avons vu que l'attribution de fonction par les biologistes à un trait – ou à une propriété d'un trait – dans un système biologique se fonde sur la mise en évidence empirique d'un rôle causal de ce trait – ou de cette propriété – dans le maintien de ce système dans son état « normal ». Dans le cadre de la TOF version 2, l'état « normal » est le maintien de la clôture organisationnelle. Dans ce cas, l'attribution de fonction correspond en gros à la condition C_1 remplie dans un système satisfaisant la condition C_3 , à condition de ne pas restreindre la condition C_1 aux seules contraintes relatives à la condition C_3 . Quant à la condition C_2 , on ne voit plus quel sens elle peut avoir. Elle ne sert ni à définir la clôture organisationnelle, ni à définir l'attribution de fonction. Elle ne peut non plus servir de base à la valeur explicative étiologique de la fonction, ni systémique, ni métasystème. En effet, si les conditions C_1 et C_2 ont pour objectif d'expliquer l'existence d'une fonction par son effet dans une relation causale circulaire où la fonction serait directement générative d'elle-même, l'attribution de fonction serait limitée au schéma causal suivant, où C_a et C_b sont deux contraintes :



C_b est directement générative de C_a , elle-même directement générative de C_b ⁷⁹.

Dans la logique de la TOF version 2, l'explication étiologique de la fonction correspond à l'existence d'un processus génératif d'une contrainte, processus dans lequel intervient la contrainte elle-même comme contrainte générative, mais elle n'est pas limitée à la boucle causale décrite dans le schéma précédent. Elle relève du pouvoir causal génératif de la clôture organisationnelle prise dans son ensemble. Or ce pouvoir causal génératif fait partie de la définition même de la clôture organisationnelle. Dans la TOF version 2, la condition C_2 est donc inutile.

On peut donc dire que la TOF version 2, sous réserve d'une reformulation dont nous venons d'esquisser les grands traits, peut rendre compte de manière pertinente de l'attribution de fonction biologique. Toutefois, elle échoue dans son objectif qui est de rendre compte de la dimension téléologique de la fonction et de sa valeur explicative étiologique. Concernant cette dernière, la TOF version 2 peut rendre compte d'une valeur explicative systémique de la fonction (par un réseau clos de relations causales génératives). Mais, comme nous l'avons vu dans le chapitre 1, lorsque la fonction est chargée d'une valeur explicative étiologique, celle-ci est de nature métasystémique. Quant à la dimension téléologique de la fonction, nous avons vu au chapitre 1 qu'elle ne fait que refléter la dimension téléologique apparente des systèmes biologiques. Dans la logique de la TOF version 2, naturaliser cette téléologie apparente consisterait à montrer que le régime causal défini par la clôture organisationnelle est de nature téléonomique, ce que les partisans de la clôture organisationnelle n'ont pas fait – et c'est sur ce point que l'entreprise de Sommerhoff et l'ambition de la clôture organisationnelle divergent. Le point de vue que nous soutenons, développé dans les chapitres suivants, est que la dimension téléonomique des systèmes biologiques est liée au fait qu'ils relèvent d'une double causalité, systémique et métasystémique. Si la clôture

⁷⁹ Notons au passage que ce schéma ne représente pas la clôture organisationnelle définie thermodynamiquement (cloture organisationnelle version 1), type cellules de Bénard, car dans ce cas, la boucle causale se réalise sur la même échelle de temps.

organisationnelle définit un régime causal systémique capable d'assurer l'automaintien d'un système, cela signifie que l'existence de celui-ci devient indépendante des conditions déterminantes de son origine. En contrepartie, cela signifie que le régime causal de l'existence d'un tel système ne peut fournir d'explication causale de son origine. On peut alors légitimement soutenir l'idée que l'existence d'un système réalisant une clôture organisationnelle relève d'une double causalité, le régime causal systémique de son automaintien, et le régime causal métasystémique de son origine. Mais, dans ce cas, on doit alors renoncer à fonder la valeur explicative étiologique de la fonction sur la clôture organisationnelle. En effet, si la clôture organisationnelle définit une forme particulière de régime causal, celui-ci est de nature systémique. La TOF version 2 est alors une version élaborée d'une théorie du rôle causal de la fonction, et non une théorie étiologique de la fonction.

3. Les approches systémiques et dispositionnelles

3.a. La théorie du rôle causal de Cummins

En 1975, Robert Cummins propose une définition de la fonction qui n'a rien de spécifique à la biologie, mais qui a vocation à rendre compte de façon adéquate des attributions fonctionnelles faites par les biologistes (Cummins, 1975). L'approche de Cummins se distingue fondamentalement des approches étiologiques par le fait qu'elle dissocie la question de la réalisation de la fonction de la question de l'existence d'une entité fonctionnellement caractérisée. Pour Cummins, depuis les approches de Hempel et Nagel, le problème philosophique de la fonction a été formulé sur la base de l'association entre les deux assertions suivantes :

- (a) le fait qu'une entité réalise une fonction correspond au fait que cette entité, présente dans un système donné, a certains effets qui contribuent aux performances de ce système ;
- (b) le but de la caractérisation fonctionnelle en sciences est l'explication de la présence d'une entité fonctionnellement caractérisée dans un système biologique.

L'objectif des approches étiologiques de la fonction, depuis les tentatives nomologico-déductives de Hempel et Nagel et l'approche sélectionniste de Wright, est de fusionner ces deux assertions dans une définition de la fonction qui relie logiquement (a) et (b). Or, dit Cummins, il n'y a aucune raison de considérer que le problème philosophique de la fonction consiste en la fusion entre ces deux assertions. Au contraire, poser comme objectif philosophique cette fusion obscurcit la question de la valeur explicative de l'attribution fonctionnelle. L'objectif de Cummins est donc de clarifier la question de l'attribution de fonction, correspondant à l'affirmation (a). Pour Cummins, la question posée par l'assertion (b) relève d'un autre mode explicatif, épistémologiquement indépendant du mode explicatif de l'attribution fonctionnelle (a) (Cummins, 2002).

L'approche de Cummins se focalise donc sur l'analyse philosophique de la question de l'attribution de fonction, indépendamment de la valeur explicative étiologique que peut avoir la fonction attribuée. La fonction est donc fondamentalement un effet, mais, comme l'avait déjà noté Nagel, considérer la fonction comme un simple effet ne permet pas de faire la différence entre un effet fonctionnel et un effet accidentel. La définition de Cummins reprend des bases posées par la définition nomologique-déductive de Nagel, le fait que l'attribution fonctionnelle d'un trait donné dépende de sa contribution au fonctionnement d'un système, ce qui permet, on l'a vu, de discriminer effet fonctionnel et effet accidentel. Cependant, dans la définition de Nagel, la fonction est définie comme une condition *nécessaire* aux performances du système. Cummins remplace la condition nécessaire par une condition moins restrictive, le concept de rôle causal.

Littéralement, la définition de Cummins est la suivante (D. Buller, 1999) :

« x functions as a Φ in s (or, the function of x in s is to Φ) relative to an analytical account A of s's capacity to Ψ just in case x is capable of Φ -ing in s and A appropriately and adequately accounts for s's capacity to Ψ by, in part, appealing to the capacity of x to Φ in s. » (p. 76)

La formulation initiale de Cummins n'est pas d'une immédiate clarté, mais elle répond à la nécessité d'une formulation logique qui soit capable de répondre aux objections qui peuvent lui être faites. Notons d'emblée que dans la définition de Cummins l'attribution fonctionnelle d'un trait (la fonction Φ d'un trait x) ne reprend pas la condition nécessaire (le fait que la présence de x dans le système s soit nécessaire à la réalisation de Ψ par s), mais la remplace par la notion moins restrictive de contribution à l'activité ou à la capacité du système (la capacité de s de réaliser Ψ). Ce choix a plusieurs conséquences, notamment le fait que, en renonçant à la condition nécessaire, Cummins renonce à inférer de sa définition de la fonction une explication de type étiologique. L'attribution de fonction dépend de l'étude analytique du système. Celle-ci consiste à décomposer le système en ces divers composants et à analyser en quoi les propriétés fonctionnelles des différents composants du système, compte tenu de la structure du système, expliquent les capacités du système pris dans son ensemble. La capacité fonctionnelle du système est alors une propriété émergente qui découle des capacités fonctionnelles de ses composants.

On peut donc dire que le principe de l'attribution de fonction selon Cummins – le fait de dire qu'un trait donné a une fonction donnée F dans un système – dépend du fait que le trait en question est un composant d'un système et que l'analyse fonctionnelle du système montre que les propriétés F du trait en question contribuent à la capacité fonctionnelle du système ou, autrement dit, que F a un rôle causal dans la capacité fonctionnelle du système. Ainsi, l'attribution de fonction selon Cummins se base sur la notion de système, découle de l'étude analytique (ou analyse fonctionnelle) du système, et se base sur la notion de rôle causal, qui explique le fonctionnement d'un système par les propriétés des composants du système et leurs interrelations fonctionnelles. On peut également noter dans la formulation de Cummins l'utilisation équivalente de « avoir une fonction » et de « fonctionner », ce qui n'est pas le cas dans les approches étiologiques sélectionnistes de la fonction. Pour Cummins, l'explication fonctionnelle se limite à l'explication de comment le système fonctionne, ce qu'il a formulé avec l'expression « How does it works ? », et ne répond pas à la question de la raison de l'existence du trait (Cummins, 2002). Pour les partisans des théories

étiologiques de la fonction, l'expression « explication fonctionnelle » signifie autre chose, la réponse à la question « why is it here ? », parfois dénommée « profondeur explicative de la fonction » (Garson, 2019). Pour les tenants de la définition étiologique sélectionniste de la fonction, il n'y a pas d'équivalence entre « fonctionner » et avoir une « fonction ».

Une des critiques faites à la théorie de Cummins est qu'elle renonce à la profondeur explicative de la fonction, qui découle de l'abandon de la condition nécessaire. Mais, pour Cummins, cet abandon n'est pas une faiblesse mais la force de sa théorie. Une autre critique de la théorie de Cummins est que sa valeur normative est très faible. Si elle permet de distinguer effet fonctionnel et effet accidentel, on lui reproche de ne pas être capable de rendre compte de dysfonctionnements ou de la dysfonction. Or, le concept de dysfonction ou de malfonction est important en biologie et notamment en physiologie. Ce manque de valeur normative est souvent présenté comme le principal point faible de la fonction au sens causal (Godfrey-Smith, 1994; Krohs, 2010; Millikan, 1984, 1989).

Du point de vue du physiologiste, la théorie de Cummins est très satisfaisante. Le grand mérite de Cummins est d'avoir dissocié la question de l'attribution de fonction, qui est la seule approche sur laquelle fonder une définition pertinente de la fonction biologique, de la question de la valeur explicative étiologique de la fonction. Comme nous l'avons vu au chapitre 1, les physiologistes, et les biologistes en général, ne définissent pas de manière explicite ce qu'est une fonction biologique, et c'est la méthodologie que les physiologistes utilisent pour attribuer, ou non, des fonctions qui permet de définir ce qu'est, du point de vue d'un physiologiste, une fonction biologique. Or, ce que font les physiologistes pour attribuer une fonction – même lorsqu'ils attribuent à cette fonction une valeur explicative étiologique – correspond fondamentalement à l'étude analytique décrite par Cummins. La fonction biologique correspond avant tout à un rôle causal dans le fonctionnement d'un système, et c'est là le cœur de la valeur explicative – fonctionnelle – de la fonction. Même un farouche partisan des théories sélectionnistes comme Garson reconnaît que, dans la majorité des cas, les biologistes utilisent le terme de fonction au strict

sens de rôle causal, sans référence à une dimension explicative étiologique de la fonction (Garson, 2019). Cummins a également raison lorsqu'il affirme que les explications de type étiologique relèvent d'un mode explicatif distinct et épistémologiquement indépendant de celui de l'attribution de fonction. Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, alors que l'attribution de fonction, et sa valeur explicative fonctionnelle, relèvent d'un régime causal systémique, lorsqu'une valeur explicative étiologique est attribuée à la fonction, celle-ci relève d'un régime causal métasystémique.

Toutefois, malgré tous ces mérites, la théorie du rôle causal laisse le physiologiste quelque peu sur sa faim. En effet, le physiologiste, en attribuant une fonction, ne se limite pas à expliquer « comment ça marche », mais prétend aussi expliquer « en quoi ça aide » ; comme l'a formulé Harvey, la fonction n'est pas simplement l'action. La fonction a une dimension normative qui va au-delà de la normalité faible incluse dans la définition de Cummins (Roux, 2014, 2020). Pour la défense de Cummins, on pourrait arguer que si l'attribution de fonction requiert la notion de normalité, il n'entre pas dans les objectifs de l'étude des fonctions de définir cette normalité, et encore moins de la légitimer. Comme l'a dit Canguilhem, « *aucun physiologiste ne contestera qu'il donne seulement un contenu au concept de norme biologique, mais qu'en aucun cas il n'élabore ce qu'un tel concept inclut de normatif* » (Canguilhem, 1966) (p. 82). On peut donc valablement considérer que la question de la normalité de la fonction, comme la question de sa valeur explicative étiologique, sont extérieures au concept de fonction *sensu strictu*. La théorie du rôle causal est alors une théorie *a minima* de la fonction biologique. Elle rejette hors du champ de la fonction biologique des questions que les physiologistes eux-mêmes ont considérées comme philosophiquement problématiques, en particulier le postulat téléonomique auquel se réfère le travail d'attribution de fonction. En outre, une valeur explicative étiologique de type métasystémique est plus ou moins fréquemment attribuée à la fonction, une fois celle-ci identifiée, et, dans le cas de travaux de biologie évolutionnaire, c'est cette valeur explicative qui est l'objectif du travail d'attribution de fonction. Par conséquent, comment une explication de type causal systémique peut être chargée d'une valeur explicative

étiologique métasystémique relève d'une théorie de la fonction biologique, point que n'aborde pas l'approche de Cummins.

3.b. Les théories dispositionnelles

Les théories qualifiées de dispositionnelles, dites en anglais « *forward-looking* », partagent avec la théorie de Cummins l'idée que la fonction biologique en tant que telle n'a pas de valeur explicative étiologique, et s'opposent ainsi à l'approche de Wright et des théories étiologiques sélectionnistes qui en découlent, dites « *backward-looking* ». Pour ces théories, une fonction biologique est fondamentalement une contribution causale d'une entité présente dans un système biologique à un état futur de ce système, état futur qui peut ne pas se réaliser. On peut donc dire qu'une fonction biologique est la manifestation d'une disposition à contribuer causalement à un état donné futur d'un système biologique. L'attribution d'une fonction biologique est donc basée sur la description d'un état présent du système qui fait nécessairement mention d'un état futur de ce système (« *forward-looking* »), alors que, pour les théories sélectionnistes, une fonction biologique est basée sur la description d'un état présent du système en référence à un état passé de ce système correspondant au processus sélectif (« *backward-looking* »). Les théories dites en anglais « *forward-looking* » et « *backward-looking* » peuvent être appelées respectivement théories prospectives et théories rétrospectives de la fonction. Nous présenterons deux variantes des théories dispositionnelles ou prospectives, celle de Christopher Boorse, et celle de Bigelow et Partegger, qui diffèrent sur la nature de l'état futur auquel se réfère la fonction biologique.

Les fonctions comme actions dirigées vers un but

Dans un article publié en 1976 et intitulé « Wright on functions », Boorse s'oppose à l'approche de Wright et entend réhabiliter le concept de fonction comme « action dirigée vers un but » (Boorse, 1976). Boorse s'appuie sur la notion de fonction physiologique pour réfuter l'idée que la valeur explicative de la fonction est essentiellement étiologique :

« The fact is that in talking of physiological functions, [pre-evolutionary physiologists] did not mean to be making historical claims at all. » (p.74).

Par exemple, ce que Harvey veut dire lorsqu'il dit que la fonction du cœur est d'assurer la circulation du sang, c'est que le but de l'action du cœur est de faire circuler le sang dans l'organisme. Les théories étiologiques sélectionnistes sont donc historiquement improbables. La valeur explicative du concept de fonction biologique est ce que Boorse appelle une « explication opérationnelle ». La fonction explique comment fonctionne un système dirigé vers un but. Boorse propose donc la définition suivante de la fonction :

« X is performing the function Z in the G-ing of S at time t means:

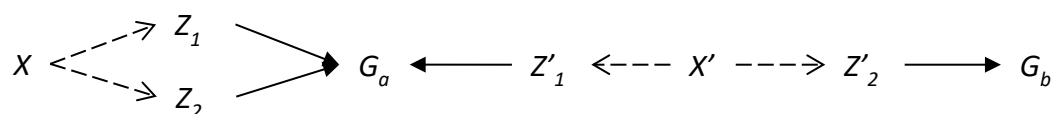
at t, X is Z-ing and the Z-ing of X is making a causal contribution to the goal G of the goal-directed system S. » (p. 80)

Une fonction biologique est donc une contribution causale, et celle-ci peut être, comme dans l'approche de Cummins, ni nécessaire ni suffisante. La spécificité explicative de la fonction réside dans le fait qu'elle explique comment une entité X contribue à la réalisation d'un but. Ceci requiert de préciser ce que l'on entend par « système dirigé vers un but ». Pour Boorse, la notion de « but » n'est pas « l'utilité », ou le fait que l'action soit « bonne » pour l'organisme – et, dans certaines circonstances, la réalisation du but peut être délétère – ou la « *fitness* reproductive ». Il se peut certes que ce « but » coïncide avec ces différentes notions, mais la caractérisation d'un système « dirigé vers un but » se fonde sur des propriétés organisationnelles spécifiques qui sont fondamentalement, selon Boorse, l'existence de variables coenétiques et de corrélations directives telles qu'elles ont été formulées par Sommerhoff. Pour Boorse, le but est objectivé par des propriétés organisationnelles et systémiques – des relations causales particulières au sein d'un système –, indépendamment de toute référence à un processus évolutif ou historique. Boorse modifie légèrement l'approche de Sommerhoff en précisant que, dans un système dirigé vers un but, il n'est pas possible d'identifier un but unique en relation avec lequel les traits des organismes ont des fonctions. Il est en effet

impossible, dans la plupart des cas, d'identifier des mécanismes qui ne contribuent à la réalisation que d'un seul but identifiable. Une fonction biologique contribue en réalité à plusieurs buts.

« *Individuals are goal-directed systems whose behavior contributes to various goals.* » (p. 79)

D'autre part, Boorse distingue les significations des deux assertions suivantes : « *la* fonction de X est Z » et « *une* fonction de X est Z ». Dans le premier cas, l'action Z de X est la seule contribution causale de X à l'accomplissement d'un but G, alors que dans le second, Z est une des actions de X qui contribue causalement à l'accomplissement de G. On peut représenter graphiquement les relations causales envisagées par Boorse de la manière suivante, où X, X' est un ensemble de traits et Z_i, Z'_i leurs actions respectives, et G_a et G_b deux buts d'un système donné contenant X et X'. Les flèches en pointillé représentent les relations entre les traits et leurs actions, et les flèches pleines les contributions causales des actions à l'accomplissement d'un but du système.



Selon Boorse, Z_1 est *une* fonction de X dans la réalisation de G_a , Z_1 est *la* fonction de X' dans la réalisation de G_a , et Z_2 est *la* fonction de X' dans la réalisation de G_b .

Les fonctions comme propensions

Dans un article initialement publié en 1987 et intitulé « *Functions* », Bigelow et Pargetter ont proposé une version modifiée de la théorie de Boorse (Bigelow & Pargetter, 1999). La différence principale entre ces deux approches réside dans la définition du « but » vers lequel le système est dirigé. Pour Bigelow et Pargetter, comme pour Boorse, une fonction biologique ne se définit pas par rapport à un événement passé mais par rapport à un événement futur. Un énoncé de type « la fonction de X est Z » est une description d'un état présent, fait au temps t , qui fait mention d'un état futur, réalisé au temps t' , avec $t < t'$. Qui plus est, l'état futur auquel l'énoncé fonctionnel se réfère peut ne pas se réaliser. Par exemple, l'énoncé « la fonction du dard des abeilles est de piquer »

fait référence à un état futur possible – le fait que l’abeille utilise son dard – mais il se peut qu’une abeille n’utilise jamais son dard (c’est d’ailleurs majoritairement le cas). Bigelow et Pargetter affirment donc :

« When we describe the function of something in the present, we make reference to a future event or effect which, in some cases, will never occur. Hence, prima facie, we cannot really be describing any genuine, current property of the character. » (p. 97)

Le but auquel se réfère l’énoncé fonctionnel est cet évènement futur. Les fonctions biologiques peuvent donc être vues comme des dispositions d’un système à l’accomplissement d’un but. Plus précisément, la fonction est une disposition à contribuer causalement à l’accomplissement d’un but. Comme dans les autres théories prospectives, la difficulté est de formuler de façon objective le but à accomplir. Dans les théories étiologiques sélectionnistes, le but apparent du système est défini de façon rétrospective ; c’est la conséquence du processus de sélection naturelle, et la fonction présente est définie comme la conséquence d’un processus sélectif passé, la contribution à la *fitness* passée des ancêtres des porteurs de la fonction présente. Or, soulignent justement Bigelow et Pargetter, cette référence rétrospective à la *fitness* passée laisse de côté la réelle relation causale qui permet de relier la fonction et la sélection, qui est la contribution, à un temps donné t , de la fonction à la sélection. Cette contribution causale de la fonction au processus sélectif est la contribution de la fonction à la *fitness* de l’organisme, définie, en gros, comme la capacité de survie et de reproduction différentielles. On peut donc définir la fonction actuelle (au temps t) comme la contribution causale à la *fitness* actuelle (au temps t) du système porteur de la fonction. Les conséquences de la réalisation de la fonction sont une augmentation de la *fitness*. Or, la *fitness*, en tant que cause de la sélection, est un concept « dirigé vers le futur », dont la conséquence est

l'augmentation probabiliste de la survie et de la reproduction⁸⁰. Ainsi, Bigelow et Pargetter reprennent des théories étiologiques sélectionnistes le concept de *fitness* comme but apparent de la fonction biologique, mais en opérant un renversement temporel de la relation entre *fitness* et fonction. La fonction biologique n'est plus la conséquence d'une *fitness* passée. La valeur explicative de la fonction est sa contribution causale présente à la *fitness* de l'organisme.

« Something has a (biological) function just when it confers a survival-enhancing propensity on a creature that possesses it. » (p. 108)

« Functions can be ascribed to components of an organism, in a descending hierarchy of complexity. We can select a subsystem of the organism, and we can ascribe a function to it when it enhances the chances of survival in the creature's natural habitat. Within this subsystem, there may be a subsystem. And this may be said to serve a function if it contributes to the functioning of the system that contains it. [...] And so on. » (pp. 108-109)

Dans la théorie de propension, les fonctions sont, par nature, des dispositions. Elles confèreraient une propension à une augmentation des chances de survie d'un organisme dans son habitat « normal », même si l'individu ne survit pas ou ne se trouve jamais dans son habitat normal. L'attribution de fonction dépend donc des conditions dans lesquels la contribution causale à l'augmentation des chances de survie se fait – l'habitat normal –, et cette contribution causale est, d'autre part, probabiliste. Les fonctions biologiques sont des explications à la survie différentielle. Rétrospectivement, cette augmentation de probabilité de survie se manifeste de manière statistique,

⁸⁰ Il est possible de définir rétrospectivement la *fitness*, comme le constat statistique d'une augmentation de la survie, ou l'augmentation de la fréquence d'un allèle dans une population. Mais si la *fitness* est définie de manière uniquement rétrospective, l'énoncé du mécanisme fondamental de la sélection naturelle, « *the survival of the fittest* » est une tautologie. Par conséquent, disent Bigelow et Pargetter, la *fitness* ne peut pas être définie de manière uniquement rétrospective.

mais Bigelow et Pargetter font des probabilités une interprétation en termes de propension. La propension est une manière d'interpréter la probabilité d'occurrence d'un évènement comme une causalité indéterministe, comme l'a formulé par exemple Karl Popper dans son ouvrage intitulé « *A word of propensities* » (Popper, 1990). Dans une causalité déterministe, un évènement est une cause s'il entraîne l'occurrence de la conséquence avec une probabilité de 1. Dans une interprétation causale non strictement déterministe, un évènement est une cause s'il entraîne l'occurrence de la conséquence avec une probabilité non nulle, mais pas nécessairement égale à 1. Cette probabilité peut être inférieure ou égale à 1. Une propension est une propriété associée à une causalité de probabilité non nulle, mais inférieure à 1. Interpréter une fonction biologique comme une propension permet à Bigelow et Pargetter de conférer à la fonction un rôle causal même si la conséquence de la fonction ne se manifeste pas.

Fonctions physiologiques et théories dispositionnelles

Du point de vue du physiologiste, les théories dispositionnelles sont très attrayantes. Boorse se réfère d'ailleurs explicitement à la manière dont les physiologistes utilisent le concept de fonction, et la valeur explicative qu'ils lui attribuent, pour réfuter la théorie de Wright. Le cœur conceptuel de la fonction physiologique et de sa valeur explicative est opérationnel et non étiologique. En définissant la fonction comme une action dirigée vers un but, les théories dispositionnelles complètent, si l'on peut dire, la théorie du rôle causal, et cette définition correspond fondamentalement à ce que les physiologistes entendent par fonction biologique. Cela dit, en soi, il n'y a dans cette affirmation rien de particulièrement nouveau. Goblots, par exemple, avait déjà formulé ainsi le travail du physiologiste plus d'un demi-siècle auparavant (Goblots, 1922), et c'est ce qu'avait en tête Pittendrigh lorsqu'il a forgé le terme « téléonomique » (Pittendrigh, 1958). La question fondamentale est de définir ce que l'on entend par « téléonomique », ou « but », comment on légitime ce concept, et comment on distingue les systèmes qui sont téléonomiques – dans lesquels on attribue des fonctions – de ceux qui ne le sont pas. Les deux variantes des théories

dispositionnelles présentées proposent deux modes de légitimation du « but », l'une systémique, l'autre métasystémique.

Selon Bigelow et Pargetter, c'est cette interprétation de la fonction comme propension qui distingue principalement leur théorie de celle de Boorse. Cependant, il existe une autre différence importante entre la théorie de Boorse et celle de Bigelow et Pargetter. Dans la première, l'état futur du système auquel se rapporte la fonction est défini par des propriétés organisationnelles particulières systémiques – l'existence de variables coenétiques et de corrélations directives –, sans aucune référence à un processus de type métasystémique. Dans la seconde, l'état futur du système est le processus de survie et de reproduction différentielle, qui sont des mécanismes métasystémiques – les mécanismes fondamentaux de l'évolution par sélection naturelle. Dans l'approche de Bigelow et Pargetter, la dimension téléonomique de la fonction est légitimée, comme dans les théories sélectionnistes étiologiques, par la théorie de la sélection naturelle, ce qui est fondamentalement différent de la légitimation du but dans l'approche de Boorse. Par conséquent, la critique faite par Boorse aux théories sélectionnistes – leur improbabilité historique – est également valable pour la théorie de Bigelow et Pargetter. Ainsi, si les théories dispositionnelles ou prospectives ont bien saisi le cœur conceptuel de la fonction physiologique, tant dans le processus d'attribution de fonction par le physiologiste que dans la valeur explicative « opérationnelle » que celui-ci associe à la fonction attribuée, elles divergent fondamentalement dans leur tentative de légitimation de la dimension téléonomique de la fonction, et échouent à en donner une identification claire.

Boorse fonde la légitimation systémique du caractère téléonomique des processus biologiques – comme avant lui Nagel et Hempel – sur l'existence de relations causales particulières formulées par Sommerhoff. Or, la formulation de Sommerhoff, pour intéressante qu'elle soit, est complexe, difficile à manipuler, sujette à discussion et – comme Boorse le reconnaît lui-même – ne permet pas de distinguer de manière univoque les systèmes téléonomiques de ceux qui ne le sont pas. En effet, même en admettant que l'existence de variables coenétiques et de corrélation directive

permet d'identifier un processus téléonomique, on voit mal comment on peut, sur cette base, identifier les limites d'un système téléonomique dans lequel opèrent des processus téléonomiques. Si, pour Boorse, il est indiscutable qu'un individu est un système téléonomique, il « croit » qu'un écosystème – ou une espèce – n'en est pas un. On peut être intuitivement d'accord ou pas avec Boorse, mais, dans un écosystème comme dans un organisme, des processus téléonomiques opèrent – ne serait-ce que parce que l'écosystème contient des organismes qui déterminent l'état de l'écosystème. Distinguer objectivement un système téléonomique (par exemple, un individu) d'un système non téléonomique (par exemple, une espèce ou un écosystème) nécessiterait de définir de manière formelle comment doit s'articuler un ensemble de variables coenétiques directivement corrélées pour définir un système « directivement clos », ce que ni Sommerhoff ni Boorse ne font. Par conséquent, sur la question de la légitimation du postulat téléonomique, qui est un point philosophiquement fondamental, l'approche de Boorse ne va guère plus loin que celles de Nagel et de Hempel. Quant à la discussion de Boorse sur la distinction entre « la » fonction et « une » fonction, elle est, du point de vue du physiologiste, sans intérêt.

L'assimilation faite par Bigelow et Pargetter du « but du système » à la survie différentielle pose également problème, et, dans leur approche propensionnelle de la fonction, Bigelow et Pargetter échouent à identifier la spécificité téléonomique de la fonction. Ils associent cette spécificité au fait qu'une fonction fait référence à un état futur probabilistiquement possible, mais non certain. Par conséquent, pour eux, une fonction ne pourrait pas être une « propriété véritable » d'un caractère. Or, du point de vue du physiologiste, comme nous l'avons vu au chapitre précédent, une fonction est bel et bien une « propriété véritable », même s'il s'agit d'une propriété particulière. En réalité, Bigelow et Pargetter confondent « but » et « état futur ». Une propriété, qu'elle soit une fonction biologique ou une propriété chimique ou physique, se définit en référence à un état futur, qui peut ou non se réaliser. Une propriété chimique est définie comme la capacité d'une substance à réagir avec une autre substance en formant une nouvelle substance. Ainsi, le dioxygène a des

propriétés oxydantes, par exemple la propriété d'oxyder l'acétaldéhyde en acide acétique selon la réaction suivante :



Or, la plupart des molécules de dioxygène ne réagissent pas avec une molécule d'acétaldéhyde, et il est possible de formuler les propriétés oxydantes de l'O₂ dans les mêmes termes qu'utilisent Bigelow et Pargetter pour formuler le fait que le dard des abeilles a la propriété de piquer. Ce que formulent Bigelow et Pargetter dans leur référence à un état futur, ce n'est pas la spécificité de la fonction mais les caractéristiques d'une propriété, que celle-ci soit, ou non, qualifiée de fonction biologique. Grossièrement, ce que Bigelow et Pargetter définissent, c'est une capacité d'action, et non une fonction biologique. Or, comme le dirait Goblot, la différence entre les propriétés oxydantes de l'O₂ et les propriétés du dard des abeilles, c'est que le dard des abeilles est fait « pour » piquer, alors que le dioxygène n'est pas fait « pour » oxyder l'acétaldéhyde. Ce n'est pas la référence à un état futur qui fait la spécificité téléonomique de la fonction, mais la manière particulière – le « pour » – dont se fait cette référence. Quant à l'interprétation causale d'une conséquence probabiliste sous forme de propension, pour intéressante qu'elle soit, elle n'a rien de spécifique à la fonction. Bigelow et Pargetter échouent donc à définir la spécificité téléonomique et causale de la fonction biologique. En réalité, en assimilant la notion de « but » à celle de survie différentielle, la question que Bigelow et Pargetter abordent, mais sans véritablement la traiter de front, n'est pas celle de la dimension téléonomique de la fonction, mais celle de la manière dont une propriété systémique peut contribuer à un processus métasystème. C'est en effet, comme nous l'avons vu au chapitre précédent, en conférant à une fonction biologique, identifiée comme une capacité opérationnelle systémique, une valeur causale adaptative sélective que les biologistes peuvent – dans le cadre de la théorie de l'évolution par sélection naturelle – élaborer un scénario explicatif de l'existence métasystème d'un trait porteur de fonction.

4. Le concept de fonction et les théories de la fonction

L'analyse de la production scientifique présentée au chapitre 1 a permis de cerner le cœur conceptuel de la notion de fonction physiologique. De manière très résumée, une propriété d'un trait présent dans un système biologique est considérée comme une fonction physiologique si elle contribue de manière causale au maintien de ce système dans un état qui lui est favorable. L'attribution de fonction repose donc sur la mise en évidence empirique de cette contribution causale, travail qui requiert un postulat téléonomique, « en vue de quoi » la fonction opère. La valeur explicative de la fonction physiologique découle de cette investigation empirique – qui est l'objet de la recherche physiologique –, et correspond à la contribution causale de la propriété étudiée à l'état du système, ce que Boorse a nommé « explication opérationnelle ». Une valeur explicative additionnelle quant à l'origine du trait porteur de fonction est parfois donnée à une fonction, une fois celle-ci attribuée, ce que Hempel a nommé de manière ambiguë « explication fonctionnelle », et Garson « profondeur explicative », et que nous appelons pour plus de clarté « explication étiologique métasystémique ». En effet, cette valeur explicative concerne l'origine métasystémique, et non systémique, du trait porteur de fonction. Les deux questions philosophiques que posent le concept de fonction sont par conséquent la raison d'être et la nature du postulat téléonomique d'une part, et le fondement de la valeur explicative étiologique de la fonction d'autre part. Les différentes théories de la fonction ont abordé ces deux points de différentes façons, d'une part sur la manière dont peut être légitimé le postulat téléonomique, et d'autre part sur l'importance et la nature de la valeur explicative étiologique de la fonction.

Concernant la valeur explicative étiologique de la fonction, les théories étiologiques font fausse route. En effet, conceptuellement, une fonction biologique, n'est pas, fondamentalement, l'explication de la présence d'un trait porteur de fonction. Ceci invalide les théories étiologiques sélectionnistes, et la prétention de l'approche organisationnelle de la fonction de légitimer la valeur explicative étiologique de la fonction. Certes, les théories étiologiques sélectionnistes sont fondées sur un énoncé étiologique qui, dans son principe, est vrai dans le monde darwinien. Selon la théorie

de Darwin, par hypothèse, la présence d'un trait dans un organisme s'explique comme la conséquence d'un processus de sélection. Mais les définitions étiologiques de la fonction ne sont que des formulations appauvries d'un véritable énoncé étiologique formulé selon la théorie standard de l'évolution par sélection naturelle. Comme définition de la fonction, les théories étiologiques sélectionnistes sont, comme l'a noté Boorse, historiquement improbables, et, causalement épiphénoménalistes. En effet, la propriété qui confère à un trait donné sa valeur adaptative, qui est la cause de la sélection, n'est pas, selon ces théories, une fonction ; celle-ci n'en est que la conséquence. Enfin, ces théories définissent une fonction biologique par des critères qui n'ont aucune correspondance avec les critères d'attribution de fonction par les biologistes, y compris lorsque ceux-ci cherchent à produire des énoncés explicatifs étiologiques. Quant à la théorie organisationnelle de la fonction, même si l'on admet la validité de la boucle causale qui permet de relier causalement l'effet systémique du trait porteur de fonction et la production ou la maintenance de ce trait – ce que nous contestons –, cette boucle causale ne produit qu'une explication étiologique systémique, alors que la valeur explicative étiologique que les biologistes attribuent à une fonction biologique est métasystémique.

Les théories systémiques – dans lesquelles on peut inclure l'approche organisationnelle de la fonction une fois débarrassée de sa prétention à légitimer des énoncés étiologiques – sont beaucoup plus en accord avec le concept de fonction physiologique tel que les biologistes l'utilisent. Identifier une fonction biologique dans un organisme est en effet, avant tout, identifier une propriété, ou un ensemble de propriété d'un trait, et mettre en évidence leur contribution à l'existence de cet organisme : il s'agit d'identifier *comment* ces propriétés opèrent et *en vue de quoi* elles opèrent. Sur le « *comment* », les théories systémiques convergent sur l'idée d'une contribution causale, bien qu'elles aient plus ou moins détaillé ce qu'elles entendent par là. Les théories les plus fouillées sont la théorie du rôle causal de Cummins, et l'approche organisationnelle de la fonction version 2. La théorie de Cummins définit le rôle causal à partir d'un mode d'investigation et d'explication, l'explication analytique, qui correspond bien à ce que le physiologiste appelle depuis Fernel « l'étude des

fonctions ». L'approche organisationnelle de la fonction version 2, avec le concept de clôture de contraintes, tente de définir un mode de relations causales particulières, spécifiques aux systèmes biologiques. On peut dire que l'ambition de la formulation du concept de clôture de contraintes est de définir une ontologie organisationnelle propre aux systèmes biologiques, si on entend par là la description explicite des relations causales qui caractérisent la singularité organisationnelle des systèmes biologiques et permettent, dans le cas de la clôture stricte, d'en définir les limites. Ces deux approches, l'une méthodologique, l'autre ontologique, sont mutuellement compatibles. Toutefois, au sein de cette ontologie organisationnelle, restreindre les fonctions aux seules contraintes est, nous l'avons vu précédemment, trop restrictif.

Sur la question du « en vue de quoi » les fonctions opèrent, par contre, les approches systémiques divergent. Conceptuellement, le postulat téléonomique est une exigence méthodologique qui structure le travail du physiologiste. La question philosophique est donc de justifier la rationalité de ce postulat en le débarrassant de toute connotation finaliste, et il existe diverses possibilités d'aborder la question. Mis à part une position éliminativiste qui consiste à nier toute réalité et toute valeur à ce postulat téléonomique, celui-ci peut être légitimé de différentes façons. La position « minimaliste » consiste à constater sa valeur heuristique. C'est la position de Claude Bernard, qui reconnaît la nécessité de supposer « une harmonie préétablie » aux organismes dont il étudie les fonctions. C'est le point de vue défendu par Hempel et, d'une certaine manière, le point de vue de Cummins, pour qui l'analyse fonctionnelle des systèmes biologiques n'a pas d'autre justification que sa capacité à produire des explications causalement pertinentes. Le postulat téléonomique est utile pour déterminer un programme de recherche, mais n'a en soi aucune valeur explicative. Cette position peut être qualifiée de légitimation *heuristique* du postulat téléonomique. Elle permet de justifier la validité scientifique de « l'étude des fonctions » et du travail du physiologiste, mais renonce à expliquer pourquoi le physiologiste a méthodologiquement besoin de ce postulat.

Un autre position consiste à légitimer ce postulat par l'existence de relations causales particulières opérant au sein d'un système biologique, et dont le *modus operandi* présente les caractéristiques d'une finalité apparente. C'est l'approche de Sommerhoff avec les notions de variables coenétiques et de corrélation directive, et celle de la théorie organisationnelle de la fonction version 2, avec la notion de clôture de contraintes, dont nous venons de parler. Ces approches peuvent être qualifiées de légitimation *organisationnelle* du postulat téléonomique. Nous n'entrerons pas ici dans la discussion de savoir si le résultat de ces approches permet de définir de manière univoque ce qu'est un système téléonomique. Nous avons vu que ces approches sont formellement complexes et difficiles à manipuler, surtout lorsqu'il s'agit de discriminer les systèmes téléonomiques de ceux qui ne le sont pas (un écosystème ou une espèce sont-ils des systèmes téléonomiques ?). Ces approches disent toutefois certainement quelque chose de vrai sur les spécificités organisationnelles des êtres vivants, et ce sont sans aucun doute les approches qui sont au plus près du travail du physiologiste. Paradoxalement, toutefois, ce sont les approches qui lui apportent le moins. En effet, s'il s'agit de justifier la rationalité scientifique du travail du physiologiste, une légitimation heuristique est suffisante. C'est d'ailleurs ce que fait Hempel en s'appuyant sur les travaux de Sommerhoff, concluant que s'il est possible de légitimer un énoncé téléonomique sur la base de propriétés causales particulières (par exemple, pour des processus d'autorégulation), il est impossible d'en extraire une quelconque valeur explicative propre. S'il s'agit d'expliquer pourquoi de tels systèmes téléonomiques existent, les théories évolutionnaires fournissent, depuis le XIX^e siècle, des explications beaucoup plus convaincantes. La légitimation organisationnelle du postulat téléonomique ne fournit pas non plus d'explication au fait souligné dans l'introduction que ce postulat est une exigence épistémologique. L'approche organisationnelle de la fonction pourrait peut-être produire à terme ce genre de justification, mais ce n'est pas le cas dans ses développements actuels. Les partisans de cette approche indiquent certes que la clôture de contrainte définit un mode causal systémique particulier (Montevil & Mossio, 2015), mais rien ne définit ce que ce mode causal a de particulier, et notamment en quoi un postulat téléonomique

est épistémologiquement indispensable à la compréhension du *modus operandi* des systèmes organisationnellement clos.

Une autre approche est celle des théories sélectionnistes, qu'elles soient rétrospectives comme les théories de Néander, Millikan, et Garson, ou prospectives comme celles de Bigelow et Pargetter. Le postulat téléonomique est naturalisé par une théorie historique de l'origine des êtres vivants, dont le cœur est la théorie de la sélection naturelle. C'est, historiquement, le point de vue défendu par du Bois-Reymond. La théorie de Darwin permet de formuler un énoncé téléologique sous la forme d'une concaténations de causes naturelles, le vidant ainsi de son contenu causal finaliste. L'énoncé téléologique peut alors être considéré comme un énoncé téléonomique. Les approches étiologiques-sélectionnistes peuvent être qualifiées de légitimation *évolutionnaire* du postulat téléonomique. C'est la puissance explicative métasystémique de la sélection naturelle qui explique l'attractivité des théories étiologiques sélectionnistes de la fonction. Toutefois, si la théorie de la sélection naturelle apporte au physiologiste la naturalisation du postulat téléologique dont il avait besoin pour se dégager de toute référence supranaturelle, les théories de la fonction basées sur la légitimation évolutionnaire du postulat téléonomique ne lui apporte strictement rien. Au mieux, les théories prospectives telles que celles de Bigelow et Pargetter, en liant causalement fonction et valeur adaptative présente, permettent de rendre compte de la manière dont une valeur explicative étiologique métasystémique peut être ajoutée à la valeur explicative opérationnelle de la fonction physiologique. Mais ceci ne concerne pas le cœur conceptuel de la fonction, simplement la valeur explicative étiologique métasystémique qui lui est ajoutée par les biologistes de l'évolution. Il n'y a là non plus rien de particulier nouveau ; Darwin lui-même avait déjà formulé ce type de relation causale entre fonction physiologique et valeur sélective pour produire des scénarios explicatifs rétrospectifs de l'apparition de structures particulières, dont l'exemple le plus célèbre est probablement l'explication darwinienne du long cou et des longues pattes des girafes (Darwin, 1985).

Comme nous l'avons vu en introduction, l'apparition de la théorie darwinienne de l'évolution a fondamentalement changé la donne du problème philosophique posé par la notion de fonction physiologique. Il ne s'agit plus de légitimer un postulat finaliste. Celui-ci, réductible à une causalité naturelle, est un postulat téléonomique scientifiquement acceptable. La question qui demeure est celle de savoir pourquoi un tel postulat est épistémologiquement requis pour l'étude de ce que les physiologistes appellent des « fonctions ». Or, les différentes théories philosophiques de la fonction biologique, en légitimant ce postulat par des justifications de nature heuristique, organisationnelle, ou évolutionnaire, ne fournissent pas de réponse satisfaisante à cette question. L'approche que nous défendons dans les chapitre suivants est que le postulat téléonomique peut être légitimé par une spécificité épistémologique des systèmes biologiques, le fait que leur existence relève de deux régimes causals distincts, systémiques et métasystèmeiques. Cette approche peut être qualifiée de légitimation *épistémologique* du postulat téléonomique.

Chapitre 3. La singularité des systèmes biologiques : la dualité causale

1. Systèmes biologiques et systèmes physiques : unité et singularité explicatives

1.a. Position du problème

Comme nous l'avons vu dans l'introduction et dans l'analyse du concept de fonction dans la production scientifique, l'attribution de fonction est, dans les sciences naturelles, une spécificité des systèmes biologiques. Il existe certes d'autres sciences, comme les sciences sociales, où le concept de fonction est utilisé. Plusieurs analyses philosophiques de la fonction, notamment celles de Hempel et de Wright, n'ont pas pour objet principal de rendre compte du concept de fonction en sciences biologiques, et, étymologiquement, le terme même de fonction a une signification sociale. Savoir si une même théorie de la fonction peut embrasser les usages du terme au-delà des sciences biologiques est une question intéressante mais au-delà de l'objet de ce travail, qui se restreint aux sciences naturelles – physique, chimie, biologie –, et dans cette ensemble de sciences, seules les sciences de la vie utilisent le concept de fonction. En sciences biologiques, ce concept est lié à deux caractéristiques épistémologiques qui sont, d'une part, le postulat du *telos* comme principe directeur de l'investigation des fonctions biologiques et, d'autre part, une dimension étiologique « duale », l'origine d'un trait porteur de fonction relevant de deux niveaux mécanistiquement et temporellement distincts, l'origine « systémique » (par exemple, les mécanismes développementaux de la morphogenèse cardiaque), et l'origine que nous avons qualifiée de « métasystémique », qui est l'origine des mécanismes systémiques à l'origine de l'existence du trait biologique (par exemple, les mécanismes évolutifs à l'origine de l'apparition d'un cœur chez les Métazoaires). Dans la biologie contemporaine, l'origine « métasystémique » d'un trait est son origine évolutive « darwinienne », et les expressions « origine développementale » et « d'origine évolutionnaire » pour qualifier ces deux types d'origine constituent une terminologie biologiquement pertinente. En utilisant le terme de « métasystémique », plutôt que « d'évolutionnaire », nous voulons insister sur le fait que, philosophiquement, l'intelligibilité d'un système biologique requiert – et c'est une singularité de ces systèmes – une explication de nature métasystémique, quel qu'en soit son contenu. Le fait que,

dans le paradigme scientifique actuel, les assertions explicatives métasystémiques relèvent d'une théorie évolutionnaire globalement darwinienne relève d'une validité scientifique – qui aurait pu être autre – et non d'une cohérence épistémologique. C'est parce que l'intelligibilité des systèmes biologiques requiert un type d'explication métasystémique qu'une théorie explicative comme celle de Darwin est nécessaire. Mais la question de l'origine métasystémique d'un trait s'est posée avant l'apparition de la théorie darwinienne de l'évolution et, historiquement, celle-ci n'a pas été la seule théorie proposée en réponse à cette nécessité. Les théories antérieures à Darwin, telles que le catastrophisme de Cuvier (Cuvier, 1840), le transformisme de Lamarck (Lamarck, 1809), et postérieurement, le néo-lamarckisme, ou le mutationnisme d'Hugo de Vries (De Vries, 1910), sont des tentatives d'explication non darwiniennes de l'origine métasystémique des organismes vivants. Que ces théories soient considérées actuellement comme scientifiquement erronées n'enlève rien à leur statut épistémologique, similaire à celui de la théorie darwinienne, relativement à ce que ces théories sont censées expliquer. Même les explications de type théiste, scientifiquement inacceptables selon les critères actuels, se rapportent au même *explanandum*, l'origine métasystémique des systèmes biologiques. Si le créationnisme était scientifiquement valide, une théorie créationnisme jouerait, épistémologiquement, le même rôle explicatif métasystémique que la théorie darwinienne, bien que les modalités explicatives en fussent fondamentalement différentes.

Comme nous l'avons vu précédemment, de Fernel à la biologie actuelle, le concept de fonction a traversé, en tant qu'invariant conceptuel, le passage d'explications de type théiste aux explications de type évolutionnaire, alors même que le concept de fonction est chargé – au moins dans certains cas, comme ceux des gastrolithes, ou de la TTX – d'une valeur explicative relative à l'origine des traits porteurs de fonction. Ceci peut sembler paradoxal si l'on considère que le concept de fonction se rattache au contenu explicatif d'une théorie métasystémique. Comment en effet concevoir la persistance d'un concept alors que son contenu explicatif change du tout au tout ? Mais il est important de noter la rémanence de l'*explanandum* auquel se rattachent ces

explications, au-delà des bouleversements très profonds dans la structure et le contenu même de ces explications ; ce faisant, l'invariance conceptuelle fondamentale de la fonction ainsi que la persistance de sa valeur épistémologique cessent d'être paradoxales à partir du moment où l'on considère que sa valeur explicative étiologique se rattache non pas au contenu – changeant – de l'explication métasystémique, mais au réquisit épistémologique – invariant – d'une explication de type métasystémique.

Ces caractéristiques épistémologiques, intimement associées au concept de fonction, constituent une particularité des systèmes biologiques dans leur ensemble, et c'est cette particularité, à savoir la valeur heuristique du postulat téléologique et la dualité explicative étiologique – systémique et métasystémique –, qui fait que ces systèmes biologiques sont singuliers par rapport aux systèmes purement physicochimiques. Le point de vue que nous défendons est que, quelles qu'en soient les raisons ontologiques, le fait que les systèmes biologiques possèdent cette singularité épistémologique est la raison du recours à la notion de fonction, en tant qu'outil conceptuel spécifique d'investigation et de formulation d'explication de ces systèmes. Il en découle qu'une théorie philosophique de la fonction dont l'objet est de rendre compte du cœur conceptuel de la fonction en sciences biologiques, tel que nous l'avons identifié précédemment, doit se fonder sur cette singularité épistémologique. Cette approche a plusieurs conséquences. La première est qu'il est nécessaire d'expliciter ce qui constitue cette singularité épistémologique, et de clarifier les rapports existant entre le postulat téléologique et la dualité explicative étiologique. En réponse au malaise suscité par la notion de finalité, évoqué dans l'introduction, le point de vue que nous défendons est que, que l'on confère ou non à la notion de finalité une valeur explicative, le postulat téléologique est, heuristiquement parlant, rationnel, et cette rationalité découle de la dualité explicative propre aux systèmes biologiques. Avec la théorie de l'évolution, les sciences biologiques actuelles disposent d'une théorie métasystémique scientifiquement acceptable, ce qui, on l'a vu, a réduit le « malaise du physiologiste ». Mais il ne faut pas perdre de vue que, indépendamment de l'existence de la théorie de l'évolution – et antérieurement à celle-ci –, l'affirmation de cette dualité

explicative, qui implique le postulat du *telos*, est elle-même rationnelle, du fait de l'incomplétude explicative d'une causalité de type physicochimique appliquée aux systèmes biologiques. Il est également important de souligner que la rationalité de l'affirmation de cette dualité explicative existe, même si l'on est dans l'incapacité de fournir une explication de type métasystémique scientifiquement acceptable. Ce point de vue est fondamentalement différent de celui des théories dites sélectionnistes-téléologiques, qui fondent la légitimation du concept de fonction sur la théorie évolutionnaire sélectionniste. Selon l'approche sélectionniste-téléologique, la théorie sélectionniste de l'évolution est une justification à posteriori de la légitimité du concept de fonction, ce qui revient à nier que l'usage du concept de fonction ait pu être scientifiquement acceptable avant l'acceptabilité scientifique de la théorie darwinienne. Le point de vue que nous défendons est inverse : selon nous, le concept de fonction est l'outil rationnel qui permet l'investigation scientifique des systèmes biologiques même s'il n'existe pas de théorie métasystémique scientifiquement acceptable. Harvey n'a pas besoin de Darwin pour fonder la rationalité de sa démarche d'investigation de la circulation sanguine. C'est ce que nous développons dans les sections suivantes.

Une autre conséquence est la nécessité de préciser comment la fonction, dans sa spécificité conceptuelle, s'articule avec cette singularité épistémologique « générale » – au sens où elle ressortit aux systèmes biologiques en général, et non spécifiquement au concept de fonction. Pour résumer à grands traits ce que nous avons vu précédemment, l'attribution de fonction produit, sur un postulat téléonomique et une analyse systémique, (1) des explications sur le fonctionnement du système tel qu'il est, et (2) éventuellement, des explications relatives à l'origine métasystémique du système tel qu'il est – par exemple, (1) comment des gastrolithes contribuent au broyage des aliments et (2) pourquoi les Autruches ont un comportement qui les amènent à ingérer certaines pierres. Le concept de fonction ne relève donc ni uniquement d'une explication de type systémique, ni uniquement d'une explication de type métasystémique, mais des deux. Qui plus est, la manière dont la fonction ressortit à une explication de type métasystémique est indépendante du contenu

explicatif de cette explication ; elle est en lien avec une théorie étiologique métasystémique tout en étant épistémologiquement indépendante de la structure explicative de cette théorie. Par exemple, dans le chap. VII, rajouté à la 6^e édition de *L'Origine des espèces*, Darwin discute ainsi des explications darwinienne et néolamarckienne quant à l'origine des girafes (Darwin, 1985) :

« En ce qui concerne la girafe, la conservation continue des individus de quelque ruminant éteint, devant à la longueur de son cou, de ses jambes, etc., la faculté de brouter au-dessus de la hauteur moyenne, et la destruction continue de ceux qui ne pouvaient atteindre la même hauteur, aurait suffi à produire ce quadrupède remarquable ; mais l'usage prolongé de toutes les parties, ainsi que l'hérédité des caractères acquis, ont dû aussi contribuer d'une manière importante à leur coordination ». (p.284)

Dans les deux types d'explication discutée quant à l'origine des girafes – sélection continue des variants les plus grands ou usage prolongé des parties –, la fonction de la longueur du cou de la girafe (permettre de brouter les feuilles des arbres) est la même que l'on soit un darwinien ou un néolamarckien et, pour l'un comme pour l'autre, la fonction du cou de la girafe intervient dans les explications concurrentes que chacune de ces deux théories produisent. Ce qui distingue ces deux explications, c'est la manière dont la fonction est incluse dans un schème explicatif de l'apparition des girafes et de leur long cou.

Une proposition de définition de la fonction qui satisfasse ces conditions est l'objet du chapitre suivant.

1.b. La dualité causale des systèmes biologiques

Cause prochaine et cause ultime

Le fait que les systèmes biologiques obéissent spécifiquement à deux types de causes distinctes est l'idée maitresse développée par Ernst Mayr dans son article très influent intitulé *Causes and effects in biology*, publié en 1961 (Mayr, 1961). Dans une référence explicite à Aristote, Mayr soutient que la spécificité des systèmes biologiques est que leur existence nécessite, pour être

pleinement expliquée, deux régimes de causalité distincts, les causes dites « proximales » ou « prochaines », et les causes dites « ultimes »⁸¹.

« There is always a proximate set of causes and an ultimate set of causes; both have to be explained and interpreted for a complete understanding of the given phenomenon. » (p. 1503)

Selon Mayr, la cause ultime, qui est le mécanisme évolutif, a une signification épistémologique assez similaire à celle de la cause finale dans la causalité aristotélicienne. En particulier, la cause prochaine, dont l'investigation est l'objet de la physiologie, est une causalité conditionnelle, qui dépend de la cause ultime, laquelle est l'objet de la biologie évolutive. Le point de vue de Mayr sur la relation épistémologique entre physiologie et biologie évolutive, et son interprétation de la cause ultime en tant que programme, ont été critiqués. Toutefois, même les auteurs qui font valoir que la dichotomie de Mayr entre cause « prochaine » et « ultime » devrait être réexaminée continuent de considérer que la distinction de Mayr entre ces deux types de causalité reste pertinente (Ariew, 2003; Laland et al., 2011). Une critique plus radicale consiste à réfuter la distinction de Mayr en considérant que les mécanismes identifiés sous le terme de « cause », et notamment de « cause ultime », ne constituent pas une véritable cause (Francis, 1990). Discuter de ce qui constitue une cause « vraie », et savoir si les mécanismes qui sous-tendent les explications systémiques ou métasystèmeiques constituent deux causes « vraies » distinctes n'est ni l'objet de ce travail, ni nécessaire pour caractériser la singularité épistémologique des systèmes biologiques, que nous avons qualifiée de « dualité causale ». Comme nous l'avons vu dans le chapitre 1, la notion de

⁸¹ La terminologie de Mayr est « proximate » et « ultimate ». L'adjectif « proximal » est souvent utilisé pour traduire « proximate », bien qu'il s'agisse d'un anglicisme. Classiquement en français, dans la distinction aristotélicienne des causes, le terme employé équivalent à « proximate causation » est « cause prochaine ». C'est, par exemple, l'expression utilisée par Claude Bernard dans son *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*.

fonction est un outil conceptuel utilisé en physiologie – au sens large, incluant son extension « en ombrelle » dans les divers champs des sciences du vivant – pour rendre compréhensible des systèmes biologiques. Ce qui nous importe donc est la compréhensibilité des systèmes biologiques, et lorsque nous reprenons la terminologie de Mayr de « cause prochaine » et de « cause ultime », nous entendons là que la complétude explicative d'un système biologique – le fait de rendre pleinement compréhensible l'existence de ce système – requiert deux régimes explicatifs distincts. Cette distinction en « causes » ou « régimes causals » signifie, pour ce qui nous occupe, une distinction entre deux types d'explication distincts. La terminologie de Mayr étant devenue classique, nous la reprenons, tout en admettant qu'elle n'est pas exempte de critiques. Nous parlerons donc de « dualité causale » pour parler de dualité explicative, la « causalité prochaine » correspondant à ce que nous avons appelé « explication systémique » et la « causalité ultime » correspondant à ce que nous avons appelé « explication étiologique métasystémique ». Quelles que soient les critiques que l'on peut lui adresser, la terminologie de Mayr a ceci d'intéressant qu'elle renvoie explicitement à la conception aristotélicienne de la causalité, marquant une certaine forme de continuité conceptuelle entre Aristote et la biologie évolutionnaire contemporaine, qui mérite d'être étudiée. Avant d'essayer de suivre, depuis Aristote jusqu'à Mayr, le chemin conceptuel, parfois tortueux, qui les relie, le point important sur lequel nous insistons est, au-delà d'une terminologie toujours critiquable, la singularité des systèmes biologiques qui, par rapport aux systèmes physiques, relèvent de la dualité causale. Nous illustrerons cette distinction par la comparaison entre les réseaux physiques et les réseaux biologiques.

Systèmes physiques et systèmes biologiques : l'exemple des réseaux « vasculaires »

La comparaison entre réseaux biologiques – comme les réseaux vasculaires – et les réseaux physiques – comme les réseaux hydrologiques – est ancienne ; l'analogie reprise par William Harvey entre la circulation sanguine et les courants marins dans l'Europe en est une illustration. La littérature scientifique montre que cette analogie n'est pas une simple métaphore mais que ces deux

types de systèmes présentent des caractéristiques communes telles que leur compréhension fait appel à des concepts communs, applicables aux réseaux biologiques et hydrologiques.⁸²

Comme nous l'avons vu précédemment, le système cardiovasculaire a essentiellement pour fonction d'assurer un transport rapide de matière et de l'énergie – en particulier d'oxygène – jusqu'aux tissus. La libération d'oxygène dans les tissus s'effectue par le biais de deux mécanismes combinés : le transport d'oxygène via la convection sanguine dans les réseaux artériel, capillaire et veineux⁸³ et la diffusion de l'oxygène à travers les parois capillaires vers la mitochondrie dans les cellules, où l'oxygène est utilisé par le processus aérobie de production d'énergie (Berne & Levy, 1998; Eckert, 1988). Les physiologistes ont déterminé l'efficacité fonctionnelle du système vasculaire, c'est-à-dire les propriétés du système qui déterminent le débit d'oxygène délivré aux tissus, en termes physiques : la mécanique des fluides et les propriétés physiques du système vasculaire et du sang, la mécanique des solides et les propriétés des parois vasculaires, les lois de diffusion, l'allométrie, etc. Les manuels de physiologie ont généralement un résumé de la physique de base de la circulation (Berne & Levy, 1998), et des manuels spécialisés sont consacrés à la biomécanique du circulation (C. G. Caro et al., 2012; Fung, 2010).

⁸² Ce qui suit a été repris d'un article que nous avons publié en anglais sur cette question (Roux & Marhl, 2017).

⁸³Dans une telle organisation, le système vasculaire dit « fermé », que l'on retrouve chez l'Homme et de nombreux autres Métazoaires, le système vasculaire est un circuit fermé composé d'artères, de capillaires et de veines, isolé du milieu interstitiel par la barrière endothéliale. Cependant, d'autres Métazoaires ont un système vasculaire « ouvert », dans lequel les circuits ne sont pas fermés. Le réseau artériel s'ouvre dans les cavités internes qui constituent l'hémocoele qui baigne les tissus internes. Nous limiterons notre discussion aux systèmes circulatoires fermés.

L'analyse fonctionnelle des réseaux vasculaires basée sur leurs propriétés physiques doit également prendre en compte leurs structures. Dans l'ensemble, la longueur totale des segments de vaisseau dans un corps humain est d'environ 100 000 km. Ces segments et leurs connexions forment une structure hautement hiérarchique, similaire à celle d'un arbre et de ses branches. L'analogie morphologique existant entre l'organisation ramifiée des vaisseaux sanguins et des arbres avait été remarquée par les premiers physiologistes tels que Jean Fernel, avant même la découverte de la circulation sanguine par William Harvey (Fernel, 1551, 2001). En dépit des différences entre un arbre et un réseau vasculaire et des variations interindividuelles dans leur géométrie détaillée, toutes ces structures partagent un type de motif commun, basé sur le fait qu'elles sont des structures ramifiées à différents niveaux d'échelles. Ces patrons structuraux se retrouvent non seulement dans les systèmes vivants tels que les vaisseaux sanguins, les arborescences bronchiques, les arbres et leur branchage, mais aussi dans les systèmes non vivants comme les bassins fluviaux.

Au-delà de la description anatomique des vaisseaux (l'angiologie), plusieurs concepts et outils mathématiques ont été utilisés pour saisir la complexité et la variabilité apparentes des réseaux vasculaires et pour fournir une caractérisation quantitative de leurs patrons. Par exemple, le nombre de Strahler, qui définit la position hiérarchique de chaque segment dans la ramification d'un arbre mathématique (les segments les plus distaux ayant valeur zéro), a été utilisé pour fournir une topologie ordonnée du système vasculaire. Fait intéressant, cet outil mathématique a été développé pour la première fois en hydrologie pour l'analyse des réseaux fluviaux (Strahler, 1957), puis a été utilisé pour l'analyse de modèles hiérarchiques biologiques tels que les systèmes respiratoire et vasculaire (Cassot, Lauwers, Lorthois, Puwanarajah, Cances-Lauwers, et al., 2009; Cassot, Lauwers, Lorthois, Puwanarajah, & Duvernoy, 2009; Horsfield, 1976a, 1976b; Markovic et al., 2017). L'émergence de la géométrie fractale a également fourni un concept mathématique initialement appliqué aux systèmes non vivants mais rapidement étendu aux sciences de la vie (Lopes & Betrouni, 2009; Losa, 2009). En fait, les structures biologiques ne sont pas des fractales pures, mais, dans une gamme d'échelles donnée, peuvent présenter des propriétés fractales, c'est-à-dire

présenter la même structure à différentes échelles. Une littérature abondante a été consacrée aux propriétés fractales des caractéristiques biologiques (voir, pour une revue, Losa (Losa, 2009)), parmi lesquelles la structure du réseau vasculaire (Cassot, Lauwers, Lorthois, Puwanarajah, Cances-Lauwers, et al., 2009; Cassot, Lauwers, Lorthois, Puwanarajah, & Duvernoy, 2009; Markovic et al., 2017).

La combinaison de ces descriptions mathématiques du modèle du système circulatoire avec la biomécanique de la circulation a été réalisée pour fournir des interprétations physiques de la capacité fonctionnelle du système vasculaire (voir par exemple (Al-Rawi & Al-Jumaily, 2016; Markovic et al., 2017; Tawhai & Burrowes, 2008)). On peut faire deux remarques intéressantes à propos de cette méthode d'analyse du système vasculaire. Premièrement, la méthodologie mathématique et physique ainsi que les concepts utilisés pour une telle analyse ne sont pas propres aux systèmes biologiques. Il semble qu'il existe une analogie profonde, tant au niveau du motif structural que de la fonctionnalité⁸⁴, entre les systèmes non vivants, tels que les bassins hydrologiques, et les systèmes vivants, comme les réseaux vasculaires, dans lesquels circule un fluide. Le transfert des outils méthodologiques initialement développés par Strahler pour la classification hiérarchique de la morphologie des bassins versants à l'analyse des réseaux de voies respiratoires et vasculaires en est l'illustration. Il convient également de noter, à propos des comparaisons que peuvent faire les biophysiciens eux-mêmes entre réseaux vasculaires biologiques et réseaux hydrologiques non biologiques, que celles-ci portent en réalité sur deux types de réseaux hydrologiques, des réseaux « naturels » comme les bassins hydrologiques créés par l'écoulement de l'eau, et les réseaux d'irrigations « artificiels », créés intentionnellement par les agriculteurs pour

⁸⁴ Le terme de fonctionnalité, ou de propriétés fonctionnelles, est surtout d'usage biologique, mais correspond, sur le plan physique, aux propriétés dynamiques du système, en l'occurrence la dynamique de l'écoulement du fluide dans le réseau.

irriguer les cultures. Par exemple, Fung, dans sa présentation des différentes structures de réseaux vasculaires, les compare à différents types de réseaux d'irrigations agricoles (Fung, 2010).

« There are infinite variations in the detailed geometry of microvascular beds, just as there are infinite varieties of irrigation fields in agriculture. [...] To help visualize the difference between [glomerulus, sinusoid and sinus network] models, analogous agricultural irrigations are sketched on the side. » (p. 267)

Ainsi, pour des systèmes d'écoulement de fluide partageant des caractéristiques morphologiques communes suffisamment profondes pour pouvoir être analysés avec les mêmes outils physicomathématiques, il convient de distinguer trois types de systèmes : des systèmes physiques non vivants « naturels » (bassins hydrologiques), des systèmes physiques non vivants « artéfactuels » (réseaux d'irrigation agricole), et des systèmes biologiques « naturels ».

Deuxièmement, dans la combinaison de la forme et de la fonction, le motif de la structure est donné en premier, comme l'illustre la méthodologie expliquée par Fung :

« As usual, we shall start with anatomy, then proceed to the mechanical properties of the tissues, and finally, to system dynamics. The importance of the subject is unquestionable because the whole purpose of the heart and arteries is to carry blood to the capillaries to nourish the cells of the body. » (p. 268)

Ainsi, des principes nomologiques de type physicochimique subsumant à la fois des réalités physiques non vivantes et des réalités biologiques sont utilisés pour produire des énoncés explicatifs de nature systémique, valables dans tous les cas. Toutefois, ce type d'énoncé, s'il explique les propriétés fonctionnelles telles qu'elles découlent de la structure, n'explique pas pourquoi de telles structures existent. Qui plus est, dans le cas des systèmes vivants, ce type d'explication est subordonné au « but général » du réseau, comme l'illustre la citation de Fung. On voit bien, comme nous l'avons indiqué au chapitre 1, à quel point il semble difficile, voire impossible, de produire un énoncé explicatif relatif à la dynamique d'un système biologique qui soit exempt de formulation chargée d'une signification d'intentionnalité – quand bien même cette signification n'est que métaphorique – y compris lorsqu'on se limite à caractériser les propriétés physicochimiques d'un

système biologique. De ce point de vue, la structure de l'énoncé explicatif de la dynamique du système biologique se rapproche plus de celle relative au réseau d'irrigation – pour le coup, réellement intentionnel – qu'au bassin hydrologique.

Les approches que nous venons de présenter, si elles permettent d'identifier des motifs structuraux rattachables à des principes mathématiques généraux – par exemple, les structures fractales – ne fournissent pas d'explication à l'existence de tels motifs. C'est à cette question qu'à l'ambition de répondre la théorie constructale (« constructal theory »), proposée pour la première fois par Adrian Bejan en 1996.

La théorie constructale est un principe thermodynamique selon lequel les systèmes d'écoulement, tels que les bassins versants et les réseaux vasculaires, évoluent de manière à atteindre de meilleures performances thermodynamiques globales au fil du temps (Bejan & Lorente, 2004, 2010, 2011). Le principe d'optimisation globale, sur lequel se fonde la théorie constructale, se définit thermodynamiquement par la minimisation de la génération d'entropie par les contraintes locales. L'ambition de la théorie constructale est, selon son auteur, la suivante (Bejan & Lorente, 2010) :

« Constructal theory is the view that the generation of flow configuration is a universal phenomenon of all physics. [...] This law is about the necessity of design to occur. » (p. 76)

En d'autres termes, la théorie constructale a pour objet la naturalisation du « design » par la physique, c'est-à-dire la réduction des processus de génération de formes architecturalement complexes et hiérarchiquement organisées, observables tant dans les systèmes physiques non vivants que dans les systèmes biologiques, à une loi physique unique.

Selon Bejan, la loi constructale est la dernière des trois lois de la thermodynamique⁸⁵ : conservation de l'énergie pour la première, irréversibilité pour la seconde, et évolution pour la troisième, la « loi constructale », qu'il résume lui-même ainsi (Bejan, 2016)

« For a finite-size flow system to persist in time (to live) it must evolve freely such that it provides greater access to its currents. » (p.136)

Il y a deux points essentiels à noter concernant la théorie constructale. Le premier est qu'elle fournit un concept unificateur de forme et de fonction. Contrairement à la méthodologie de Fung, la forme n'est pas donnée en premier :

« We did not postulate the configuration: in fact, in the physics of evolution the configuration is unknown [...] In the physics of evolution, the boundaries (the drawings) are to be discovered. » (p.136)

⁸⁵ Historiquement, la thermodynamique est fondée sur deux lois fondamentales, le principe de conservation de l'énergie pour la première, et le principe de l'irréversibilité des phénomènes physiques pour la seconde (ou principe de Carnot), qui correspond au fait que la variation d'entropie globale est toujours positive (dans un système idéal, elle peut être nulle). La théorie constructale s'appuie sur cette notion de variation d'entropie positive, mais la critique qui lui a été faite est qu'elle n'est pas totalement déductible des deux lois fondamentales, et donc non formellement démontrable. Mais, étant donné que ces deux lois fondamentales ne sont pas elles-mêmes démontrables, la réponse de Bejan à cette objection est de conférer à la théorie constructale le statut de principe fondamental de la thermodynamique, d'où l'emploi du terme de « loi ». Ce point de vue n'est pas consensuel au sein des physiciens (NB : en thermodynamique, ce qui est habituellement qualifié de 3^e principe est le principe de Nernst, stipulant que l'entropie d'un cristal parfait est nulle à la température de 0 K).

La théorie constructale prédit donc l'évolution dans le temps d'un système d'écoulement vers l'état de moindre imperfection⁸⁶, c'est-à-dire vers le *design* du système qui offre une résistance globale minimale à l'écoulement. L'émergence de certaines caractéristiques morphologiques, telles que la structure fractale des bassins versants, des réseaux vasculaires, de l'arborescence des voies respiratoires est, selon la théorie constructale, la conséquence thermodynamique de l'écoulement.

« Organization of the real (system) scale appears to be a collage of the same design from smaller scales. This is an appearance, but its basis is physics, and it has nothing to do with fractal geometry. It has everything to do with flow and the free morphing of architecture toward greater access. » (p. 142)

La théorie constructale a été appliquée à divers systèmes, y compris des systèmes d'écoulement biologique tels que le poumon bronchoalvéolaire (Reis et al., 2004) et plusieurs réseaux circulatoires de Mammifères⁸⁷ (Dai, 2013; Hadjistassou et al., 2015; Razavi et al., 2014). Récemment, sur la base de la théorie constructale appliquée aux systèmes vasculaires, un paramètre d'évolution appelé EV a été proposé pour quantifier la valeur évolutive de la configuration d'un réseau biologique réel, en référence à la configuration prédite par la théorie constructale⁸⁸ (Razavi

⁸⁶ Le système n'est pas thermodynamiquement « parfait », car il offrira toujours une résistance non nulle à l'écoulement ; d'où l'expression de « moindre imperfection ».

⁸⁷ Nous précisons « Mammifère » car d'autres taxons peuvent avoir différents types de poumons et de systèmes circulatoires, qui n'ont pas été analysés par ces publications.

⁸⁸ Ce paramètre EV est défini par les auteurs comme le rapport de la conductance globale de la configuration du réseau biologique sur la conductance globale de la configuration du réseau présentant la moindre imperfection, telle que prédite par la théorie constructale. La conductance (inverse de la résistance) du réseau réel étant inférieure ou égale à la conductance de moindre imperfection, le paramètre d'évolution a comme valeur maximale théorique 1, et plus la valeur d'EV est proche de 1, plus l'architecture du réseau biologique est proche de l'optimum thermodynamique théorique. Les valeurs calculées étant proches de 0,9, les auteurs

et al., 2014). Ainsi, la théorie constructale est considérée par son auteur et plusieurs de ses promoteurs comme une théorie explicative de l'origine de motifs structuraux par les propriétés fonctionnelles de ces motifs. Elle a, en ce sens, à la fois une valeur explicative systémique et une valeur explicative étiologique.

Le deuxième point important de la théorie constructale est qu'elle est présentée comme un concept physique unificateur des systèmes organiques et inorganiques. À titre d'exemple, la première ligne d'un article écrit par Bejan (Bejan & Lorente, 2010) est:

« *Why are lungs and river basins 'vascular'?* » (p.76)

Selon la théorie constructale, la raison en est que le type de contraintes que le flux d'eau exerce sur le lit d'une rivière est similaire au type de contraintes que le flux sanguin ou le flux d'air exerce sur le réseau vasculaire ou le réseau bronchique (Dai, 2013; Hadjistassou et al., 2015; Razavi et al., 2014; Reis, 2006; Reis et al., 2004). Selon ce point de vue, les mêmes lois déterminent les systèmes de flux inanimés et animés. Les bassins versants, les poumons et les vaisseaux sanguins présentent des motifs structuraux similaires car ils sont soumis au même principe physique d'optimisation du débit.

« *We show that the emergence of scaling laws in inanimate (geophysical) flow systems is the same phenomenon as the emergence of allometric laws in animate (biological) flow systems.* » (Bejan & Lorente, 2010) (p.76)

Selon Adrian Bejan, la loi constructale fournit non seulement des explications sur la relation entre la forme et la fonctionnalité dans les systèmes biologiques et non biologiques, mais elle unifie les processus vitaux et non biologiques sous le même principe nomologique. Selon la loi constructale, « la vie et l'évolution sont de la physique » (Bejan, 2016).

en concluent que les processus évolutifs tendent à générer des motifs structuraux proches des motifs de moindre imperfection thermodynamique.

Si l'on suit ce point de vue, il n'y a pas de spécificité épistémologique propre aux systèmes biologiques. Un même principe nomologique, de type physicochimique, « explique » l'émergence au cours du temps – l'évolution – de motifs structuraux par leurs propriétés fonctionnelles dans les systèmes biologiques comme dans les systèmes non vivants. Selon Bejan lui-même, la pertinence de la théorie constructale ne se limite pas à l'analyse des réseaux de type vasculaire, mais la loi constructale peut être généralisée pour rendre compte de propriétés universelles :

« In conclusion, the constructal law is the law of physics of life and evolution everywhere, animate and inanimate, and at all scales, from vascular tissues to celestial bodies. » (Bejan, 2016) (p. 11)

Comme nous l'avons dit, la question du statut épistémologique de la théorie constructale en physique, que ce soit sa valeur en tant que loi fondamentale de la thermodynamique, ou sa capacité à rendre compte de propriétés universelles au sein de l'univers, est loin de faire consensus ; mais, du point de vue de la fonction et de la singularité épistémologique des systèmes biologiques, l'intérêt de la théorie constructale n'est pas liée à la réponse que l'on peut apporter à cette question. Ce que nous défendons est que, même si l'on admet la théorie constructale et qu'on accepte son principe subsumant des relations entre l'évolution des motifs structuraux et des propriétés fonctionnelles des systèmes dynamiques biologiques et non biologiques, il n'en demeure pas moins que ce type de principe, pour ce qui est des systèmes biologiques – à la différence des systèmes physiques « naturels »⁸⁹ –, ne fournit que des explications incomplètes à l'existence de ces motifs structuraux.

Si nous prenons les exemples des réseaux hydrologiques et vasculaires, la théorie constructale établit que les similitudes dans la structure de ces réseaux sont expliquées par le fait que leur construction répond au même type de contraintes qui conduisent à l'optimisation globale du système (Razavi et al., 2014; Reis, 2006; Reis et al., 2004). Dans ces deux cas, le système de contraintes semble modeler dynamiquement le réseau. En effet, le réseau hydrologique se forme

⁸⁹ Hors systèmes artificiels comme les réseaux d'irrigation.

progressivement au fur et à mesure de l'écoulement de l'eau, comme se construisent progressivement les réseaux bronchiques et vasculaires au cours du développement des individus. Cependant, il existe une différence fondamentale entre les principes physiques communs aux deux classes de réseaux qui expliquent leur structure (optimisation globale des contraintes locales) et les mécanismes qui construisent des réseaux hydrologiques et des réseaux vasculobronchiques. Dans le cas du réseau géophysique d'un système hydrologique, le système de contraintes expliquant le fonctionnement du réseau hydrologique – la forme du réseau et les caractéristiques du flux d'eau qui le traverse – est en même temps la cause efficiente de l'occurrence de ce réseau. Il existe donc une complétude explicative du système constitué par le réseau hydrologique et le flux d'eau qui le traverse. L'ensemble des contraintes formalisées dans le cadre de la théorie constructale explique l'émergence et l'évolution de la structure de ce réseau. On peut dire que le système de contraintes physiques « crée » le réseau hydrologique. D'ailleurs, d'un point de vue expérimental, l'étude constructale d'un tel réseau s'est basée non seulement sur l'analyse des réseaux hydrologiques naturels, mais également sur des réseaux créés en laboratoire par une pluie artificielle (Bejan & Lorente, 2010). En revanche, dans le cas de réseaux biologiques tels que les réseaux vasculaires et bronchiques, ce même système de contraintes, bien qu'il explique le fonctionnement de ces réseaux, n'est pas la cause efficiente de leur existence. La théorie constructale peut expliquer la structure de ce réseau, mais elle n'explique pas l'existence de poumons et, à titre expérimental, les auteurs n'ont pas créé de poumon au laboratoire en appliquant un flux d'air continu sur un tissu amorphe (Reis et al., 2004). Il existe donc bien dans ce cas une incomplétude explicative des réseaux circulatoires et pulmonaires biologiques par la théorie constructale⁹⁰.

⁹⁰ Dans cette comparaison entre les bassins versants et les réseaux biologiques, nous avons pris l'exemple du poumon car le même auteur, Reis, a appliqué la loi constructale à l'arborescence trachéobronchique et aux bassins hydrographiques (Reis, 2006; Reis et al., 2004). Néanmoins, les constatations basées sur cet exemple de réseaux bronchiques sont généralisables aux réseaux vasculaires.

Dans un système hydrologique non vivant – et non artéfactuel –, son évolution, c'est-à-dire son changement morphologique en fonction du temps, est due à la dissipation de l'énergie du flux d'eau. En biologie, l'évolution d'un système biologique signifie autre chose. En réalité, il y a une ambiguïté dans le sens du mot « évolution » et son équivalence entre systèmes vivant et non vivant. Dans son article « *La vie et l'évolution en tant que physique* » (Bejan, 2016), Bejan prend le mot « évolution » au sens que lui donne son étymologie latine, du verbe *evolvere*. En ce sens, l'évolution est de déroulement (au sens propre et figuré) d'un processus au cours du temps, et ce sens correspond effectivement à la signification que donne Bejan de sa propre théorie, en tant que processus thermodynamique. Cependant, le fait que le mot « évolution » soit utilisé en biologie n'autorise pas pour autant une réduction explicative des processus « d'évolution » biologique à la thermodynamique de la théorie constructale. En effet, en sciences biologiques, le mot « évolution » a, historiquement, eu deux significations différentes (i) la morphogenèse du développement d'un organisme, qui en est sa signification première, et (ii) son évolution au fil des générations, son sens actuel qu'il prendra avec les travaux de Darwin. Au milieu du XIX^e siècle, lorsque Darwin publia son livre sur l'origine des espèces, le terme « évolution » ne faisait pas référence à des théories transformationnistes, mais à une sorte de processus de développement prédéterminé, rattaché au préformationnisme (Littré, 1874). Darwin lui-même, bien qu'il utilise le verbe « to evolve » en conclusion de la première édition de « *The Origin of species* » (Darwin, 1859), n'utilisa pas le nom « *evolution* » dans le sens actuel du mot en biologie de l'évolution avant la dernière édition de son livre (Darwin, 1872b). Avant cela, la traduction française de 1862 de « *L'Origine des espèces* », faite par Clémence Royer, utilise, avant Darwin lui-même, le mot « évolution » pour désigner le transformisme darwinien (Darwin, 1862), terminologie utilisée également par Claude Bernard dans ses rares références à Darwin dans *L'Introduction à l'étude de la médecine expérimentale* (Bernard, 1988). Cette terminologie est la reflet de la part de Royer d'une interprétation déterministe et positiviste du transformisme darwinien, et révèle de la part de Bernard une interprétation déterministe associant dans un même type de processus morphologique la transformation des individus et des

espèces au cours du temps, englobés dans l'expression « évolution des organismes et des espèces »⁹¹. Lorsqu'il parle des « *lois morphologiques de l'évolution et de la transformation* » des êtres vivants⁹², Bernard fait référence à des types de processus qui sont en réalité assez proches de ceux que la théorie constructale prétend expliquer – tout au moins, la quête de Bejan est l'identification de lois morphologiques de l'« évolution » au sens que lui confère Claude Bernard. Néanmoins, dans son acception actuelle, le terme « évolution » en biologique signifie spécifiquement les processus de transformation transgénérationnelle des organismes au cours du temps, le terme de « développement » désignant les modifications qui conduisent, de l'œuf initial, à l'individu adulte, deux processus distincts qui requièrent, de ce fait, une terminologie propre à chacun. Si le changement dans le temps de la forme d'un bassin hydrographique est équivalent, comme le prétend Bejan, à celui d'un système biologique (par exemple un poumon bronchoalvéolaire), il en résulte une ambiguïté dans la correspondance : correspond-elle au processus de développement de la morphogenèse pulmonaire chez un fœtus de Mammifères, ou au processus évolutif de l'émergence d'un poumon bronchoalvéolaire (caractéristiques des Mammifères) à partir d'un poumon primitif sacculaire (Roux, 2002) ? En outre, l'évolution phylogénétique n'est pas la transmutation progressive d'un modèle en un autre, mais, dans la plupart des cas, un processus

⁹¹ « Il faut admirer sans doute ces vastes horizons entrevus par le génie des Goethe, Oken, Carus, Geoffroy Saint Hilaire, Darwin, dans lesquels une conception générale nous montre tous les êtres vivants comme étant l'expression de types qui se transforment sans cesse dans l'évolution des organismes et des espèces, et dans lesquels chaque être vivant disparaît individuellement comme un reflet de l'ensemble auquel il appartient. » (C. Bernard, *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*, Baillières, Paris, 1865. Part II, chap II, §1)

⁹² « Le zoologiste et l'anatomiste comparateur voient l'ensemble des êtres vivants, et ils cherchent à découvrir par l'étude des caractères extérieurs et intérieurs de ces êtres les lois morphologiques de leur évolution et de leur transformation » (C. Bernard, *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*, Baillières, Paris, 1865. Part II, chap II, §1)

ramifié durant lequel le modèle initial persiste. En effet, la biologie comparée montre qu'il existe encore des animaux vertébrés dotés de poumons sacculaires et que, de plus, le poumon bronchoalvéolaire chez les Mammifères n'est pas la seule structure qui ait évolué à partir du poumon primitif sacculaire. Les oiseaux ont des poumons tubulaires dont la structure diffère à la fois du poumon bronchoalvéolaire et du poumon sacculaire. Évolutivement parlant, le poumon sacculaire a abouti, selon deux processus évolutifs indépendants, à deux types de poumons distincts dans deux lignées évolutives séparées, Mammifères et Oiseaux, tout en continuant à perdurer dans d'autres lignées évolutives – les Amphibiens, par exemple (Farmer, 1999; Hicks & Farmer, 1999; Maina, 2000; Roux, 2002). On est donc ici bien loin des processus par lesquels le ruissèlement de l'eau sur le sable crée un réseau de rigoles interconnectées.

D'un point de vue évolutif, si l'on comprend que la théorie constructale puisse fournir une explication au « design » structural du poumon bronchoalvéolaire, il est difficile de voir dans le processus d'évolution ramifiée d'organes respiratoires variés une analogie réelle avec le processus de l'évolution géophysique d'un bassin versant. En réalité, ni les processus développementaux ni les processus évolutifs ne sont équivalents aux processus de génération d'un réseau hydrologique arborescent. Il est difficile de nier toute valeur explicative du « design » à la théorie constructale, ne serait-ce parce qu'elle rend compte de manière efficace des similitudes architecturales entre réseaux physiques et biologiques soumis à des processus thermodynamiques identiques (l'écoulement d'un fluide). Il ne fait aucun doute que les structures biologique telles que les poumons ou des systèmes vasculaires sont optimisées en raison de contraintes physiques⁹³. Il a été montré que minimiser la dissipation d'énergie requiert que les systèmes soient des fractales classiques (West et al., 1997). Un réseau vasculaire non optimisé serait très coûteux et la première tentative visant à établir un lien

⁹³ Cela ne signifie pas que la notion d'optimisation basée sur des contraintes physiques équivaut à une optimisation évolutive, qui inclut d'autres critères.

entre la géométrie des vaisseaux sanguins et les coûts énergétiques associés a été faite par Murray en 1926 (Karsenti, 2008). Pour cela, les lois de Poiseuille ont été appliquées au flux sanguin, ce qui a conduit à la loi de Murray, qui stipule que la dissipation minimale d'énergie dans une bifurcation est atteinte si le cube du rayon de la branche mère est égal à la somme du cube des rayons des branches filles. Dans ce contexte, la théorie constructale de Bejan peut être vue comme une généralisation de ces approches précédentes (Moreau & Mauroy, 2014). Néanmoins, il semble également difficile de considérer qu'elle explique de manière équivalente des processus « d'évolution » entre systèmes physiques et biologiques dont nous venons de voir qu'ils ne sont pas strictement analogues.

Dualité causale et incomplétude explicative systémique

Ainsi, il semble que les systèmes biologiques aient une singularité organisationnelle qui fait qu'ils résistent aux tentatives de réduction explicative sous un principe nomologique subsumant les systèmes physiques et biologiques. Les philosophes et les scientifiques ont discuté du fait que les entités vivantes partagent un type spécifique d'auto-organisation, distinct de l'auto-organisation physique, depuis Emmanuel Kant et Claude Bernard jusqu'à la période présente (Karsenti, 2008; Montevil et al., 2016; Montevil & Mossio, 2015; Mossio et al., 2016; Mossio & Moreno, 2010). Toutefois, ce qui importe ici n'est pas cette singularité organisationnelle en tant que telle – ontologique, pourrait-on dire – mais ses conséquences épistémologiques. Nous nous bornerons à mettre en évidence cette différence épistémologique sur les points en relation avec la signification épistémologique du concept de fonction. L'exemple de l'analyse constructale des réseaux hydrologiques et biologiques permet de distinguer ces deux types de systèmes sur un simple plan thermodynamique. Dans le cas d'un réseau hydrologique, la théorie constructale fournit une explication thermodynamiquement complète du processus d'occurrence au cours du temps de l'architecture du réseau, car c'est, selon la théorie constructale, la dissipation d'énergie du fluide circulant qui est la cause efficiente du « design ». Dans le cas d'un réseau biologique, ni la

thermodynamique des processus développementaux, ni celle des processus évolutifs, n'est réductible à la thermodynamique de l'écoulement des fluides (aériens ou aqueux) dans les arborescences bronchiques ou vasculaires. Thermodynamiquement parlant, la dynamique d'écoulement des fluides dans un réseau vasculaire et celles des processus morphogénétiques à l'origine de ce réseau sont différentes – et ce parce que les processus sont différents⁹⁴. Si une relation causale peut être établie entre les deux, elle est unidirectionnelle ; c'est, selon la mécanique des fluides, la structure du réseau qui détermine ses propriétés fonctionnelles. En revanche, il n'y a aucune raison à priori pour que les processus développementaux aboutissent à une structure qui corresponde à « l'état de moindre imperfection » thermodynamique. Or, comme l'illustre le paramètre évolutif EV, ces processus aboutissent effectivement à un tel état – ou tout au moins s'en approchent fortement. Ils sont thermodynamiquement « adéquats » ou « adaptés ». Si l'on veut expliquer que ce paramètre évolutif prenne une valeur proche de 1, l'optimum thermodynamique, il est donc nécessaire de faire appel à une « raison cachée » qui établisse une relation causale allant des propriétés fonctionnelles du réseau bronchoalvéolaire ou vasculaire vers les processus morphogénétiques à l'origine de ces réseaux. Quelque que soit la nature de cette « raison cachée », ce postulat est explicativement nécessaire. Or, ce postulat est finaliste au sens premier du terme : il postule une relation causale directionnelle allant de l'aboutissement d'un processus vers son origine. Dans l'exemple des processus morphogénétiques à l'origine des réseaux vasculaires et pulmonaire, cela signifie que les propriétés thermodynamiques des réseaux pulmonaires et vasculaires jouent un rôle causal dans les processus évolutifs qui ont abouti à l'apparition du poumon bronchoalvéolaire des Mammifères et des arborescences vasculaires des Métazoaires à circulation fermée. L'explication évolutionniste classique est que la valeur évolutive de ces réseaux (leur *fitness*) dépend de leur performance thermodynamique. Cependant, la pertinence logique du postulat finaliste ne

⁹⁴ Pour le poumon, c'est assez évident puisqu'il n'y a pas d'écoulement d'air dans le poumon durant son développement embryonnaire, alors qu'il est pleinement opérationnel dès la naissance.

repose pas sur l'existence de la théorie de l'évolution mais sur le constat de l'incomplétude explicative de l'élucidation des mécanismes à l'œuvre dans ces systèmes biologiques.

Ce que ceci illustre est le fait que, même si l'on admet la théorie constructale comme principe explicatif subsumant des réalités physiques et biologiques, le schème explicatif est en réalité fondamentalement différent pour ces deux types de systèmes. Pour les systèmes physiques, la théorie constructale fournit une explication thermodynamiquement complète de l'occurrence de ces réseaux et de leur caractéristiques structurales et fonctionnelles, alors que pour les systèmes biologiques, la valeur explicative de cette théorie nécessite de faire appel à deux autres processus irréductibles aux processus thermodynamiques décrits par la théorie constructale, qui sont (1) les processus morphogénétiques développementaux (processus étiologiques systémiques) et (2) les processus évolutifs (processus étiologiques métasystèmeiques). Ainsi, pour les systèmes biologiques, l'identification des mécanismes relatifs au fonctionnement du système ne fournit pas d'explication étiologique de l'occurrence de ces systèmes. D'autre part, l'identification des processus étiologiques systémiques, si elle fournit l'explication de l'occurrence de ce système, n'explique pas pourquoi ce système existe tel qu'il est, et en particulier n'explique pas l'adéquation fonctionnelle que l'analyse fonctionnelle du système permet de mettre en évidence. C'est ce que nous appelons « l'incomplétude explicative » des processus systémiques (fonctionnels et étiologiques). Cette incomplétude amène rationnellement au postulat finaliste de la « raison cachée » reliant explicativement processus fonctionnels et processus étiologiques systémiques. Nous soutenons que ceci est une singularité épistémologique des systèmes biologiques, et que le concept de fonction est au cœur de cette singularité. La fonction est le concept qui permet de formuler un lien explicatif entre ces différents processus et, *in fine*, de produire un énoncé explicativement complet – au moins, potentiellement. Cette conception permet d'expliquer pourquoi le concept de fonction est un outil spécifiquement utilisé dans les sciences biologiques, et pourquoi une dimension finaliste lui est indissociable.

En ce qui concerne la singularité des systèmes biologiques par rapport aux systèmes physiques, nous avons préalablement distingué, dans notre comparaison des systèmes hydrologiques, les bassins versants naturels et les systèmes d'irrigation agricoles. En ce qui concerne ces derniers, ils se distinguent des systèmes hydrologiques naturels par le fait que les processus à l'origine de ces réseaux, l'activité physique des agriculteurs, complétés ou non par des sources d'énergie extrasomatiques (recours à des animaux de trait ou des outils de chantiers motorisés) sont, comme pour les réseaux biologiques, thermodynamiquement distincts de la dynamique d'écoulement de l'eau dans ces réseaux. L'explication de l'existence de ces réseaux artéfactuels n'est donc pas réductible à la thermodynamique de l'eau qui s'y écoule⁹⁵. Épistémologiquement, ces réseaux hydrologiques artéfactuels partagent donc avec les réseaux biologiques les mêmes caractéristiques que nous avons regroupées sous le terme d'incomplétude explicative des processus systémiques. Or, une autre similitude épistémologique des systèmes d'irrigation et des systèmes biologiques qui les distingue des systèmes géohydrologiques est que le terme de fonction leur est appliqué, associé aux concepts d'adéquation et au postulat finaliste. Un réseau d'irrigation a comme fonction d'irriguer de façon adéquate les champs des agriculteurs, et c'est pour ça qu'il existe. Certes, on peut voir cette similitude comme le signe d'une approche anthropocentrée des systèmes biologiques qu'il convient de rejeter. Toutefois, à partir du moment où nous voyons que l'utilisation commune de concepts comme ceux de fonction et d'adéquation sont corrélés à des similitudes épistémologiques justifiables sur des considérations thermodynamiques qui n'ont rien à voir avec un quelconque anthropocentrisme, nous y voyons au contraire un argument supplémentaire en faveur de l'idée que la notion de fonction est conceptuellement indissociable de la singularité épistémologique qu'est l'incomplétude explicative des processus systémiques.

⁹⁵ Ne serait-ce que du fait que l'eau ne s'y écoule qu'après que le réseau d'irrigation a été construit. Comme pour le poumon, sa morphogenèse est *antérieure* à l'écoulement du fluide. Poumons et réseau d'irrigation sont donc objectivement « forward-looking », ce qui n'est pas le cas d'un bassin hydrographique.

Cette singularité épistémologique a deux conséquences importantes. La première concerne les explications que nous avons qualifiées de « systémiques ». Ceux-ci incluent les mécanismes dits « fonctionnels », c'est-à-dire relatifs au fonctionnement du système, que celui-ci soit physique ou biologique, et indépendamment du fait que l'on attribue une « fonction » à tel ou tel agent ou processus au sein de ce système. En effet, l'analyse du fonctionnement n'est pas restreinte aux systèmes biologiques, et les réseaux géohydrologiques en sont un exemple ; plus largement, le cycle de l'eau alimentant un bassin versant, et générant le flux d'eau qui traverse et façonne ce dernier, est un système physique automaintenu qui peut être analysé en termes de fonctionnement. Dans un tel système, on peut, comme dans un système biologique, distinguer la structure et le fonctionnement et, comme dans un système biologique, le fonctionnement peut cesser, laissant des traces « fossiles » de la structure – lits de rivières asséchées. La différence fondamentale réside dans les relations entre l'émergence de la structure et ses caractéristiques fonctionnelles, qui peuvent être subsumées sous un même principe nomologique dans le cas des systèmes physiques, alors qu'ils ne le peuvent pas dans le cas des systèmes biologiques. C'est la différence entre la circulation du sang et les courants de l'Euripe. Pour les deux, il a un impératif de compréhensibilité, mais celle-ci n'est pas réalisée de la même manière. Ce qui manquait aux Grecs anciens et à leurs successeurs, c'est la capacité de réduire le fonctionnement des courants de l'Euripe à un ensemble de principes nomologiques généraux (ce à quoi échouait le seul principe du mouvement des marées), alors que la compréhensibilité du mouvement du cœur et des vaisseaux requiert en outre un concept régulateur extérieur à la causalité systémique, le but fonctionnel. La métaphore des courants de l'Euripe utilisé par Harvey est, en ce sens, trompeuse ; l'analogie entre courants marins et flux sanguin ne vaut que sur le principe de compréhensibilité, pas sur la structure de l'explication à fournir. Quand bien même l'étude d'un système biologique se limite à l'analyse de ces caractéristiques systémiques, l'incomplétude causale systémique propre à ces systèmes impose des modes explicatifs spécifiques, qui requièrent des outils conceptuels également spécifiques, en plus des principes nomologiques généraux subsumant les phénomènes physiques et biologiques. Le

postulat finaliste rattaché à la fonction en tant qu'outil conceptuel d'investigation scientifique – l'attribution de fonction – et sa valeur explicative fonctionnelle – la capacité d'un fonctionnement « adéquat » – et qui fait que la fonction va, conceptuellement, au-delà du fonctionnement (ce qu'explicite la distinction que fait Harvey entre l'*actio* et la *functio*), relève de cette conséquence.

La seconde conséquence concerne les explications que nous avons qualifiées de « métasystémiques », relatives à l'occurrence des mécanismes systémiques, et qui, dans la biologie moderne, correspondent aux explications évolutionnaires. Comme nous l'avons vu, la complétude explicative d'un système relevant d'une double causalité, systémique et métasystémique, requiert l'établissement d'un lien causal allant des propriétés fonctionnelles d'un système vers les causes métasystémiques de son existence. Cela implique que les propriétés systémiques soient un élément d'une explication métasystémique. Pour autant, cet impératif logique, qui découle de la dualité causale des systèmes biologiques et du concept d'adéquation, n'implique pas que l'explication métasystémique d'un système se déduise de ses propriétés systémiques, et il en est de même pour ces composants. La valeur explicative étiologique de la fonction relève de cette conséquence. Il y a donc une certaine logique explicative à conférer à une fonction, une fois celle-ci attribuée, une valeur explicative étiologique relative au trait porteur de cette fonction. Néanmoins, au regard des caractéristiques épistémologiques qui légitiment cette assertion, rien n'impose que l'explication étiologique soit *déductible* des propriétés systémiques – rien n'impose que les propriétés fonctionnelles d'un trait suffisent à expliquer son origine. Or, c'est sur cette version « forte » de la valeur explicative étiologique de la fonction que se sont focalisées les différentes théories étiologiques de la fonction – que ce soient les tentatives nomologico-déductives de Hempel et Nagel, la théorie de Wright et les théories téléologiques-sélectionnistes qui s'en sont inspirées, ainsi que l'approche organisationnelle de la fonction. Pourtant, il y a bien d'autres manières de concevoir comment ce lien causal puisse être établi.

Ainsi, au sein des systèmes naturels, les systèmes biologiques se caractérisent par une singularité épistémologique constituée par le fait que leur existence relève de deux causalités distinctes, systémique et métasystémique (objectivables d'un point de vue purement physique), irréductibles l'une à l'autre, bien qu'entretenant entre elles des relations causales bidirectionnelles. Ernst Mayr a formulé ce constat de façon explicite par les termes de causalités prochaine (*proximate causation*) et ultime (*ultimate causation*), cette dernière venant se substituer à la causalité finale aristotélicienne. En somme, ce qu'a exprimé Ernst Mayr dans son article publié en 1961, c'est la difficulté, voire l'impossibilité, pour les biologistes d'abandonner Aristote – et c'est certainement ce qui a fait la notoriété de cette publication. Dans l'argumentaire de Mayr, c'est la théorie de l'évolution qui donne un contenu scientifiquement acceptable à la causalité « ultime », permettant ainsi de relégitimer la dualité causale aristotélicienne. Cependant, le postulat épistémologique d'une dualité causale des systèmes biologiques, causalité systémique et causalité métasystémique, est rationnellement légitime, même lorsque l'on se trouve dans l'incapacité de définir en quoi consiste cette causalité, et découle de l'incomplétude explicative de la causalité systémique, l'impératif de compréhensibilité imposant le postulat de l'existence d'une causalité métasystémique. Le point de vue que nous défendons est que cette notion d'incomplétude de l'explication systémique, amenant légitimement à postuler une dualité causale, est une constance que l'on peut identifier depuis Aristote jusqu'à Mayr, alors que la nature de cette causalité métasystémique a considérablement varié. L'objectif des sections suivantes est d'analyser les sources philosophiques, chez Aristote et Emmanuel Kant, de cette dualité causale.

2. La valeur du *telos* : causalité par nécessité et causalité par finalité

2.a. Dualité causale et incomplétude explicative chez Aristote.

Le telos comme principe causal

Comme nous l'avons vu, le point central de la publication de Mayr de 1961 est que la complétude explicative d'un phénomène biologique fait toujours appel à un double ensemble de

causes, prochaine et ultime (Mayr, 1961). Par conséquent, une explication uniquement prochaine, ce qu'il nomme « une interprétation mécanistique des phénomènes naturels » (« *mecanistic interpretation of natural processes* », p. 1503), pour vraie qu'elle puisse être, n'en est pas moins incomplète. Dans son article, Mayr fait explicitement référence, et à plusieurs reprises, à la causalité aristotélicienne et, s'il récusé bien entendu la légitimité explicative du finalisme en tant que but ultime préconçu, il légitime par la biologie de l'évolution le postulat aristotélicien d'une causalité « supplémentaire ». Il insiste d'ailleurs sur le fait que, bien que la distinction entre cause formelle, efficence, matérielle et finale ait pour Aristote une valeur générale, c'est son intérêt pour l'explication des phénomènes biologiques qui a amené Aristote à *ajouter* la causalité par finalité à l'ensemble des principes causals fondamentaux :

« Aristotelian scholars have rightly emphasized that Aristotle—by training and interest—was first and foremost a biologist, and that it was his preoccupation with biological phenomena which dominated his ideas on causes and induced him to postulate final causes in addition to the material, formal, and efficient causes. » (p. 1503)

D'une certaine manière, Mayr revendique une filiation entre Aristote et le type d'explication que les sciences biologiques modernes produisent, filiation dont on trouve également des références dans les réflexions de Claude Bernard lorsqu'il définit son travail comme l'identification des « causes déterminantes ou prochaines », travail qui requiert le postulat « de causes finales » (Bernard, 1988). Il convient donc de voir en quoi la pensée d'Aristote demeure pertinente dans les sciences biologiques, malgré l'abandon de la téléologie en tant que principe causal fondamental.

Dans le livre II de « *La physique* », Aristote expose les quatre causes auxquelles se rapporte la question « pourquoi ? », et la nécessité d'aborder ces quatre causes pour l'explication physique de tout phénomène (Aristote, 2012) :

« En effet, le pourquoi se ramène finalement soit à l'essence, [...] soit à ce qui a mû en premier, [...] soit à une certaine fin [...] soit, dans les choses en devenir, à la matière. Il est donc manifeste que telles sont les causes, et en tel nombre. »

Puisqu'il y a quatre causes, il appartient au physicien de les connaître toutes et il rendra compte du pourquoi d'une façon physique en le ramenant à toutes : la matière, la forme, ce qui a mû et ce en vue de quoi » (p. 126).

On trouve une formulation très proche dans le livre V de la *Métaphysique* (Aristote, 2014a).

« On appelle cause, en un premier sens, la matière immanente dont une chose est faite. [...] Dans un autre sens, la cause, c'est la forme et le paradigme. [...] La cause est encore le principe premier du changement ou du repos. [...] La cause est aussi la fin, c'est-à-dire la cause finale. » (p. 110)

D'une manière générale, donc, pour Aristote, la complétude explicative requiert de faire appel aux quatre causes précitées, nombre qui peut être plus limité, Aristote effectuant des regroupements qui réduisent, dans la plupart des cas, le nombre de régimes causals distincts à envisager. Ainsi « l'essence et ce en vue de quoi sont une » (p. 126). « Par conséquent, on rend compte du pourquoi quand on le ramène à la matière, à l'essence et à ce qui a été mû en premier » (p. 127). Mais, si la référence à ces principes causals fondamentaux constitue une méthodologie générale d'explication des phénomènes naturels, ceci ne signifie pas que l'explication d'un phénomène donné relève des quatre causes fondamentales. L'application de ces principes à l'explication de l'existence de systèmes biologiques – en l'occurrence, les animaux – est ce qui structure « *La génération des animaux* », où Aristote discute de manière détaillée du rôle explicatif respectif de la causalité par nécessité – cause première regroupant les causes matérielle et efficiente – et de la causalité par finalité dans l'explication de l'occurrence des organismes et des parties qui les constituent. Bien que Ernst Mayr ne cite pas de manière précise ses références à l'œuvre d'Aristote, il nous semble clair que Mayr a en tête « *La génération des animaux* » lorsqu'il rattache philosophiquement la causalité ultime à la causalité finale aristotélicienne.

Avant d'aborder l'analyse de la causalité dans « *La génération des animaux* », il est intéressant de regarder par quel argument Aristote justifie, dans « *La physique* », l'existence d'une finalité « vraie » comme cause naturelle. En effet, l'idée de la finalité comme cause requiert d'être justifiée. Dans

cette discussion, Aristote distingue la causalité par finalité et la causalité par nécessité, et aborde la question de la réduction de la causalité par finalité à la causalité par nécessité, la finalité n'étant alors non plus « vraie » – et ne peut donc être une cause – mais une apparence dont l'explication relève d'une causalité par nécessité (Aristote, 2012).

« Il y a une difficulté quant à savoir ce qui empêche la nature d'agir non en vue d'une fin ou parce que c'est meilleur, mais [...] par nécessité » (p. 128).

Reprenant un argument développé par Empédocle, Aristote analyse la possibilité que la finalité puisse n'être qu'une apparence de finalité sans valeur causale propre, conséquence d'une apparition par hasard, ou spontanée, suivie d'un phénomène sélectif :

« Qu'est ce qui empêche qu'il en soit ainsi [...] pour toutes les parties dans la nature, par exemple que les dents poussent par nécessité, les unes incisives, acérées et propres à déchirer, les autres molaires, plates et aptes à broyer les aliments, puisqu'elles ne sont pas produites en vue de cette fin mais se sont trouvées ainsi par hasard ? Et de même aussi pour les autres parties dans lesquelles semblent exister le fait d'être en vue d'une fin. Il s'ensuit donc que là où toutes les choses sont arrivées comme si elles advenaient en vue d'une fin, elles sont conservées, étant disposées de la bonne façon par le mouvement spontané, tandis que toutes celles qui n'étaient pas ainsi ont péri ou périssent, comme les bœufs à face humaine, selon Empédocle. » (p. 129).

Ce qui amène à postuler le fait que certaines structures, comme les dents, ne sont pas produites « par hasard » est leur aptitude à réaliser certaines tâches. Ce concept d'aptitude, ou d'équation à la réalisation d'une tâche donnée, est fondamental dans ce postulat, et est partagé tant par Aristote que par Empédocle. Si l'on suppose une capacité de l'organisme à générer des dents, alors on devrait trouver des formes et des localisations beaucoup plus variées que ce que l'on observe, et il y n'y aurait aucune raison que ces formes et localisations correspondent précisément à ce qui est nécessairement requis pour l'efficience de leur contribution fonctionnelle. De ce que nous en dit Aristote, Empédocle explique l'adéquation des dents à leur contribution au fonctionnement de l'organisme par un processus combinant mécanismes aléatoires (dans la

génération initiale des formes) et contraintes fonctionnelles. On retrouve l'argument d'Empédocle dans le *De rerum natura* de Lucrèce (Lucrèce, 1993), qui explique l'apparition des êtres vivants par la génération spontanée passée d'organismes dont seulement une partie a survécu, soit par un phénomène « naturel » de concurrence sélective, soit par un phénomène sélectif « artificiel », lié à l'activité humaine (*De rerum natura*, V).

« Nombreux furent alors les monstres que la terre ébaucha, étranges par leurs traits et leurs membres [...] ; Mais tous ces monstres et prodiges, la terre les créait en vain, car, la nature leur interdisant la croissance, ils ne purent toucher à la fleur tant désirée de l'âge, trouver leur nourriture ou s'unir par l'acte de Vénus. [...]. nombreuses aussi les espèces qui durent alors périr et ne purent se propager en se reproduisant, car toutes celles que tu vois respirer l'air vital, c'est leur ruse, leur bravoure ou leur vitesse enfin qui depuis l'origine ont sauvé leur lignée, ou bien encore leur utilité nous les recommande. [...]. mais ceux à qui la nature ne donna nul moyen de vivre par eux-mêmes ou de nous fournir un service grâce auquel nous leur accorderions nourriture et sauvegarde sous notre protection, assurément s'offraient aux autres comme proie et butin [...] jusqu'au jour où la nature amena leur espèce à trépas. » (p. 361-363)

Il serait tentant de voir dans l'exposé par Aristote de l'argument d'Empédocle une sorte de prémisse de la théorie darwinienne de l'évolution, et la note du traducteur d'Aristote, A. Stevens, renvoie effectivement au darwinisme en commentaire de ce passage (Aristote, 2012). Néanmoins, il y a une différence fondamentale entre le darwinisme en tant que théorie explicative d'un certain nombre de phénomènes naturels, dont la démonstration relève de l'investigation empirique, et la dimension proprement philosophique de l'effet de sélection comme mécanisme sous-jacent d'une finalité apparente, ce que l'on peut appeler « l'argument sélectif ». Certes, la théorie darwinienne s'appuie sur l'existence d'un effet sélectif, mais cela signifie qu'elle a, en ce sens, une réelle dimension philosophique qui doit être distinguée de sa dimension scientifique empirique. D'ailleurs, la théorie darwinienne n'est pas, historiquement – et sans remonter jusqu'à Lucrèce –, la seule théorie évolutionniste sélective : le mutationnisme d'Hugo de Vries est une théorie

évolutionniste sélectionniste non darwinienne, en réalité conceptuellement plus proche de la vision d'Empédocle ou de Lucrèce que n'en est la théorie darwinienne. De plus, la théorie darwinienne n'est pas simplement l'effet sélectif, et la signification philosophique de ce mécanisme explicatif, comme le montre la discussion d'Aristote, n'est pas propre au darwinisme et lui est bien antérieur. Cette double dimension, scientifique et philosophique, est la raison de la réticence de Karl Popper à considérer le darwinisme comme une théorie scientifique testable mais plutôt comme un programme de recherche métaphysique – argument qui a conféré à la biologie de l'évolution un statut épistémologique incertain (Popper, 1989) :

« La question du statut scientifique de la théorie darwinienne – au sens le plus large, la théorie des essais et de l'élimination de l'erreur – devient une question intéressante. Je suis arrivé à la conclusion que le darwinisme n'est pas une théorie scientifiquement testable. » (p . 237).

Certes, Popper précise qu'il prend la théorie darwinienne dans un sens large, mais l'appellation est alors trompeuse, au sens où Popper ne retient du darwinisme que la dimension logique de l'argument sélectif. Pris comme argument logique, l'argument sélectif comme mécanisme causal d'une finalité apparente est effectivement irréfutable, « presque tautologique » pour reprendre la formulation de Popper. La théorie darwinienne de l'évolution, par contre, renvoie à un corpus explicatif dont la validation est d'une autre nature que purement logique. Cette distinction est importante en ce qui concerne les théories de la fonction, car elle constitue le point d'articulation et d'opposition entre la théorie de l'effet sélectionné de Wright, qui se base sur le principe explicatif de l'effet sélectif, et les théories téléologiques-sélectionnistes qui y substituent la théorie darwinienne de l'évolution. Toutes les deux partagent le fait de s'appuyer sur l'argument sélectif comme mécanisme causal à la base de la dimension étiologique de la fonction – l'explication de l'occurrence d'un trait par son effet – mais la valeur explicative de l'effet sélectif dans ces deux théories est différente.

Au final, après l'avoir exposé, Aristote réfute le point de vue d'Empédocle et affirme l'existence d'une finalité « vraie », c'est-à-dire de la fin comme un principe causal. La réfutation d'Aristote n'est pas purement logique – et, d'un strict point de vue logique, l'argument sélectif est effectivement un mécanisme explicatif valable d'une apparence de finalité, indépendamment de toute validation empirique. L'angle d'attaque d'Aristote est en réalité non pas l'effet sélectif en tant que tel, mais les conditions requises pour que l'effet sélectif puisse opérer. Pour que l'effet sélectif puisse rendre compte d'une finalité apparente, il faut en effet que les phénomènes sur lesquels s'exerce l'effet sélectif apparaissent « par hasard », de manière spontanée ou par coïncidence. Or, selon Aristote, on ne peut pas expliquer tous les phénomènes que l'on observe par effet de coïncidence – et cette partie de l'argument d'Aristote n'est pas purement logique mais renvoie à l'observation des phénomènes naturels. À partir de ce constat, nous dit Aristote, on doit rationnellement conclure à l'existence d'une finalité « vraie » (Aristote, 2012).

« Si donc il semble que cela se passe ou bien par coïncidence ou bien en vue d'une fin, et s'il n'est pas possible que ce soit par coïncidence ni par le mouvement spontané, alors c'est en vue d'une fin. » (p. 130).

L'argument d'Aristote en faveur d'une finalité vraie est fondé sur le principe que l'apparition spontanée de processus soumis à l'effet sélectif ne saurait expliquer tout ce que l'on observe. On peut reformuler l'argument d'Aristote en faveur d'une causalité vraie de la manière suivante :

L'argument sélectif, qui est conditionnel, peut être formulé de la façon ainsi :

- a- S'il y a apparition par hasard de phénomènes, alors l'effet sélectif rend compte par nécessité d'une apparence de finalité.

Aristote ne nie pas la valeur de l'argument, mais récuse son application à l'explication de la réalité sensible, qui renvoie à une autre formulation :

- a- S'il y a apparition par hasard de phénomènes, alors l'effet sélectif rend compte par nécessité d'une apparence de finalité.
- b- il y a apparition par hasard de phénomènes.

c- donc, l'effet sélectif rend compte par la nécessité d'une apparence de finalité.

Le point b, nous dit Aristote, n'est pas toujours vrai. Donc, l'inférence c n'est pas toujours vraie. Donc, certains phénomènes qui ont l'apparence d'une finalité ne peuvent pas être expliqués par une causalité par nécessité. Or, toute chose requiert une explication. Donc, cette explication est une finalité vraie. En conséquence, la finalité est une vraie causalité. L'argument d'Aristote est donc un argument par défaut.

C'est donc sur une sorte d'incomplétude explicative d'un mécanisme causal spontané/sélectif qu'est rationnellement fondé le postulat de l'existence d'une finalité vraie chez Aristote, dont il reconnaît qu'elle est difficile à admettre à priori. Ce que pose Aristote, c'est que l'explication des phénomènes, pour être complète, requiert de conférer au *telos* un statut de principe causal nomologique auquel on peut faire appel pour expliquer un phénomène. C'est ce sens restreint, et fort, que le terme « téléologie » signifie. L'employer dans un sens plus large, et par conséquent plus mou, de « finalité apparente », empêche de distinguer ce qui sépare Empédocle et Aristote. En effet, l'un comme l'autre reconnaît que des choses arrivent « *comme si elles advenaient en vue d'une fin* ». Utiliser le terme « téléologie » dans ce dernier sens ne permet pas de formuler précisément les principes causaux auxquels il est fait appel pour expliquer pourquoi ces choses arrivent. Ce problème est ancien, et a contribué à obscurcir certaines discussions sur la notion de fonction, comme l'avait déjà noté Nagel (E. Nagel, 1961). Pour tenter une clarification terminologique, Colin Pittendrigh a proposé le terme de « téléonomique » pour désigner les processus qui apparaissent dirigés vers une fin (*end-directed*), sans pour autant qu'on accepte le concept de cause finale (Pittendrigh, 1958). Mayr a lui-même repris ce terme dans « *Cause and effect in biology* », mais en lui donnant un sens plus restreint, applicables aux processus programmatiques. Si on utilise ce terme dans le sens initial que lui donne Pittendrigh, on peut dire que Empédocle et Aristote reconnaissent l'existence de phénomènes qui semble advenir en vue d'une fin, mais s'opposent quant à l'explication de ces phénomènes, Empédocle proposant une explication *téléonomique* renvoyant à une série de processus

soumis à validation empirique, Aristote proposant une explication *téléologique*, renvoyant à un principe causal nomologique. La production d'explication de type téléonomique ou de type téléologique repose donc sur des principes méthodologiques différents. Pour Empédocle, il faut expliquer par quels mécanismes relevant de « mouvements spontanés » peuvent apparaître des structures sur lesquelles puissent jouer l'effet sélectif, alors que, pour Aristote, il faut mettre en évidence qu'une explication n'incluant pas la causalité finale est incomplète.

La dualité causale : causalité par nécessité et causalité par finalité

Dans *La génération des animaux*, Aristote traite plus en détail de la manière dont les différents types de causalités contribuent à l'explication de l'existence d'un animal et des parties qui le constituent. Le livre traite donc des questions relatives à l'étiologie des systèmes biologiques animaux – comment les animaux sont générés – qui, dans les catégories des sciences biologiques contemporaines, se rattacherait à la biologie du développement (si l'on ose cet anachronisme). Son analyse permet donc de voir comment s'insère, chez Aristote, le principe de causalité par finalité et d'adéquation dans les explications relatives aux mécanismes responsables de la génération des systèmes vivants. Le traité sur *La génération des animaux* traite surtout de la cause matérielle et de la cause première du mouvement, mais Aristote traite aussi du rapport de ces causes avec la causalité par finalité, en particulier dans le livre II et dans le livre V. Dans le livre II, traitant de l'explication de l'existence d'un être, mâle ou femelle, Aristote renvoie à deux causes, la causalité par nécessité – qui regroupe la cause première du mouvement et la cause matérielle – et la causalité par finalité⁹⁶ :

« *As for the reason why one comes to be formed, and is, male, and another female, (a) in so far as this results from necessity [ἀναγκῆς], i. e., from the proximate [πρωτον] motive cause and from that sort of matter*

⁹⁶ Pour les citations reprenant des termes grecs, nous donnons deux traductions, l'une bilingue grec-anglais (l'édition de Peck, publiée initialement en 1942), l'autre en français (l'édition de Pellegrin, 2014).

[...]; in so far this occurs on account of what is the better, i. e., on account of the final cause (the Cause “for the sake of which”) » (Aristote, 1942) (p 128).

« Pourquoi ils sont engendrés et pourquoi il y a, d’un côté, la femelle, de l’autre, le mâle, pour autant que cela résulte de la nécessité, c’est-à-dire du moteur prochain et de quelque sorte de matière, [...], pour autant que c’est par le meilleur et par la cause qui est en vue de quelque chose » (Aristote, 2014b) (p. 1613)

On trouve dans ce passage une formulation d’une dualité causale avec une terminologie assez proche de celle utilisée par Ernst Mayr, proximale et ultime, bien que, dans la formulation d’Aristote, l’expression de cause première, reprise par Ernst Mayr, ne se rapporte pas à la nécessité mais uniquement, dans la causalité par nécessité, à la cause par le mouvement. Quoiqu’il en soit, on trouve dans ce passage le fait que l’explication de l’existence d’un être vivant relève de deux régimes causals distincts mais complémentaires, la causalité par nécessité et la causalité par finalité. Néanmoins, bien que cet exposé concerne les êtres vivants, il n’est pas, chez Aristote, l’expression d’une spécificité causale propre aux êtres vivants, mais l’application aux êtres vivants de principes explicatifs généraux. Pour Aristote, la spécificité des êtres vivants est que leur génération relève de deux principes, mâle (la cause première du mouvement) et un principe femelle (la matière), qu’il expose d’abord pour les animaux, mais généralise aux plantes dans la suite du livre II.

Dans le livre V, Aristote revient sur la question de l’explication de l’apparition et du développement d’un trait dans l’organisme et de ses caractéristiques. La question qu’Aristote traite dans cette partie est la manière dont la causalité par nécessité et la causalité par finalité sont deux régimes causals requis pour l’explication de l’existence d’un trait. Comme dans la *Physique* et sa critique d’Empédocle, Aristote insiste, dans une critique de Démocrite, sur l’importance de prendre en compte la causalité par finalité pour une explication complète de l’occurrence des traits d’un organisme.

La discussion d’Aristote s’appuie sur un certain nombre d’exemples concrets. Nous reprendrons ici celui des dents – exemple qu’Aristote prend également, on l’a vu, dans la *Physique*

lors de sa discussion de « l'argument sélectif » d'Empédocle. Aristote rappelle que leur existence relève de la causalité par finalité, tout en précisant que cette explication ne ressortit pas à une finalité générale et unique mais à différents buts propres à différentes catégories d'animaux (Aristote, 2014b) :

« En ce qui concerne les dents, on a dit auparavant que les animaux n'en ont pas en vue d'une seule chose, ni tous en vue de la même chose, mais que les uns en ont pour se nourrir, d'autres pour se défendre, et d'autre pour le discours émis dans la voix. » (p. 1729)

Cet appel à une finalité interne des organismes est en réalité assez proche d'une analyse fonctionnelle en termes d'aptitude, et si on compare la structure de l'argument aristotélicien à la structure de l'argument fonctionnel utilisé par les auteurs de l'article sur le rôle supposé des gastrolithes chez les Autruches et chez les Dinosaures, on s'aperçoit qu'elles sont les mêmes, la « fonction » chez les auteurs contemporains ayant conservé la même dimension explicative sur l'existence des dents ou des gastrolithes que le « but » chez Aristote.

Aristote examine ensuite la réponse à la question suivante : pourquoi les dents de devant poussent-elles avant les dents de derrière ? Pour Aristote, deux types d'explications sont valables, et en réalité complémentaires : une causalité par finalité, en rapport avec leur rôle ; une causalité par nécessité, en rapport avec les contraintes de leur croissance :

« Les dents de devant se forment avant les plates, d'abord parce que leur fonction vient en avant (en effet, découper vient avant broyer, or celles-ci sont pour broyer, celles-là pour découper), ensuite parce que ce qui est plus petit, même si elles ont pris leur départ en même temps, se forme naturellement plus vite que ce qui est grand. » (p. 1729)

Dans l'argument développé par Aristote, on note deux choses. Tout d'abord, l'argument de la cause finale est un argument fondé sur l'analyse fonctionnelle du rôle des dents dans la nourriture (« couper, broyer »). L'aptitude fonctionnelle des dents à réaliser une tâche déterminée est

également soulignée par Aristote dans la *Physique* : « *les dents [...] , les unes incisives, acérées et propres à déchirer, les autres molaires, plates et aptes à broyer les aliments* » (Aristote, 2012) (p. 129)

Encore une fois, cet argument est similaire dans sa structure à l'argument fonctionnel contemporain (« la meule » gastrique, image utilisée pour décrire la fonction des gastrolithes chez l'Autruche), même si celui-ci ne fait pas référence à une finalité « vraie ». Il est saisissant de voir à quel point l'argument d'Aristote est « transparent » pour un biologiste actuel, et à quel point il est facile de le reformuler dans une terminologie contemporaine, en substituant, dans l'explication par nécessité, une formulation en termes de « processus développementaux ». Ainsi, l'abandon de la finalité en tant que cause a conservé malgré tout intact l'argument fonctionnel aristotélicien.

Ensuite, Aristote insiste sur la dualité causale requise pour une complétude explicative du développement des dents, sur laquelle il revient :

« *Une fois formées, elles tombent pour une part en vue du meilleur [...]. Mais elles tombent sous l'effet de la nécessité.* » (p. 1730).

Aristote insiste sur l'incomplétude explicative qui consiste à ne faire appel qu'à la causalité par finalité, ou qu'à la causalité par nécessité, pour expliquer de tels phénomènes. Certes, nous dit Aristote, il n'y a aucune objection à l'explication par nécessité de la croissance des différentes dents. Mais ce n'est pas la seule explication :

« *Democritus, however, omitted to mention the final cause, and so all the things which Nature employs he refers to necessity. It is of course true that they are determined by necessity, but at the same time they are for the sake of some purpose, some final cause, and for the sake of that which is better in each case. And so there is nothing to prevent the teeth being formed and being shed in the ways he says, but it is not on that account that it happens, but on account of the final cause, the end [τελος].* » (Aristote, 1942) (p. 559)

« *Démocrite, quant à lui, oublie de parler du « ce en vue de quoi » et réduit à la nécessité tout ce dont se sert la nature – si cela relève bien de la nécessité, néanmoins c'est en vue de quelque chose et pour ce qui est dans*

chaque cas le meilleur. C'est pourquoi rien n'empêche que ce soit bien de cette façon que les dents se forment et tombent, mais ce n'est pas à cause de ces choses, mais à cause de la fin. » (Aristote, 2014b) (p. 1730)

Ce que reproche Aristote à Démocrite et aux penseurs présocratiques, c'est précisément de ne pas avoir vu l'incomplétude explicative de la causalité par nécessité.

« Les anciens physiologues [...] n'avaient pas vu qu'il existait plusieurs causes, et ils avaient seulement vu celles que constituent la matière et le mouvement, et sans les distinguer ; quant à celles que constituent la définition et la fin, ils les tenaient en dehors de leur examen. » (. 1710).

La causalité par nécessité est « bien sûr » vraie, mais incomplète, et elle ne permet pas de rendre compte de l'existence des choses. Si l'on compare l'argument développé par Aristote contre Démocrite dans *La génération des animaux* et contre Empédocle dans la *Physique*, on voit que l'incomplétude explicative de la causalité par nécessité est un élément central de l'argument aristotélicien en faveur d'une causalité par finalité, bien qu'il se décline à deux niveaux distincts. Dans la *Génération des animaux*, Aristote oppose à Démocrite l'incomplétude explicative de la causalité par nécessité, la cause matérielle et la cause première du mouvement – cause première au sens de cause initiatrice du processus étudié. La pousse et le renouvellement des dents a bien une cause initiatrice, mais ce n'est pas cette cause qui explique l'existence d'un tel processus. L'existence d'un tel processus s'explique par sa fin, au sens d'achèvement. Aristote distingue explicitement, dans la *Physique*, deux significations distinctes du mot « fin » : c'est l'achèvement d'un processus, et, en ce sens sa conséquence, mais c'est également son but, et en ce sens sa cause (Aristote, 2012).

« La nature est fin et ce en vue de quoi, car pour les choses dont le mouvement continu a une fin, cette extrémité est aussi ce en vue de quoi. » (p. 111)

Dans *La Génération des animaux*, ce qu'Aristote reproche à Démocrite, c'est de ne considérer la fin que comme l'achèvement, et, ce faisant, de ne produire qu'une explication partielle, car elle n'explique pas la cause première, initiatrice du processus – dans l'exemple cité, du processus de formation des dents. Et la raison d'être du processus de formation d'une chose est son achèvement.

En tant que cause, l'achèvement est l'explication de l'existence de la cause nécessaire du processus (Aristote, 2014b).

« Ce n'est pas parce que chaque être est engendré avec une qualité déterminée que, pour cette raison, tous les produits de la nature qui comportent ordre et définition possèdent une qualité déterminée, mais c'est plutôt parce qu'ils sont de telle qualité qu'ils sont engendrés de cette façon. » (p. 1710).

Dans la *Physique*, Aristote s'oppose à Empédocle à un autre niveau, qui est celui de savoir si cette fin en tant que but est un but « vrai » ou un but apparent. Aristote argüe, contre Empédocle et l'idée que la fin n'est qu'une apparence de finalité, en faveur d'une finalité « vraie ». L'argument est, on l'a vu, un argument par défaut contre l'argument sélectif. Comme dans *La Génération des animaux*, Aristote traite de l'exemple des dents dans sa critique d'Empédocle. Néanmoins, il est important de noter que l'argument en faveur d'une finalité « vraie », développé dans la *Physique*, est distinct de l'argument en faveur d'une dualité explicative par nécessité et par finalité, exposé dans *La Génération des animaux*. Ce que dit Aristote est que, d'une part, la complétude explicative d'un processus tel que la structure des dents, leur formation et leur renouvellement requiert de faire appel à deux régimes causals distincts, la causalité par nécessité et la causalité par finalité ; et que, d'autre part, la finalité de ce processus n'est pas simplement « apparente » mais « vraie ». Cependant, que la fin d'un processus relève d'une finalité apparente ou réelle n'invalide pas l'argument en faveur d'une dualité causale, comme le suggère un passage de la *Physique*, dans lequel Aristote récapitule les quatre modes causals fondamentaux (Aristote, 2012) :

« Toutes les choses que nous venons de citer tombent dans les quatre modes les plus manifestes : [...] la matière [cause matérielle] la composition et la forme [cause formelle]. Ensuite, tout cela est cause en tant que ce d'où vient le principe du changement et du repos [cause efficiente]. Enfin, il y a les causes en tant que la fin et le bien des autres choses [cause finale], car ce en vue de quoi doit être le meilleur et la fin des choses – et peu importe qu'on parle du bien lui-même ou du bien apparent. » (p. 114-115)

Ainsi, analysée du point de vue de la dualité causale et de la complétude explicative, et reformulée dans une terminologie plus contemporaine, la causalité aristotélicienne exposée dans la *Physique* et la *Génération des animaux* montre que, pour Aristote, le concept de *telos* est pertinent et nécessaire dans un schème explicatif complet d'un processus biologique tel que la formation des dents, et que cette pertinence demeure que le *telos* soit apparent ou réel – même si Aristote considère le *telos* comme vrai au sens causal. C'est cet argument que l'on retrouve dans *Cause et effect in biology* d'E. Mayr, et le fait que Mayr, à la différence d'Aristote, ne considère pas le *telos* comme vrai et lui substitue le concept de téléonomie n'impacte pas la structure argumentative que Mayr reprend d'Aristote. En effet, la naturalisation du *telos* par la théorie de la sélection naturelle, si elle réduit la finalité vraie à une finalité apparente, ne réduit pas pour autant la causalité ultime à la causalité prochaine et conserve la pertinence de la dualité causale ; et c'est là le point fondamental, car le problème philosophique de la fonction n'est pas le problème de la naturalisation du *telos* mais celui de la rémanence de sa pertinence dans un schème explicatif.

Ainsi exprimée, pour Aristote, la dualité explicative de la causalité par nécessité et de la causalité par finalité est un principe épistémologique général, et non une spécificité épistémologique de certains phénomènes naturels. Cependant, Aristote, tout en en faisant un principe explicatif général, montre dans *La Génération des animaux* que cette dualité causale n'est pas toujours requise pour l'explication d'un phénomène biologique donné. Parmi les exemples évoqués par Aristote, nous prendrons celui de l'œil. Dans le cas de l'œil, Aristote distingue deux caractéristiques qui font appel à des modes explicatifs différents : le fait d'avoir un œil, et le fait d'avoir un type particulier d'œil, comme une couleur donnée (Aristote, 2014b) :

« C'est sur les caractères qui différencient les parties des animaux qu'il faut à présent faire porter notre étude, par ce type de caractères des parties, j'entends, par exemple, le bleu et le noir des yeux. » (p.1708)

Certes, nous dit Aristote, l'existence d'un œil relève d'une causalité par nécessité et d'une causalité par finalité, mais sa couleur ne relève que d'une causalité par nécessité. L'explication de la couleur d'un œil ne requiert pas de faire appel à une cause finale.

« Car si un œil existe en vue de quelques chose, un œil bleu n'existe pas en vue de quelque chose, à moins que ce caractère ne soit propre à un genre. » (p. 1708)

En d'autres termes, ce que nous dit Aristote, c'est que l'explication de l'existence et de la formation d'un œil par la causalité par nécessité est causalement incomplète, alors que, pour la couleur de l'œil, l'explication par nécessité est causalement complète. De fait, l'explication d'un œil et de sa couleur relève, pour Aristote, de deux modes⁹⁷ explicatifs distincts.

« C'est par nécessité qu'un animal possèdera des yeux dans l'hypothèse où il est en effet un animal de telle sorte, et tel sorte d'yeux, c'est par nécessité qu'il les possèdera, mais non par le même type de nécessité, mais d'une autre façon, parce que se produit par nature telle ou telle sorte d'action ou de passion. » (p. 1710).

Il y a donc, selon Aristote, une différence entre l'œil et la couleur d'un œil en ce sens que l'existence du premier relève d'une dualité causale, nécessaire et finale, alors que l'existence de la seconde ne relève que d'une causalité par nécessité. Aristote identifie donc une spécificité épistémologique de certains traits selon que leur existence relève d'une explication de nature duale ou pas, l'élément distinctif étant l'incomplétude explicative de la causalité par nécessité. L'exemple analysé par Aristote est intéressant parce que l'œil est le cas emblématique de l'organe pour lequel une explication non finaliste paraît difficile, comme Darwin l'a signalé lui-même dans le chapitre 6 de *L'Origine des espèces*, consacré aux difficultés de la théorie (Darwin, 1985) :

⁹⁷ Il s'agit de deux modes distincts de causalité par nécessité, liés au fait du rapport qui existe entre causalités par nécessité et par finalité dans le premier cas – nécessité conditionnelle – et qui n'existe pas dans le second – nécessité absolue. La discussion d'Aristote sur les causes et leurs différents modes, dans la *Physique* (II) et la *Métaphysique* (V), est sans objet ici.

« Il semble absurde au possible, je le reconnais, de supposer que la sélection naturelle ait pu former l'œil avec toutes les inimitables dispositions qui permettent d'ajuster le foyer à diverses distances, d'admettre une quantité variable de lumière et de corriger les aberrations sphériques et chromatiques. »

Bien entendu, Darwin développe son argument et conclut que la sélection naturelle peut, en théorie, expliquer la formation d'un œil, et des travaux plus récents en ont analysé les mécanismes évolutifs (Gehring, 2004; Nilsson & Pelger, 1994). Mais le fait que la théorie de la sélection naturelle doive être en mesure d'expliquer l'existence de structures complexes tels que l'œil montre que l'explication de l'existence d'un œil ne peut se limiter à l'identification des mécanismes développementaux de sa formation, et donc que l'incomplétude explicative de la causalité par nécessité – c'est-à-dire, le processus de formation – analysée par Aristote dans *La Génération des animaux*, demeure pertinente.

Du point de vue de la fonction, il est convenant de constater que la distinction qu'effectue Aristote entre l'œil, dont l'existence relève d'une double causalité, et la couleur de l'œil, qui ne relève que de la causalité par nécessité, correspond à la distinction entre un trait auquel on attribue une fonction, et un trait auquel on n'attribue pas de fonction. En effet, si on attribue une fonction de vision à l'œil, on n'attribue pas de fonction à la coloration de l'iris chez l'Homme. Les variations de coloration de l'iris, comme le fait d'être foncé (marron, brun ou noir) ou bleu, sont dues à des différences dans la présence de mélanine (et, pour certaines yeux verts, de lipofuschine). Seule une toute petite fraction de la population mondiale a les yeux bleus, et semble descendre d'un seul individu chez qui une mutation est apparue il y a environ 6000 ans (Eiberg et al., 2008). Aucune fonction particulière n'est attribuée à cette coloration particulière. Le fait que l'on n'attribue pas aujourd'hui de fonction à la couleur de l'iris est intéressant sans être démonstratif, car la couleur de l'œil aurait très bien plus avoir une fonction. Néanmoins, si tel était le cas, une couleur donnée de l'iris serait associée à une certaine classe d'individus et, dans ce cas, la couleur de l'œil relèverait, selon Aristote, d'une double causalité, nécessaire et finale.

La Génération des animaux se clôt sur une discussion sur la complétude explicative de la causalité par nécessité et de la causalité par finalité. Reconnaisant que toutes les choses de la Nature sont déterminées par nécessité, Aristote affirme qu'elles sont en même temps déterminées par une cause finale. Comparant la causalité par nécessité aux outils du forgeron, il subordonne la causalité par nécessité à la causalité par finalité. D'une manière générale, la complétude explicative des choses de la Nature requiert de faire appel à ces deux régimes causals distincts. Toutefois, et c'est sur cette considération que se termine *La Génération des animaux*, Aristote précise que, pour ce qui est de certaines parties des organismes, l'explication de leur existence relève de la causalité par nécessité seule, introduisant de ce fait une spécificité épistémologique de certains traits dans un organisme dont l'explication ne relève pas de la dualité causale générale (Aristote, 2014b) :

« Ainsi donc, concernant les dents, nous avons dit pourquoi les unes tombent et repoussent de nouveau, les autres non et, de manière générale, quelle cause explique leur formation. Mais nous avons parlé aussi des autres caractères qui appartiennent aux parties, ceux dont la formation n'a pas lieu en vue de quelque chose, mais par nécessité et par la cause motrice. » (p. 1730)

Ainsi, pour Aristote, les mécanismes à l'origine des animaux et des structures qui les composent se rattachent tous à la causalité par nécessité, mais l'adéquation fonctionnelle de ces structures entre elles, qui déterminent la capacité de ces animaux à exister, requiert de faire appel à un second mode de causalité, la causalité par finalité. Le premier mode de causalité ressortit aux mécanismes relevant de la matière et du mouvement, correspondant peu ou prou à la causalité « prochaine », appliqué aux phénomènes de génération des animaux ; il correspond en gros aux processus morphogénétiques (formation d'une dent, formation d'un œil). Il fournit donc une explication de type étiologique systémique. Le deuxième mode de causalité, la causalité par finalité, qui relève d'un principe causal général et d'une finalité propre à chaque être animal, n'est pas forcément requis pour l'explication de l'origine de chaque propriété. C'est l'incomplétude explicative de la causalité par nécessité, lorsqu'elle échoue à expliquer l'adéquation fonctionnelle

des traits, qui impose de faire appel, comme cause additionnelle, à la causalité par finalité. On peut noter que cette situation d'incomplétude causale par nécessité correspond à la situation dans laquelle on attribue une fonction à la propriétés de ce trait, bien qu'Aristote n'utilise pas le terme de « fonction ». La similitude de l'argument d'Aristote quant à l'origine des dents et de l'attribution de fonction aux gastrolithes de Dinosaures est frappante. C'est l'adéquation fonctionnelle qui est le critère déterminant du recours à la causalité par finalité chez Aristote et de l'attribution de fonction aux gastrolithes.

Le raisonnement par défaut qui amène à postuler l'intervention d'une certaine forme de causalité par finalité est indépendant de la nature de cette cause ; Aristote ne se distingue d'Empédocle que sur la nature propre de cette cause. Pour Aristote, il s'agit d'un principe causal premier, un *explanans* fondamental à valeur universelle. À partir du moment où on l'accepte comme tel, la mise en évidence, dans un cas particulier, de l'incomplétude causale prochaine légitime le recours à cet *explanans*, et ceci suffit à conférer, de fait, une valeur explicative métasystémique à l'identification de cette incomplétude, elle-même basée sur la notion d'adéquation fonctionnelle. Il y a donc deux dimensions de la téléologie aristotélicienne : d'une part, la légitimité de faire appel à un régime causal particulier pour expliquer ce qui « *semble que cela se passe en vue d'une fin* » ; d'autre part, l'affirmation, en réponse à cette exigence de compréhensibilité, d'un principe causal fondamental, la causalité finale. La première dimension légitime le concept de dualité causale, que nous avons qualifiée de systémique et métasystémique ; la seconde, en proposant un principe explicatif, détermine la structure d'un énoncé explicatif métasystémique, et de ce qui est requis pour, en quelque sorte, subsumer un cas particulier sous cet *explanans* fondamental. Ces deux volets forment un tout cohérent, mais ne sont pas indissociables. Réfuter le postulat d'Aristote d'un principe causal finaliste ne réfute pas pour autant le postulat de l'existence d'une dualité causale systémique et métasystémique, car le deuxième ne découle pas du premier ; c'est au contraire le premier qui est inféré par Aristote à partir du deuxième. Quant à la cause finale en tant que principe causal, rien n'impose de considérer qu'elle relève d'une forme quelconque d'intentionnalité. Dans

Aristote, la finalité est une finalité causale (finalisme causal), au sens où la fin d'un processus est la cause de l'existence de ce processus. Cela ne signifie pas pour autant que cette finalité soit intentionnelle. Le finalisme aristotélicien est non intentionnel et étiologique (la fin d'un processus est la cause de l'existence de ce processus). La fin est alors un but (« forward-looking », « goal-directed »), et ce but est en même temps la cause (fin étiologique, « backward looking »). Si on entend par « téléologie » la finalité causale aristotélicienne, cette téléologie n'est pas nécessairement intentionnelle, mais la fin étant causale, cette téléologie inclut l'étiologie. Thomas Nagel, dans un ouvrage récent, défend l'idée que la conception d'un principe nomologique téléologique non intentionnel est en principe cohérent (T. Nagel, 2018) :

« Je ne suis pas certain que cette idée aristotélicienne d'un téléologie sans intention ait du sens, mais pour l'instant, je ne vois pas pourquoi elle n'en aurait pas. » (p. 138)

Cependant, comme Thomas Nagel l'exprime, « l'idée que la téléologie fait partie de l'ordre naturel va à l'encontre de la forme d'explication qui a fait autorité en science depuis la révolution du XVII^e siècle ». (p. 136). Avec l'abandon de la téléologie – prise au sens fort, défini précédemment, de principe explicatif –, le seul mode de causalité naturelle légitime est la causalité par nécessité, la « cause déterminante ou prochaine » dont parle Claude Bernard et qui est l'objet de son investigation physiologique. Il n'est plus possible d'expliquer que des phénomènes semblent se produire en vue d'un fin en faisant appel à un principe causal, et ceci modifie profondément le mode d'explication que l'on doit produire. Rendre compte de cette apparence de finalité requiert de produire une explication causale temporelle, c'est-à-dire un enchaînement de processus explicables en référence à la causalité efficiente de principes nomologiques et qui découlent les uns des autres. Or, pour ce qui est d'expliquer pourquoi des phénomènes semblent se produire en vue d'une fin, ceci est considéré comme impossible. Depuis le XVII^e siècle, on doit donc renoncer à expliquer par des causes naturelles le fait que des phénomènes semblent advenir en vue d'une fin, ce qui amène à renoncer à fournir une explication relevant de causes naturelles à l'origine métasystémique des êtres vivants.

Mais ce renoncement entraîne une autre difficulté, dans la mesure où produire une explication de type systémique, en elle-même réductible à une causalité « par nécessité » ou efficiente, requiert de postuler que les phénomènes étudiés semblent advenir en vue d'une fin, comme Bernard et Du Bois-Raymond l'ont exprimé. Mais, à partir du moment où l'on doit renoncer à en fournir une explication relevant de causes naturelles, ce postulat est-il rationnellement légitime ? L'abandon de la téléologie délégitime-t-il le postulat téléonomique ?

2.b. L'argument téléologique de Kant.

L'incomplétude causale du nexus efficiens

C'est à ces questions qu'Emmanuel Kant s'est attaché à répondre dans la deuxième partie de la « *Critique de la faculté de juger* » (Kant, 1995), la « *Critique du jugement téléologique* », contribution essentielle et fondamentale à l'analyse philosophique de la légitimité du postulat de finalité dont la pertinence demeure pour la physiologie actuelle (Toepfer, 2012). Dans la partie introductive de la « *Critique du jugement téléologique* », Kant argumente sur le fait que les systèmes biologiques ont une spécificité organisationnelle. Cependant, pour la question qui nous occupe, le plus important n'est pas cette spécificité organisationnelle en soi, mais sa conséquence épistémologique, le jugement téléologique, ce sur quoi porte l'essentiel de l'exposé de Kant. Selon lui, postuler que l'existence de systèmes biologiques est la conséquence d'une certaine forme de finalité est une exigence épistémologique, à partir du moment où l'investigation scientifique a pour objet la compréhensibilité des phénomènes étudiés. Ce postulat est rationnellement nécessaire pour soumettre l'existence de systèmes biologiques à des « règles », car l'explication mécaniste des processus biologiques, bien que vraie, est insuffisante pour expliquer pleinement l'existence actuelle de ces phénomènes.

« Le concept des liaisons et des formes de la nature selon des fins est en tout cas, pour le moins, un principe supplémentaire pour soumettre les phénomènes à des règles, là où les lois de la causalité selon le simple mécanisme ne suffisent pas. » (p. 369)

Certes, les lois mécaniques de la Nature fournissent explications pertinentes pour tous les systèmes naturels, y compris les être organisés. Mais cette assertion d'universalité des lois mécaniques, toute certaine qu'elle soit, ne doit pas faire oublier le fait « *que, par rapport à notre pouvoir de connaître, le simple mécanisme de la Nature ne puisse pas non plus fournir de fondement d'explication pour la production d'être organisés, c'est tout aussi indubitablement certain.* » (p.383)

Devant cette impossibilité d'expliquer pleinement l'existence d'êtres vivants organisés par le recours aux lois mécaniques qui régissent la Nature, il est alors nécessaire de faire appel à une autre forme de causalité, celle « de fin de la Nature ». En effet, si l'on s'en tient à une explication mettant uniquement en jeu des lois mécaniques de la Nature, l'existence des êtres vivants, comme êtres organisés, est contingente.

« *Cela revient à dire que la Nature, considérée comme simple mécanisme, aurait pu se structurer de mille autres manières.* » (p. 350)

En conséquence, l'existence de systèmes biologiques, pour être pleinement comprise et expliquée, doit être considérée comme la conséquence de deux types de causalité, la causalité mécanique (« *nexus effectivus* » ou *nexus efficiens*) et la causalité téléologique (*nexus finalis*). C'est là un point essentiel de l'argumentation de Kant pour justifier le jugement téléologique, et il y revient de multiples fois tout au long de la « *Critique de la faculté de juger* ». Cela ne signifie pas que les systèmes biologiques « échappent » aux lois qui déterminent la causalité mécanique, mais que toutes les explications que ce type de causalité peut produire, pour vraies qu'elles soient, demeurent insuffisantes.

« *Quand je dis que tous les événements survenant dans la nature matérielle, par conséquent aussi toutes ses formes, en tant que produit de la Nature, quant à leur possibilité selon des lois simplement mécaniques, je ne dis pas par là qu'ils ne sont possibles que d'après ces lois.* » (p. 381)

Certes, les lois mécaniques subsument les systèmes naturels physiques et biologiques, mais, pour les systèmes biologiques, les explications qu'elles produisent ne peuvent être qu'incomplètes.

On peut donc dire que, d'après Kant, la conséquence épistémologique de la singularité organisationnelle des êtres vivants est l'incomplétude explicative du *nexus efficiens*, et c'est ce qui légitime le recours au *nexus finalis*. La causalité efficience est universelle *et* incomplète.

La valeur épistémologique du nexus finalis

Pour Kant, le finalisme est d'abord un concept régulateur requis par l'incomplétude explicative de la « causalité mécanique ». Le jugement téléologique, ou présupposé de finalité, est par conséquent un impératif de la raison, et cet impératif est justifié, par Kant, par un argument qui est similaire à celui utilisé par Aristote pour justifier le postulat téléologique, qui est l'incomplétude explicative de la causalité par nécessité ou *nexus efficiens*. Néanmoins, le statut épistémologique du présupposé de finalité n'est pas le même dans le monde philosophique aristotélicien et le monde kantien. Ce qu'a perdu le présupposé de finalité entre Aristote et Kant, c'est sa valeur explicative comme principe causal naturel. Toutefois, quoique repoussée hors des principes naturels, la téléologie est néanmoins appelée à l'aide dans l'investigation même des phénomènes naturels. Comment, dès lors, le principe de « fin de la Nature » – *le telos*⁹⁸ – intervient-il dans le processus d'investigation des systèmes organisés et des explications qu'ils produisent ? Il semble en effet paradoxal que le *telos* soit nécessaire à la production d'explications alors même qu'il est dénué de valeur explicative. Pour Kant, le « *principe de fins dans la Nature* » n'a pas valeur de cause naturelle ; « *il constitue cependant un principe heuristique pour explorer les lois particulières de la Nature.* » (p. 407). Il détermine ce qu'il convient d'expliquer, questionnement qu'il n'est pas possible de formuler en simple mécanisme :

« *Ce concept [des fins de la Nature] conduit la raison dans un tout autre ordre de choses que celui d'un simple mécanisme de la Nature, qui ne parvient plus ici à nous satisfaire.* » (p. 369)

⁹⁸ Nous appelons *telos* le principe de « fin de la Nature », sans que cela signifie que le *telos* ait une valeur causale naturelle en lui-même.

Il ne soustrait pas pour autant les phénomènes qui apparaissent dirigés vers une fin de l'investigation mécanique, au contraire.

« C'est [...] de façon légitime qu'est tiré de l'étude de la nature le jugement de l'appréciation téléologique, du moins à titre problématique ; mais ce n'est que pour le soumettre, selon l'analogie avec la causalité d'après les fins, aux principes de l'observation et de la recherche, sans prétendre l'expliquer par là. » (p.350)

Le jugement téléologique, ou, pour le dire autrement, le postulat du *telos*, définit ainsi ce qu'il faut chercher à expliquer, mais le mode d'explication que l'investigation peut produire est de nature mécanique. Épistémologiquement, le postulat du *telos* permet d'identifier des fins, pour lesquelles il convient de produire un *nexus efficiens* qui explique de quel processus ce *telos* est l'achèvement. La postulat de finalité permet d'identifier un *telos* en tant qu'*explanandum*, dont le *nexus efficiens* produit par l'investigation des causes naturelles est l'*explanans* en tant qu'achèvement, mais pas en tant que fin. À la fin du processus d'investigation, le *telos* du phénomène observé demeure inexpliqué.

On voit donc que, pour Kant, le *nexus efficiens* et le *nexus finalis*, bien que tous les deux requis par la raison pour soumettre l'existence des êtres organisés à des règles, ne constituent pas deux modes causals symétriques. S'agissant de causes naturelles, seul le *nexus efficiens* est un mode explicatif légitime, bien que le postulat d'un *nexus finalis* soit un impératif de la raison. Cette différence épistémologique fondamentale est exprimée par Kant dans sa distinction entre faculté de juger déterminante et faculté de juger réfléchissante :

« Le principe d'une finalité objective de la nature est un principe critique de la raison pour la faculté de juger réfléchissante. » (p. 392).

Selon Kant, ce principe est « *un principe fondamental de portée subjective pour la seule faculté de juger réfléchissante, par conséquent une maxime de celle-ci que la raison impose.* » (p.293)

Ainsi, Kant arrive à maintenir la légitimité rationnelle du postulat de « *fins dans la Nature* », établit sa valeur heuristique dans l'investigation des phénomènes propres aux systèmes biologiques, et justifie la valeur causale naturelle des énoncés explicatifs qui en découlent, sans que ce postulat

soit chargé de valeur explicative naturelle, ni que les explications qui en résultent ne fassent appel à une causalité supranaturelle. Pour cela, Kant s'appuie sur la mise en évidence de l'incomplétude explicative de la causalité mécanique (*nexus efficiens*) propres aux systèmes biologiques (les êtres organisés), et sur la distinction entre faculté de juger déterminante et faculté de juger réfléchissante. D'un côté, Kant conforte l'idée de la dualité causale aristotélicienne qui distinguait causalité par nécessité et causalité par finalité, en s'appuyant, fondamentalement, sur le même argument, l'incomplétude explicative de la causalité par nécessité. Cependant, l'abandon du *telos* comme cause naturelle légitime amène, chez Kant, à un remaniement assez profond de la valeur explicative du *telos*. D'une part, sa légitimité est explicitement restreinte aux « êtres organisés » – ou systèmes biologiques –, ce qui établit une singularité épistémologique des systèmes biologiques, rattachable à une spécificité organisationnelle, ce qui n'était pas le cas chez Aristote. D'autre part, perdant sa valeur causale, le *telos* parvient à conserver une valeur épistémologique propre en étant un élément structurant fondamental du *nexus efficiens* des phénomènes biologiques. Il peut sembler étonnant que ce concept puisse conserver relativement intact le cœur de son statut épistémologique en tant qu'outil de compréhension des phénomènes biologiques, tout en semblant passer, d'Aristote à Kant, du statut d'*explanans* à celui d'*explanandum*. Mais ceci est moins paradoxal lorsque l'on se souvient que ce qui, chez Aristote, justifie l'existence d'un principe causal final fondamental, c'est l'impossibilité de fournir un autre *explanans* au fait que certains phénomènes « semblent exister en vue d'une fin ». D'Aristote à Kant, ceci demeure un *explanandum* irréductible à une forme de causalité par nécessité.

Pour ce qui est du problème philosophique de la fonction, l'analyse kantienne du jugement téléologique est primordiale, puisque la notion de *telos* est ce qui fonde la distinction entre *actio* et *functio*. Sans naturaliser le *telos* en tant que cause, Kant, en le rendant rationnellement légitime comme principe heuristique, légitime, jusqu'à un certain point, le concept de fonction et la dimension finaliste qui lui est rattachée. Mais, du fait que cette dimension finaliste relève de la faculté de juger réfléchissante, la valeur explicative de la fonction est restreinte aux mécanismes que

l'investigation fonctionnelle a mis en évidence, qui relève de la faculté de juger déterminante. Ceci rend scientifiquement tolérable les explications mécaniques que le physiologiste fournit, explications qui restent malgré tout suspects d'accointances occultes avec des propriétés supranaturelles dans la manière dont elles sont produites.

La valeur explicative du telos

Selon Kant, on l'a vu, le *telos* n'a pas de valeur explicative en soi. Sa valeur explicative est indirecte, dans la mesure où il guide l'investigation des processus mécaniques à l'œuvre dans les êtres organisés. Ce faisant, cette investigation produit des explications pertinentes sur l'organisation des systèmes biologiques, et également sur leur origine. Ces explications ont une valeur explicative étiologique. Elles expliquent, ou peuvent prétendre expliquer, comment un être organisé est produit. Cependant, aussi fructueuse soit-elle, cette investigation ne peut pas expliquer pourquoi les êtres organisés le sont tels qu'ils sont. Pour le formuler autrement, les explications mécaniques fournissent une explication de l'actualité des êtres organisés, mais pas de leur possibilité, qui requiert de faire appel à un mode causal fondamentalement différent, qui est la causalité finale. Kant distingue donc, quant à l'origine des êtres organisés, deux régimes causals – deux « principes de production » – distincts et fondamentalement différents, qui correspond à ce que nous avons appelé l'origine systémique et l'origine métasystémique des systèmes biologiques.

« On peut, vis-à-vis d'une chose que nous devons juger comme fin naturelle (un être organisé), assurément essayer toutes les lois de la production mécanique connues, ainsi que celles qui sont à découvrir, et espérer légitimement avoir un bon résultat, sans toutefois jamais se trouver dispensé d'une référence, pour la possibilité d'un tel produit, à un principe de production tout à fait différent, à savoir celui de la causalité finale ; et absolument aucune raison humaine [...] ne peut espérer comprendre à partir de causes simplement mécaniques la production ne serait-ce que d'un brin d'herbe. » (p. 405)

Pour Kant, l'origine métasystémique relève de la causalité finale, et du fait que celle-ci est fondamentalement irréductible à une causalité de type mécanique, expliquer par la raison le fait

qu'un être organisé, même aussi frêle qu'un brin d'herbe, puisse exister est impossible. Kant pose par principe l'irréductibilité de l'origine des êtres organisés à un processus subsumable sous des lois mécaniques.

« Nous ne savons pas [...] jusqu'où va le mode d'explication mécanique tel qu'il est possible pour nous, mais la seule certitude réside en ceci que, si loin que nous puissions nous avancer dans ce mode d'explication, il sera en tout cas toujours insuffisant pour des choses où nous reconnaissons des fins naturelles. » (p. 411)

Il y a en réalité deux composantes de l'argumentation kantienne. La première est la nécessité rationnelle de postuler deux modes explicatifs distincts, et irréductible l'un à l'autre, de l'origine des êtres organisés, le premier relatif aux processus mécaniques expliquant l'existence d'un être organisé, le second relatif au fait que ces processus semblent dirigés vers une fin ; la deuxième est que le second mode explicatif relève d'une cause finale irréductible par principe à tout type explicatif de type mécanique. Il résulte de l'exposé kantien l'incompréhensibilité fondamentale de la genèse des produits de la nature, explicables ni par les mécanismes de la nature, ni par le principe des fins de la nature. En effet, si l'incomplétude explicative des lois mécaniques de la nature impose de faire appel à une cause finale, celle-ci, même si on admet son existence, ne fournit pas d'explication. Tenir pour vrai l'existence de fins de la nature ne dit rien des modes d'action de la causalité finale. Il y a donc, pour Kant, une incompréhensibilité irréductible de l'origine des êtres organisés, qui est la conséquence de l'ignorance du *modus operandi* de la causalité finale. Faute de la connaissance de ce *modus operandi*, l'existence d'êtres organisés est fondamentalement contingente. Il n'y a aucune cause nécessaire à l'existence des êtres organisés, ni à ce qu'ils soient organisés tels qu'ils le sont. Le concept de contingence kantienne empêche de prendre le constat de l'existence d'un système téléologique comme sa propre norme ; il pourrait fonctionner autrement, ou ne pas exister.

Quant à la nature de la téléologie en tant que causalité, fondamentalement irréductible à des processus mécaniques, l'alternative se situe, selon Kant, entre une interprétation idéaliste et une

interprétation réaliste de la causalité finale. Pour l'idéalisme des causes finales, la finalité apparente des systèmes biologiques n'est qu'apparente et relève à priori d'un *modus operandi* naturel, mais celui-ci, même si l'on peut en postuler l'existence, est inconnaissable. Pour une interprétation réaliste de la téléologie, la finalité de la nature n'est pas seulement apparente mais vraie, et donc supranaturelle.

« Ou bien [...] toute téléologie est une simple illusion de la faculté de juger dans l'appréciation de la liaison causale des choses, et nous nous réfugions dans le principe unique d'un simple mécanisme de la nature, laquelle [...] ne ferait que nous sembler contenir une relation universelle à des fins ; ou bien si [...] c'est au principe fondamental du réalisme de ce type particulier de causalité que nous voulons restés attachés, nous pouvons bien placer au fondement des fins naturelles de multiples êtres originaires intelligents, ou seulement un seul. » (p. 438).

Pour un réaliste des causes finales, la nature ultime de la causalité finale réside dans une intentionnalité supranaturelle.

« Nous pouvons donc [...] bel et bien dire [...] qu'il nous est impossible [...] de penser la nature, dans ses dispositions finales qui nous sont devenues connues, autrement que comme le produit d'un entendement auquel celle-ci est soumise. » (p.440)

L'argument de Kant peut donc être résumé en deux énoncés :

A. En raison d'une certaine spécificité organisationnelle, les systèmes biologiques doivent être considérés comme la conséquence de deux types de causalité, « mécanique » (*nexus efficiens*) et « téléologique » (*nexus finalis*).

B. La causalité « téléologique » est, si elle est une cause vraie, liée à l'intentionnalité supranaturelle (finalisme réaliste) ou, sinon, ultimement liée à une cause inconnue et inconnaissable (antifinalisme idéaliste).

La combinaison des énoncés A et B crée un paradoxe philosophique, car, selon A, la téléologie est exigée épistémologiquement comme concept régulateur, y compris pour fournir des

explications mécanistes, et, selon B, la nature causale de ce concept régulateur est fondamentalement inconnue (l'antifinalisme réaliste est impossible). On peut appeler le paradoxe de Kant le fait que, dans les sciences biologiques, une explication pure « naturelle » est impossible. Dans un monde kantien, la téléologie est un « scandale philosophique ».

Le physiologiste français Claude Bernard a souligné, au milieu du XIX^e siècle, que la recherche scientifique sur des organismes biologiques nécessitait spécifiquement de postuler une finalité. Bernard a essayé de justifier la finalité apparente des systèmes biologiques par un argument de point de vue : les organismes biologiques sont des entités autonomes organisées hiérarchiquement, de sorte que l'investigateur est hors de son objet d'enquête. L'explication de Bernard paraît assez peu convaincante. Cependant, la conception philosophique de Kant et la conception physiologique de Bernard convergent sur l'idée que les systèmes biologiques doivent, rationnellement, être supposés obéir à un type particulier de normalité (« l'harmonie préétablie ») qui est fondé au-delà de la « causalité mécanique » ou du « *nexus effectivus* » (formulation de Kant) ou « cause déterminante *ou* cause prochaine *qui détermine l'apparition des phénomènes* » (formulation de Bernard). Pour Claude Bernard, le postulat de finalité n'a d'intérêt que comme concept heuristique nécessaire à l'étude des causes déterminantes des phénomènes, et professe un agnosticisme quant à la nature de ces causes finales, se traduisant de fait par un antifinalisme idéaliste. Kant défend, quant à lui, un réalisme finaliste qui fonde la téléologie sur une théologie (Kant, 1995) :

« Ainsi la téléologie ne trouve-t-elle, pour ses recherches, le point d'aboutissement de ses explications que dans une théologie. » (p 394).

Ce que défend Kant est que, si la cause finale est vraie, le point ultime d'une explication finale est une intentionnalité. La téléologie, au sens de la fin en tant que cause, persiste d'Aristote à Kant, mais est différente quant à sa nature et à la manière dont on peut s'y référer pour produire des énoncés explicatifs. Chez Aristote, la téléologie est un principe causal non intentionnel, d'où il est possible d'inférer un énoncé explicatif, alors que pour Kant, la téléologie est un mode causal dont

l'origine première est une intentionnalité supranaturelle, dont il n'est pas possible d'inférer un énoncé explicatif, faute d'en connaître le *modus operandi*.

Dans sa métaphore du brin d'herbe, Kant ne signifie pas que le *modus operandi* est par principe inconnaissable. Il affirme d'une part l'irréductibilité de l'origine des êtres organisés à des lois naturelles mécaniques, et d'autre part que le *modus operandi* de la téléologie, même s'il peut être un jour exprimé sous forme de lois naturelles, ne pourra l'être que comme conséquence d'une intentionnalité originelle. Ainsi, selon Kant, « *on peut sans hésiter dire qu'il est absurde pour des êtres humains d'espérer que puisse surgir encore un Newton qui rende compréhensible ne serait-ce qu'un brin d'herbe d'après des lois naturelles que nulle intention n'a ordonnées ; bien au contraire faut-il absolument refuser ce savoir aux hommes* ». (p395)

2.c. Le Newton du brin d'herbe. Un telos sans finalité.

La naturalisation du telos

L'émergence des théories transformistes, et en particulier la théorie darwinienne de l'évolution, au cours du XIX^e siècle, a bouleversé ce paysage philosophique. Ce que tentent de faire les théories transformistes de Lamarck et, plus tard, de Darwin, c'est de proposer un *modus operandi* des fins de la nature, et les controverses qui s'ensuivront vont porter essentiellement, et souvent de façon très intriquée, sur ce *modus operandi* et ses liens éventuels avec une intentionnalité, naturelle ou supranaturelle. Par sa théorie, qui propose un mécanisme explicatif de l'apparition des êtres organisés dans leur diversité passée et présente et de leurs aptitudes, Darwin n'est-il pas le Newton du brin d'herbe dont Kant niait qu'il pût exister un jour ? Si on se réfère à ce que dit précisément Kant, et en particulier l'intentionnalité irréductible du *telos*, la réponse est indubitablement oui. Néanmoins, il convient de préciser de quelle manière Darwin apporte cette réponse, ou plutôt de voir comment la théorie darwinienne de l'évolution a pu être incorporée dans un *nexus explanans* de l'origine des êtres organisés sans que celui-ci fasse appel à une quelconque intentionnalité, dont elle

constitue le cœur mais non l'unique élément, et ce que signifie, épistémologiquement, de réponse « oui » à cette question.

La manière dont la théorie darwinienne a permis, à partir du moment où elle a été considérée comme scientifiquement acceptable – sans être forcément être tenue pour vraie – d'échapper au paradoxe kantien est illustrée par l'analyse qu'en a faite Emil Du Bois-Reymond. Du Bois-Reymond est une figure éminente de la physiologie du XIX^e siècle dont les succès se sont bâtis sur une vision mécanique et déterministe des processus physiologiques (Rothschuh, 1973). Comme nous l'avons vu dans la partie introductive, il était extrêmement gêné par la téléologie apparente des processus physiologiques qu'il étudiait, pris au piège, pourrait-on dire, du paradoxe kantien. Dans une allocution prononcée à Académie royale des sciences de Prusse à Berlin le 8 juillet 1880, en l'honneur de l'anniversaire de Leibniz, publiée en anglais en 1882, Du Bois-Reymond discute de sept problèmes philosophiques fondamentaux dont, d'après lui, nous ignorons et ignorerons la réponse, parmi lesquelles l'origine de la vie (problème 3) et l'apparente téléologie de la nature (problème 4), qui concernent précisément l'origine et l'organisation des êtres organisés (Du Bois-Reymond, 1882). Par sa formule « *ignoramus et ignorabimus* », Du Bois-Reymond peut être rattaché au point de vue kantien de l'incompréhensibilité irréductible de la possibilité de la production des êtres organisés, à jamais contingente⁹⁹. Néanmoins, sur ces deux problèmes, Du Bois-Reymond nuance fortement son propos général concernant les limites infranchissables de notre connaissance de la Nature et expose une série d'arguments permettant d'admettre la possibilité d'une explication naturelle à ces deux questions.

Dans son exposé du quatrième problème, ce dont Du Bois-Reymond discute est précisément le paradoxe de Kant :

⁹⁹ Bien que Du Bois-Reymond, au début de son allocution, affirme que Kant a « perverti » la philosophie.

« The fourth difficulty is offered by the apparently teleological arrangement of nature. Organic laws of formation cannot work adaptively unless matter was created with adaptive purpose in the beginning; and they are inconsistent with the mechanical view of nature. This difficulty is, however, not absolutely transcendent for Mr. Darwin has pointed out in his doctrine of natural selection a possible way of overcoming it, and of explaining the inner suitableness of organic creation to its purposes and its adaptation to inorganic conditions through a concatenation of circumstances operating by a kind of mechanism in connection with natural necessity. » (p. 438)

Selon Du Bois-Reymond, la théorie darwinienne permet de lier le *telos* à une vraie cause, dont on peut décrire le *modus operandi* par des processus réductibles à des propriétés naturelles, dont la valeur explicative ne dépend ni d'un principe causal final ni d'une intentionnalité originelle. Une interprétation réaliste antifinaliste de la téléologie apparente des systèmes biologiques est possible, et c'est en sens que l'on peut dire que Darwin est le Newton du brin d'herbe. Comme le dit Du Bois-Raymond en conclusion, *« ainsi, la quatrième difficulté n'est plus transcendante quand elle est sérieusement et résolument examinée »*. C'est là une dimension philosophique fondamentale de la théorie darwinienne. Cela ne signifie pas que la théorie darwinienne soit incompatible avec l'idée d'une intentionnalité divine à l'origine du monde, mais qu'elle en est épistémologiquement indépendante. La manière dont Darwin, d'après son autobiographie, a conçu le lien entre sa théorie et l'idée d'une intentionnalité supranaturelle en est l'illustration. Dans son autobiographie, Darwin indique que, lorsqu'il a rédigé *L'Origine des espèces*, il concevait l'idée d'une Cause première intelligente à l'origine des choses, sentiment qu'il a ensuite progressivement abandonné pour s'affirmer agnostique (Darwin, 1993) : »

« When thus reflecting I feel compelled to look a First Cause having an intelligent mind in some degree analogous to that of man; and I deserve to be called a Theist.

This conclusion was strong in my mind about the time [...] when I wrote the Origin of species; and it is since that time that it has very gradually with many fluctuations become weaker. [...] And I for one must be content to remain an Agnostic. » (pp.93-94)

Épistémologiquement, la théorie darwinienne est agnostique. Elle vide le *telos* de toute référence nécessaire à une quelconque Cause première intelligente. On peut certes voir dans la sélection naturelle les mécanismes par lesquels se réalise un dessein intelligent, mais rien ne l'oblige. Ainsi, par sa théorie, Darwin rend l'existence d'êtres organisés intelligible *d'après des lois naturelles que nulle intention n'a ordonnées*. Ce qui importe ici ce n'est pas tant la vision transformiste de Darwin mais les mécanismes de la transformation des espèces, réductibles à *une concaténation de circonstances fonctionnant par une sorte de mécanisme en rapport avec la nécessité naturelle*. Philosophiquement parlant, le point fondamental qui permet à la théorie de Darwin de résoudre le paradoxe kantien est la nature mécanique de son *modus operandi*. Or, au moment où Du Bois-Reymond prononce son allocution, deux ans avant la mort de Darwin, si, depuis la publication de *L'Origine des espèces*, Darwin et le réseau international de naturalistes qu'il a bâti et qui constitue une sorte de « garde rapprochée » ont réussi à convaincre la grande majorité de la communauté scientifique de la réalité du transformisme, les mécanismes darwiniens ne font pas du tout consensus (Browne, 2002). Autrement dit, la plausibilité des mécanismes évolutifs proposés par Darwin est discutée, et la démonstration de la validité scientifique du darwinisme prendra plusieurs décennies. L'importance de la distinction entre le pouvoir explicatif de la sélection naturelle de Darwin en tant que théorie scientifique et sa validation empirique en tant qu'hypothèse a été étudiée de manière approfondie par Jean Gayon (Gayon, 1992). Pour Du Bois-Reymond, il importe peu que l'hypothèse darwinienne soit empiriquement démontrée. Pour lui, la « doctrine » – c'est le mot qu'il emploie – de la sélection naturelle est une « planche de salut », dont la valeur philosophique est réelle, quelle que soit sa vraisemblance empirique – et l'on peut dire, quel que soit son contenu scientifique, à partir du moment où il se rattache à un mode explicatif mécanique. Épistémologiquement, la théorie darwinienne a une signification philosophique propre, qui est différente de son pouvoir

explicatif scientifique, lequel dépend de son contenu scientifique. En réalité, toute autre théorie concurrente, par exemple le néo-lamarckisme, le mutationnisme de De Vries (De Vries, 1910), dans la mesure où elle aurait été scientifiquement acceptable, bien que scientifiquement différente, aurait la même signification philosophique, de même qu'une nouvelle théorie de l'évolution et un futur « Einstein du brin d'herbe ». Il est important de souligner que la dimension philosophique de la théorie darwinienne, au regard de la naturalisation du *telos*, est épistémologiquement indépendante de son contenu scientifique, car cela signifie qu'une théorie de la fonction, même intégrant la « planche de salut » darwinienne, n'a pas pour autant nécessité de faire référence à son contenu scientifique.

L'origine mécanique de la vie

Si la théorie de Darwin permet d'expliquer l'existence d'êtres organisés complexes, et ainsi de réduire la contingence de l'organisation des systèmes biologiques à une forme de nécessité mécanique, elle requiert comme point de départ l'existence passée d'une ou de quelques formes de vie, « *à l'aube de la vie, alors que très peu de formes des structures les plus simples existaient* » (Darwin, 1859)(p. 149). Pour que la théorie de Darwin puisse être intégrée dans un *nexus explanans* de l'origine des êtres vivants totalement naturalisé, il faut également expliquer l'apparition de ces premières formes de vie par des processus purement mécaniques. Sinon, la théorie darwinienne ne fait que repousser l'idée de Cause première intentionnelle à l'origine même des êtres vivants, dont elle reste, par ses prérequis – et non par ses mécanismes – épistémologiquement dépendante. Si l'on veut défendre Empédocle contre Aristote, il faut répondre à l'objection d'Aristote en proposant un *modus operandi* de l'origine des êtres organisés « en vue d'un fin » relevant de la causalité par nécessité, préalable à l'effet sélectif. Pierre Flourens, dans son *Examen du livre de M. Darwin sur l'origine des espèces*, faisant le lien entre l'origine des espèces et l'origine de la vie, exprime le problème ainsi (Flourens, 1864) :

« Je reviens à la question même de l'Origine des espèces. Je l'ai déjà dit, pour les êtres organisés, il n'y a que deux origines possibles : la génération spontanée ou la main de Dieu. » (p. 68).

Arguant des travaux anciens de Redi, et de ceux, contemporains, de Pasteur, il récuse la génération spontanée, et conclut :

« *Des deux origines que j'ai posées pour tout être organisé, il n'en reste donc d'une : la main de Dieu.* » (p68)

Dans son article de 1882, Du Bois-Reymond réfute cette argumentation, et affirme qu'il n'y a aucune difficulté à considérer l'origine des premières formes de vie comme résultat de processus purement mécaniques, et ce malgré les travaux de Pasteur (Du Bois-Reymond, 1882) :

« *The third difficulty is the origin of life. As I have often said, I see no ground for considering this difficulty transcendent. When matter has once begun to move, worlds may originate; under suitable conditions, which we can as little imitate as we can those under which a multitude of inorganic processes take place, the peculiar condition of the dynamic balance of matter which we call life may also be produced.* » (p. 438)

En effet, le point fondamental n'est pas de démontrer expérimentalement que, dans les conditions actuelles, la génération d'êtres organisés à partir de matière inanimée se produit, mais de considérer la possibilité que, dans le passé, la matière inorganique ait pu, par ses simples propriétés et l'existence de conditions particulières, produire des structures vivantes. Si Darwin n'a pas traité dans ses livres publiés cette question de l'origine des premières formes de vie, il l'a discuté dans des correspondances privées. Par exemple, dans une lettre au naturaliste allemand Julius Viktor Carus le 21 novembre 1866, il affirme : « *As for myself I cannot believe in spontaneous generation.* » (Darwin, 1866)

Cependant, épistémologiquement, ce qui est nécessaire pour construire un *nexus explanans* mécanique de l'existence des êtres organisés n'est pas ce concept de génération régulière d'êtres vivants à partir de matière inanimée, mais d'un évènement historique passé d'émergence de formes d'organisation vivantes à partir de matière inorganique, que l'on a appelé « *archeobiosis* » à partir du début des années 1870, à la suite de publications du biologiste britannique Charles Henry Bastian (Strick, 2000). C'est ce concept d'archéobiose qui, articulé avec la théorie darwinienne de l'évolution par sélection naturelle, permet de constituer un *nexus explanans* de l'origine des êtres vivants

philosophiquement indépendant de toute référence à une Cause première intelligente et intentionnelle. Darwin, bien que n'étant pas pleinement convaincu par les arguments développés par Bastian dans son livre de 1872 « *The beginning of life* » (Bastian, 1872), admet la possibilité de l'archéobiose, et ne se trompe pas sur sa signification philosophique lorsqu'il écrit, dans une lettre à Alfred Russell Wallace datée du 28 août 1872 (Darwin, 1872a) :

« I should like to live to see Archeobiosis proved true, for it would be a discovery of transcendent importance. »

En réalité, cette question avait été soulevée bien avant, dès la publication de *L'Origine des espèces*. Dix ans avant cette lettre de Darwin à Wallace, Clémence Royer, la première traductrice en français de *L'Origine des espèces*, avait incorporé la théorie de Darwin dans une théorie plus vaste incluant l'origine des premières formes de vie (Darwin, 1862). Dans de longues notes de bas de page, Clémence Royer discute de la nature et de l'origine des premières formes de vie à partir desquels les processus de sélection naturelle ont pu agir – n'hésitant pas à critiquer le point de vue de Darwin –, et envisage comment des processus physicochimiques aient pu, à un moment historique donné, dépendant de conditions particulières plausibles, générer des formes d'organisation de la manière correspondant à des formes primitives de vie :

« Faudrait-il, après avoir éliminé si heureusement tant de miracles, en laisser subsister un seul ? [...] Rien n'empêche d'admettre que cette matrice universelle [la planète] n'ait eu à l'une des phases de son existence le pouvoir d'élaborer la vie. [...] Toutes les analogies font [...] supposer qu'elle fut féconde sur toute sa vaste circonférence, que son enveloppe aqueuse fut le premier laboratoire de toute organisation, et que le nombre des germes produits fut immense, mais que sans aucun doute ils furent tous semblables: des cellules germinatives nageant éparses en grappes ou en filaments dans les eaux, une cristallisation organique, rien de plus. » (p. 670)

« Les lois générales de la vie durent se fixer d'abord, selon les conditions physiques particulières à notre planète, en même temps que commençait la divergence des types successivement adaptés à la diversité peu profonde de ces conditions. » (p. 670)

L'idée développée par Clémence Royer est assez proche du concept d'archéobiose, et la signification métaphysique de la possibilité de concevoir l'émergence de formes de vie (analogue à une cristallisation) à partir de propriétés physicochimiques de la matière comme quelque chose de possible est pour elle très claire. Il s'agit « d'éliminer les miracles. » La question de la génération spontanée avait été aussi soulevée dès 1860 par le premier traducteur allemand de Darwin, le géologue Heinrich Georg Bronn qui, dans un chapitre additionnel à sa traduction, considérait que la théorie de Darwin était incomplète tant qu'elle ne rendait pas compte de l'origine de la vie (Darwin, 1860). Darwin, étant très insatisfait de la traduction, très interprétative, de Clémence Royer (Browne, 2002), lui a plus tard retiré les droits de traduction et les a confiés à d'autres traducteurs, J.-J. Moulinié, puis E. Barbier (Darwin, 1873, 1985). Dans ces traductions ultérieures, les notes de bas de pages de Clémence Royer n'apparaissent plus, mais les premiers lecteurs en français de Darwin, dont Pierre Flourens, y ont eu accès. Prenant le contrepied de Royer, Flourens affirme le rôle primordial de la « main de Dieu » dans l'origine des êtres organisés. Ce qu'illustre tous ces points de vue et ces controverses est que, dès la publication de *L'Origine des espèces*, la théorie darwinienne a été vue comme la pièce manquante – et centrale – d'une conception de l'origine des êtres organisés dont tous les miracles ont été éliminés. Il est frappant de noter que, largement plus d'un siècle après l'exposé des arguments de Royer et de Du Bois-Reymond, la conception que les biologistes actuels se font de l'origine de la vie, et la signification philosophique qui lui est, souvent implicitement, donnée, sont fondamentalement les mêmes. Certes, les hypothèses sur les processus à l'origine des premières formes de vie ont été modifiées et affinées, et des résultats expérimentaux rendent plausibles certaines hypothèses sur l'origine abiotique des premières molécules organiques, la synthèse des premières macromolécules et la formation des protocellules (Académie des sciences, 2016). Cependant, il n'y a jusqu'à présent aucune hypothèse empiriquement démontrée concernant l'origine de la vie à partir de processus purement physicochimiques, ce qui n'empêche pas de considérer que c'est par ce type de processus que l'apparition de la vie doit être expliqué, postulat qui, d'une part, détermine les programmes de

recherche sur ce sujet et, d'autre part, valide l'idée d'une origine purement mécanique de la vie. Autrement dit, rien, philosophiquement parlant, n'a fondamentalement changé depuis les notes de bas de page de Clémence Royer et l'allocution d'Emil Du Bois-Reymond à Berlin. L'espérance de Darwin de vivre assez longtemps pour voir l'archéobiose scientifiquement démontrée est toujours, un siècle et demi plus tard, toujours une espérance.

Une téléologie mécanique ?

Ainsi, la « doctrine » darwinienne de l'évolution par la sélection naturelle et la « doctrine » de l'archéobiose – l'apparition à un moment historique de forme de vie originelle à partir de matière inorganique et de ses propriétés – ont permis de bâtir un paradigme épistémologique qui s'est constitué, non sans controverses, dans la seconde moitié du XIX^e siècle, dès la parution dans diverses langues de *L'Origine des espèces*, et qui permet de penser la question de l'origine et de l'organisation des systèmes vivants, qui semblent être constitués « en vue d'une fin », en termes de processus relevant d'une causalité purement naturelle. C'est ce paradigme, que l'on peut qualifier de matérialiste, car réductible en principe à des propriétés fondamentale de la matière, qu'exprime Emil Du Bois-Reymond dans son allocution à l'Académie royale des sciences de Prusse, considérant la question de l'origine de la vie (problème 3) et de la téléologie apparente des êtres organisés (problème 4) comme n'étant pas, *in fine*, transcendants. Au cœur de ce paradigme se trouve la théorie darwinienne, non seulement parce qu'elle répond au 4^e problème, mais aussi parce qu'elle redéfinit la question de la génération spontanée, qui devient, à la suite de la publication de *L'Origine des espèces*, la question de l'origine historique des premières formes de vie susceptibles d'être soumise à la sélection naturelle (problème 3). Ceci bouleverse la nature du jugement téléologique exposé par Kant et, en ce sens, il est légitime de considérer que Darwin est le « Newton du brin d'herbe ». Toutefois, il est important de noter que ce paradigme épistémologique « darwinien » ne doit pas être confondu avec la théorie darwinienne, pour les deux raisons fondamentales que nous avons déjà indiquées. D'une part, il inclut d'autres théories que celles de la sélection naturelle.

D'autre part, la valeur épistémologique de ce paradigme est indépendante du contenu scientifique des théories qui le structurent – à supposer que l'ensemble des hypothèses émises sur l'origine de la vie constitue un corpus théorique structuré et cohérent ; il serait probablement plus juste de parler de « doctrine », dans la mesure où sa valeur explicative est plus putative qu'effective.

Ainsi, avec l'acceptation de la théorie darwinienne – quelles que soient ses variantes – et l'idée d'une émergence abiotique des premières formes de vie, il n'y a plus de scandale philosophique concernant la « cause finale » : le *telos* des systèmes biologiques n'est qu'une apparence de finalité et la téléologie, en tant que cause finale, disparaît tout simplement. Postuler un principe causal nomologique subsumant, ou une intentionnalité supranaturelle, n'est plus un impératif que la raison impose. Empédocle avait donc raison.

Ce changement philosophique fondamental pose la question de ce que devient, dans ce nouveau paradigme, la faculté de juger téléologique. Le premier impact est d'ordre terminologique. Dans les mondes philosophiques pré-darwiniens, la dualité causale s'exprime par des oppositions binaires de modes explicatifs fondamentalement distincts. Aristote oppose « causalité par nécessité », associant la matière et la cause efficiente du mouvement ou cause prochaine, et la « causalité par finalité », principe causal nomologique. Kant oppose le *nexus efficiens*, ou causalité mécanique, et le *nexus finalis*, relié à une idée de Cause primordiale supranaturelle, la « main de Dieu ». Dans ces deux mondes, bien que la causalité par finalité n'ait pas la même valeur explicative, il y a une différence de nature entre ces deux modes causals. La « causalité par nécessité », « prochaine », « déterminante » « mécanique », s'oppose à la causalité finale en ce sens où sa valeur explicative dépend de la mise en évidence d'un *modus operandi* dont l'occurrence d'un phénomène est l'aboutissement, ce qui n'est le cas ni dans la causalité finale aristotélicienne, ni dans le *nexus finalis* kantien. La téléologie, comme cause – naturelle ou supranaturelle – est irréductible à un *modus operandi* de type efficient. Dans le monde philosophique darwinien, la causalité « immédiate » est un type de causalité par nécessité naturelle et la « téléologie apparente » est également « en rapport

avec la nécessité naturelle ». La production d'être organisés est réductible à un seul mode causal, la causalité par nécessité. Y a-t-il alors encore un sens à parler de téléologie ? Il est clair que, si l'on continue, dans un monde darwinien, de parler de téléologie, le sens qu'on lui donne est différent, car le mode causal, ou mode d'explication, auquel ce terme se réfère n'est pas le même que dans les mondes aristotélicien et kantien. Les modes explicatifs possibles de la manière dont les organismes vivants ont émergé dans l'univers ont été exposés par Thomas Nagel, et nous reprenons sa classification, qui a le mérite de les distinguer en précisant ce qui fonde leur valeur explicative et qui définit, par conséquent, ce qui est méthodologiquement requis pour que ces modes puissent produire des énoncés explicatifs (T. Nagel, 2018) :

- 1) explication historique causale (faisant appel à la causalité efficiente des lois) : l'origine de la vie et de l'évolution des êtres vivants a son explication dans les propriétés des constituants de ces organismes (associées à des propriétés supplémentaires émergentes qui peuvent résulter de leur combinaison).
- 2) Explication téléologique : en plus des lois qui régissent le comportement des éléments en toute circonstance, il y a aussi des principes d'autoorganisation ou de développement de la complexité au fil du temps qui ne sont pas expliqués par des lois élémentaires.
- 3) Une explication intentionnelle : bien que l'ordre naturel fournisse les conditions constitutives de possibilités des organismes vivants, la réalisation de cette possibilité a été due à l'intervention d'un être (Dieu probablement) qui a réuni correctement les éléments constitutifs.

On peut, en gros, bien qu'il s'agisse d'une approximation, considérer que le passage entre les mondes aristotélicien, kantien et darwinien correspond à un passage entre les modes explicatifs téléologique, intentionnel et historique causal. Même si T. Nagel défend la possibilité d'une métaphysique téléologique « post-darwinienne », dans le monde darwinien, la téléologie n'a pas de valeur explicative légitime quant à l'origine des êtres vivants. Le mode d'explication admissible n'est

ni téléologique ni intentionnel et, par conséquent, tout énoncé explicatif se rattache à une explication historique ou temporelle causale, et doit donc expliquer comment, en référence à des principes nomologiques, chaque état du système provient de celui qui le précède immédiatement. On peut, certes, utiliser le mot « téléologie » pour énoncer le fait qu'un être organisé « semble exister en vue d'un fin », ce qui lui confère une certaine valeur heuristique. Mais, dans ce sens, la téléologie n'a pas de valeur explicative étiologique, car elle ne produit pas un énoncé explicatif de type temporel causal. Nous préférons, par clarté, utiliser le mot « téléonomie ».

Le mode explicatif que Nagel qualifie d'historique causal, qui est, dans le monde darwinien, celui dans lequel peuvent être produits, au moins en principe, des énoncés explicatifs sur l'origine des êtres organisés, est également celui qui produit des énoncés explicatifs sur leur fonctionnement – par exemple, les mouvements du cœur et du sang identifiés par Harvey. Est-ce à dire que la dualité causale, qui semblait inhérente aux systèmes biologiques, n'a pas lieu d'être ?

Le paradoxe kantien, on l'a vu, peut être résumé par deux affirmations :

A. En raison d'une certaine spécificité organisationnelle, les systèmes biologiques doivent être considérés comme la conséquence de deux types de causalité, « mécanique » (*nexus efficiens*) et « téléologique » (*nexus finalis*).

B. La causalité « téléologique » est, si elle est une cause vraie, liée à l'intentionnalité supranaturelle (finalisme réaliste) ou, sinon, ultimement liée à une cause inconnue et inconnaissable (antifinalisme idéaliste).

Dans un monde darwinien, où existe un Newton du brin d'herbe, l'affirmation B est fausse. Cependant, cela ne signifie pas que l'affirmation A est également fausse ou n'a pas de sens, car l'affirmation A n'a pas été déduite de B. En effet, dans le jugement téléologique, l'affirmation A n'est pas fondée sur la nature causale du but apparent des systèmes biologiques, mais sur l'incomplétude explicative de la causalité « efficiente », qui est équivalente, dans le monde kantien, à la causalité « prochaine ». Dans un monde darwinien, cette équivalence n'est plus de mise, puisque

tout type d'énoncé explicatif relève de la causalité efficiente. Mais cela ne signifie pas pour autant que la nécessité, exprimée par Kant, de distinguer deux sortes de causes à l'existence d'êtres vivants soit obsolète. Au-delà de la terminologie, le constat de Kant de la valeur heuristique du *telos*, et de la contingence de l'existence des êtres vivants si on ne les explique que par les mécanismes internes responsables de la manière dont ils fonctionnent, demeure. Les énoncés explicatifs newtoniens et darwiniens relèvent d'un même mode explicatif, le premier mode dans la classification de T. Nagel, mais n'ont pas la même structure explicative, car ils n'expliquent pas la même chose. On n'explique pas de la même manière l'émergence d'un réseau géohydrologique et un réseau vasculaire. Dans un monde darwinien, l'explication des systèmes biologiques nécessite encore deux régimes causals, ou deux régimes explicatifs, distincts, et c'est précisément pourquoi des théories telles que la sélection naturelle sont nécessaires. On peut donc reformuler l'affirmation kantienne de la manière suivante, en reprenant la terminologie de Mayr :

A. En raison d'une certaine spécificité organisationnelle, les systèmes biologiques doivent être considérés comme la conséquence de deux régimes causals, « la causalité prochaine » et « la causalité ultime ».

Une autre manière de formuler la même notion est la suivante :

A. En raison d'une certaine spécificité organisationnelle, les systèmes biologiques doivent être considérés comme la conséquence de deux régimes causals, « la causalité systémique » et « la causalité métasystème ».

Ainsi, malgré les bouleversements fondamentaux concernant les modes explicatifs philosophiquement acceptables permettant de produire des énoncés explicatifs relatifs aux êtres vivants, ce qui persiste depuis Aristote est la singularité épistémologique des systèmes biologiques qu'est leur dualité causale. Une certaine forme de jugement téléologique reste par conséquent valide, mais il doit être reconsidéré. Le postulat téléologique selon lequel les êtres vivants « semblent organisés en fin d'une fin », dont nous avons vu la valeur heuristique, sort renforcé du passage du

monde kantien au monde darwinien. Mais, dans ce sens, le postulat téléologique ressortit à la faculté de juger réfléchissante, en conséquence de quoi sa valeur explicative déterminante est nulle, ce qu'avait bien noté Hempel. La question fondamentale est donc de savoir si la naturalisation du *telos* fait passer le jugement téléologique de la faculté de juger réfléchissante à la faculté de juger déterminante. La naturalisation darwinienne du *telos* consiste, on l'a vu, à pouvoir produire des énoncés explicatifs de type historique causal, qui relève de la faculté de juger déterminante. Mais ceci requiert, pour avoir une valeur déterminante, que cet énoncé soit explicitement formulé et empiriquement validé. Scientifiquement, c'est le travail des biologistes de l'évolution. Mais, tant que ce travail n'a pas été fait, il n'y a aucune raison de considérer que le jugement téléologique est un jugement déterminant. Du fait de la dualité causale des systèmes biologiques, un énoncé empiriquement fondé qui a une valeur explicative systémique n'a pas en tant que tel de valeur explicative métasystémique déterminante. Si l'on confère à un tel énoncé une valeur explicative métasystémique déterminante, cela veut dire que l'on confère à la théorie darwinienne élargie (incluant les théories sur l'origine de la vie) le statut de principe causal fondamental. Cela revient à conférer à la théorie darwinienne élargie le statut épistémologique qu'à celui de la causalité par finalité dans l'épistémologie d'Aristote, c'est-à-dire de revenir à la définition forte de la téléologie, ce que Cummins a appelé la néo-téléologie (Cummins, 2002). Or, dans le monde philosophique darwinien – comme dans le monde kantien – une telle conception n'a pas de légitimité. Il faut donc être très vigilant sur le sens précis que l'on donne au terme « téléologie ». Si, dans un monde darwinien, du fait de la dualité causale des systèmes biologiques, le jugement téléologique reste pertinent, il ressortit à la faculté de juger réfléchissante, non déterminante.

Si l'on en revient à la question philosophique de la fonction, ceci a d'importantes conséquences. D'une part, du fait de la dualité causale des systèmes biologiques, toutes les explications systémiques, y compris celles fondées sur le postulat téléologique, sont incomplètes relativement à l'existence de ces systèmes qui, en absence d'explication métasystémique, reste contingente. Par conséquent, les propriétés systémiques d'un système ne peuvent suffire à fonder

les normes téléonomiques de ce système. Les théories systémiques de la fonction ne peuvent par conséquent produire qu'une version faible des normes téléonomiques des systèmes biologiques. D'autre part, si l'attribution de fonction est fondée, comme nous l'avons vu, sur l'identification des propriétés systémiques d'un trait dans un système biologique, cette fonction attribuée ne fournit pas d'explication déterminante sur l'existence de ce trait ; elle ne peut pas avoir de valeur explicative étiologique déterminante. C'est là un paradoxe que de voir l'approche organisationnelle de la fonction se référer à Kant dans l'établissement de la clôture organisationnelle comme une singularité ontologique des systèmes biologiques, et de prétendre fonder, sur cette clôture organisationnelle, l'attribution d'une valeur explicative étiologique déterminante à la fonction (Saborido, 2012). En effet, si l'on suit Kant, c'est précisément la clôture organisationnelle (entendue comme la spécificité des êtres organisés) qui rend toute explication organisationnelle incomplète. L'approche organisationnelle permet de déterminer ce qui permet de considérer un être organisé comme « dirigé vers un but », mais, ce faisant, en toute logique, elle empêche d'attribuer une valeur explicative étiologique métasystémique déterminante à toute explication fonctionnelle. Si l'on définit « téléologique » par « semblant dirigé vers un but » (« forward-looking »), alors la « téléologie » exclut l'étiologie métasystémique de toute explication fonctionnelle. Pour donner à la fonction une valeur explicative étiologique déterminante, il est alors tentant de se référer à la théorie darwinienne de l'évolution, ce qu'ont fait les approches dites téléologiques-sélectionnistes. Dans le monde darwinien, la seule possibilité d'émettre un énoncé scientifique explicatif étiologique métasystémique est en effet de le formuler dans le cadre explicatif darwinien. Mais, pour avoir une valeur explicative déterminante, cet énoncé doit, comme l'a vu, être de type historique causal métasystémique et être empiriquement validé. La simple référence au fait que les propriétés fonctionnelles aient une valeur sélective (passée ou présente) ne suffit pas à attribuer à la fonction une valeur explicative étiologique métasystémique déterminante. Comme le dit Cummins, pour expliquer l'origine d'un trait, on ne peut pas se dispenser de l'investigation des processus métasystémiques (Cummins, 2002) :

« If we want to understand how it was created as well, there is no avoiding the messy historical details by the cheap trick of assuming that all we have to do to understand trait proliferation and maintenance is to attribute a function. »

En effet, comme l'a montré l'analyse conceptuelle de la fonction, les critères d'attribution de fonction sont systémiques, et non pas métasystémiques. Dans ce cas, si la fonction attribuée a une valeur explicative étiologique métasystémique, elle n'a, pour reprendre la formulation kantienne, qu'une valeur réfléchissante, et non déterminante.

Si l'on tient compte de ces considérations, une théorie de la fonction qui rende compte de son usage et de sa valeur en physiologie et dans les champs disciplinaires de la biologie que celle-ci couvrent de son ombrelle, doit se fonder sur les éléments suivants :

- La dualité causale, ou explicative, systémique et métasystémique, singularité des systèmes naturels biologique ;
- La valeur heuristique régulatrice du postulat du *telos* (goal-directed systems) ;
- la valeur explicative systémique déterminante de la fonction ;
- la valeur explicative étiologique métasystémique « réfléchissante » de la fonction (si on lui confère une valeur étiologique métasystémique).

Dans le chapitre suivant, nous proposons une définition de la fonction prenant en compte l'ensemble de ces critères.

Chapitre 4. Une théorie de la dualité explicative de la fonction

1. La définition de la fonction fondée sur la dualité explicative

1.a. Le *telos* régulateur. L'état de référence

How can it help ? La fonction et la contribution au « but apparent »

Une fois que l'on a posé que l'attribution de fonction est restreinte aux systèmes dont l'existence relève d'une causalité explicative double, systémique et métasystème, la première question qui se pose est de définir comment la notion de *telos*, comme but apparent du système étudié, doit être prise en compte dans une théorie de la fonction. ». Ce *telos* régulateur est ce que Nagel appelle « *the fundamental point, the 'goal-directed' character of organic systems.* » (E. Nagel, 1961) (p. 408). Il s'agit de définir le rôle minimal que joue cette notion dans une définition de la fonction dans les sciences physiologiques. Sa valeur essentielle est, on l'a vue, régulatrice ; c'est le postulat de finalité, légitimé philosophiquement par Kant, et méthodologiquement par Bernard. Sa naturalisation, on l'a vue également, relève d'une théorie étiologique métasystème, la théorie darwinienne. Mais, pour une théorie de la fonction, est-il nécessaire de faire référence à cette théorie et à son contenu scientifique ? Epistémologiquement, seul le *postulat* du *telos* est nécessaire, et ce postulat est rationnellement justifié par l'incomplétude explicative systémique. Qui plus est, comme l'étude historique l'a montré, le concept de fonction a conservé sa structure fondamentale et son efficacité comme outil d'investigation scientifique indépendamment de l'existence même d'une théorie métasystème explicitement formulée, sinon validée. Par conséquent, une théorie de la fonction physiologique, pour être cohérente vis-à-vis du concept de fonction en physiologie, ne doit pas se fonder sur quelque théorie métasystème que ce soit. Ceci implique que les seules propriétés organisationnelles des systèmes biologiques suffisent à justifier rationnellement le postulat de finalité. Les approches convergences de Nagel et de Hempel concluent qu'à partir du moment où un système est autorégulé, le maintien de la stabilité fonctionnelle du système justifie le postulat de finalité (apparente), le *telos* du système étant son automaintenance (Hempel, 1965; E.

Nagel, 1961). Sommerhoff, auquel renvoie Hempel dans ses références bibliographiques, ayant analysé avant eux le problème, en proposait une vision plus élargie, parlant de « *self-regulating, self-maintaining, and self-reproducing organic wholes* » (Sommerhoff, 1950)(p. 5). Selon lui, la finalité d'évènements naturels a une base objective dans le temps et dans l'espace, et peut de fait être regardée comme une propriété physique. L'approche organisationnelle de la fonction (AOF), qui fonde la dimension normative et téléologique de la fonction sur les propriétés d'automaintien d'un système dissipatif loin de l'équilibre thermodynamique, par l'existence d'une boucle causale entre le trait et le système, s'inscrit dans la lignée de ce type de justification (Mossio et al., 2009; Mossio & Moreno, 2010; Saborido et al., 2011). Il y a certes des différences entre les approches de ces différents auteurs. Nagel justifie le *telos* apparent des systèmes biologiques par la notion de « systèmes directivement organisés » (p. 418), objectivables par l'existence de mécanismes d'autorégulation, alors que l'approche organisationnelle de la fonction fonde le *telos* sur l'existence d'une boucle causale – distincte d'une boucle d'autorégulation – assurant l'autoproduction du système, capable de produire les traits qui le constituent et assurent son autofonctionnement. Malgré tout, on peut dire que ces auteurs partagent l'idée que la caractéristique des systèmes téléologiques est l'automaintien, au sens large – la capacité du système à se maintenir dans le temps –, et que cette capacité est objectivable sans faire appel à aucun finalisme causal. Le *telos* est alors l'état d'automaintien du système, et la fonction d'un trait peut être alors définie comme l'effet par lequel le trait contribue à l'accomplissement du *telos*. Il est légitime d'admettre, comme ces auteurs, que cette capacité d'automaintien, au sens large, permet d'objectiver le postulat du *telos* apparent.

Néanmoins, ce constat de l'automaintien d'un système relevant d'une causalité duale (systémique et métasystémique), s'il suffit à justifier rationnellement le postulat du *telos*, ne permet pas de le définir. Autrement dit, cela permet de dire qu'un tel système a apparemment un but, sans permettre de dire lequel. En effet, un système peut passer par divers états d'automaintien – sans parler du fait qu'un système peut ne plus être automaintenu. Donc, l'automaintien en tant que *conséquence* du fonctionnement du système ne saurait à lui seul identifier l'état du système qui

correspond à l'accomplissement du *telos*, qui est, comme l'a exprimé Aristote, « ce qui est le meilleur ». On ne peut asseoir la légitimité du *telos* sur la base de l'automaintien qu'à condition de considérer que le *telos* définit un état d'automaintien particulier, un état de référence ou normatif. En effet, ce qui rend le postulat du *telos* opérationnel dans le travail d'attribution de fonction, c'est le fait de fonder une norme fonctionnelle du système ; « l'étude des fonctions » consiste alors à identifier le *modus operandi* par lesquels la norme fonctionnelle du système se réalise. L'établissement de la norme requiert un jugement de valeur sur l'état du système, et c'est ce jugement de valeur qui est extérieur au constat de l'automaintien. Si nous admettons que l'état de référence légitime le *telos* au sens de but apparent, cette dimension « téléologique » n'est ni plus ni moins que la dimension normative de la fonction. L'attribution de fonction suppose en effet une norme, « les normes fonctionnelles du vivant » pour reprendre l'expression de Georges Canguilhem (Canguilhem, 1966), et cet état de référence du système à partir duquel se fonde l'attribution de fonction n'est pas réductible à un constat d'automaintien. Ceci ne veut pas dire que le choix de l'état de référence n'est pas objectivable, mais que l'objectivation de ce choix nécessite de prendre en compte autre chose que le simple constat de l'existence d'un état automaintenu. Les « normes fonctionnelles du vivant » sont objectivables, mais non réductibles aux conséquences du fonctionnement du système. Par exemple, dans le cas de l'étude de la dysfonction diastolique chez les sujets âgés, analysé au chapitre 1 (Hotta et al., 2017), l'état de référence, à partir duquel la fonction diastolique était considérée comme « normale », était défini par l'état fonctionnel du cœur dans un lot de jeunes animaux. Méthodologiquement, ce qui est nécessaire à « l'étude des fonctions », c'est une norme biologique à laquelle se référer. Le postulat du *telos*, préalablement légitimé, permet simplement d'affirmer qu'il doit exister un état de référence du système qui ne soit pas arbitraire. Comme le dit Canguilhem, « *aucun physiologiste ne contestera qu'il donne seulement un contenu au concept de norme biologique, mais qu'en aucun cas il n'élabore ce qu'un tel concept inclut de normatif. Des conditions étant admises comme normales, le physiologiste établit objectivement les relations qui définissent réellement les phénomènes correspondants, mais le physiologiste au fond ne définit pas objectivement quelles conditions sont normales* » (Canguilhem, 1966)(p.

122). Il n'est donc pas nécessaire d'expliciter les conditions d'objectivation du *telos* des systèmes biologiques pour définir ce qu'est une fonction. Ce n'est pas non plus nécessaire pour en définir la valeur explicative fonctionnelle. En effet, en soi, ce *telos* prospectif n'a pas de valeur explicative. L'objet de l'attribution de fonction n'est pas non plus d'expliquer le *telos* en tant que but. Comme l'a souligné Hempel, l'intérêt épistémologique de ce *telos* est essentiellement sa dimension heuristique car, en faisant des conditions du maintien à l'état de référence un objet d'étude, le « but apparent » du système étudié détermine la méthodologie de l'investigation fonctionnelle (Hempel, 1965). L'attribution d'une fonction à un trait consiste alors à étudier par quels mécanismes l'effet de ce trait participe au fonctionnement du système, et en quoi il contribue à ce que l'état du système tende vers son « but apparent » – son état de référence. Autrement dit, attribuer une fonction à un trait consiste à répondre à la question « *how does it work?* » et à la question « *how can it help?* », réponses qui sont de nature systémique par rapport à un état de référence préalablement défini. En termes de régime causal, la réponse à ces questions – le régime de la preuve de l'attribution de fonction – s'inscrit dans la causalité prochaine. Cependant, le questionnement, lui, s'inscrit dans l'incomplétude causale prochaine, qui justifie rationnellement le postulat du *telos*, qui fonde à priori l'existence de normes fonctionnelles, mais sans les définir. Ainsi, ce qui est requis pour une définition de la fonction, c'est que celle-ci soit attribuée relativement à un état de référence, sans qu'il soit même nécessaire de faire mention du *telos*. En effet, la légitimation de celui-ci découlant du fait que les systèmes concernés relèvent d'une dualité explicative systémique et métasystème, les deux conditions nécessaires pour définir les situations dans lesquelles le travail d'attribution de fonction se fait sont :

- A. que l'existence du système relève la dualité causale systémique et métasystème ;
- B. que l'on définisse, pour ce système, un état de référence.

Certes, avec ces conditions, ce qui fait que tel état particulier du système est considéré comme l'état de référence n'est pas objectivé. L'attribution de fonction est donc contextuelle à un état de

référence donné. On peut y voir une faiblesse conceptuelle, mais elle correspond aux conditions dans lesquelles s'effectue, de fait, l'étude des fonctions. Une théorie philosophique de la fonction qui a pour objet de rendre compte du concept de fonction utilisé en biologie se doit d'en tenir compte¹⁰⁰. Dans ces conditions A et B, la fonction d'une propriété d'un trait est sa contribution à l'automaintenance d'un système dans son état de référence, établie dans le régime causal systémique.

Why is it here ? La fonction et la « raison d'être »

Toutefois, les exemples d'attribution de fonction aux gastrolithes ou aux plumes des oiseaux et des Dinosaures fossiles montrent que la dimension explicative de la fonction ne se limite pas à cette explication systémique ; elle inclut également l'explication de la présence d'un trait par son effet, dont la justification est le deuxième problème de la fonction. La question de l'explication de la présence d'un trait n'est pas spécifique des systèmes biologiques. Par exemple, dans un système géohydrologique, la question de savoir pourquoi un bras de rivière existe se pose. Ce qui est spécifique des systèmes biologiques est la nature de la réponse apportée à cette question. À la différence d'un système physique, l'explication de l'existence d'un système biologique, et donc des traits qui le composent, ne relève pas uniquement de la causalité systémique, mais également de la causalité métasystème. Qui plus est, la valeur explicative étiologique supposée de la fonction ressortit non pas à la causalité proximale, mais spécifiquement à la causalité métasystème. Lorsqu'on dit que le fait que le cœur pompe le sang « explique » sa présence dans l'organisme, on ne fait pas référence aux causes systémiques de sa présence – les mécanismes d'organogenèse cardiaque – mais à la causalité métasystème de la présence du cœur, la causalité de la causalité systémique, sa « raison d'être ». S l'on veut rendre compte de cette valeur explicative étiologique

¹⁰⁰La question d'un fondement naturel de l'état de référence, autrement dit, des normes fonctionnelles du système, est abordée dans le chapitre suivant.

métasystémique, que les biologistes attribuent effectivement, dans certains cas, à la fonction, il convient de l'intégrer dans une théorie de la fonction.

Cette valeur explicative est, on l'a vu, métasystémique. Dans le cadre de la théorie darwinienne, cette valeur explicative sera formulée en termes de valeur sélective. Si l'on explique la présence des gastrolithes des Autruches par leur fonction de meule gastrique, on dira que c'est parce que les gastrolithes ont une fonction de meule gastrique que le comportement des Autruches qui consistent à ingérer certaines pierres a été sélectionné. Il y a une relation causale directionnelle qui va de la valeur explicative systémique de la fonction vers le régime causal métasystémique. Nous avons vu précédemment que postuler l'existence d'une telle relation causale est nécessaire pour que l'adéquation, ou l'adaptation, d'un trait, ne soit pas contingente. Il convient de souligner ici que, bien qu'il soit largement utilisé en biologie de l'évolution, le concept d'adaptation est avant tout, y compris historiquement, systémique. Le concept et le mot même sont antérieurs de plusieurs siècles à l'idée d'évolution. Nous n'en citerons ici qu'un exemple, tiré de la littérature médiévale, « *De proprietatibus rerum* », œuvre écrite en latin par Barthélémy l'Anglais vers 1240, elle-même une compilation de textes dont les sources se trouvent dans la science hellénique et arabe (Aristote, Galien, Avicenne, Isidore de Séville, Constantin l'Africain, etc.) Elle fut l'objet de traductions en diverses langues d'Europe. Nous citons ici une des premières versions en langue vulgaire, « *L'Elucidari de las proprietatz de totas res naturals*¹⁰¹ », traduction en occitan faite pour le comte de Foix Gaston Fébus, à propos de l'œil et de son adaptation à la vision (Anonyme, 2018) :

« *En qual guiza natura tramet esperit viziu al uelh degudament organizat et adaptat*¹⁰² » (p. 99)

C'est cette « adaptation à la vision » qui a amené Aristote, nous l'avons vu au chapitre précédent, à conclure que l'existence de l'œil relevait d'une double causalité, par nécessité et par

¹⁰¹ « *L'élucidaire des propriétés de toutes les choses naturelles* ».

¹⁰² Traduction en français : De quelle manière la nature envoie l'esprit visuel à l'œil dûment organisé et adapté.

finalité. Si le texte occitan n'emploie pas le terme de « fonction », il utilise celui de « *ofici* » (« office »), qui a le même sens. Ceci illustre le fait que le concept d'adaptation, comme celui de fonction, est systémique, et c'est sur la base d'une étude systémique que l'adaptation est établie. C'est l'établissement de l'aptitude d'un trait, du fait de ces propriétés, à contribuer causalement au maintien d'un système dans son état de référence qui permet d'attribuer à ces propriétés la qualification de fonction. Faire intervenir cette aptitude – ou cette fonction – dans un énoncé causal métasystémique consiste à transposer la valeur explicative de la fonction du régime causal systémique, dans lequel cette valeur explicative a été établie, vers un régime causal métasystémique. Cette transposition peut être formulée ainsi :

Dans le régime causal proximal, l'attribution de fonction à la propriété P d'un trait T dans un système S équivaut à la formulation suivante :

- (a) La propriété P du trait T a un rôle causal systémique dans le maintien de S dans l'état de référence.

Sa transposition dans le régime causal ultime équivaut à :

- (b) La propriété P du trait T a un rôle causal métasystémique dans l'existence de S, et donc de T.

Comme nous l'avons vu au chapitre 2, le deuxième problème de la fonction, sa valeur explicative étiologique, a été posé par Hempel et Nagel comme un problème de circularité causale entre l'existence d'un trait et son effet, et les diverses théories étiologiques de la fonction ont essayé de résoudre ce problème. Or, formulé en termes de transposition, le deuxième problème de la fonction n'est pas un problème de circularité causale. En effet, le problème de la circularité causale – l'explication de la cause par l'effet – ne se pose qu'à l'intérieur d'un régime causal donné. À partir du moment où on se rend compte que la dualité explicative de la fonction – l'explication de son effet, l'explication de son origine – se fonde sur la dualité causale systémique/métasystémique de

l'existence d'un système, le problème devient tout autre : il devient celui de la validité de la transposition d'une explication d'un régime causal dans un autre.

Dans quelle mesure cette transposition est-elle valide ? Si l'on admet que la proposition (a) est vraie – parce qu'elle a été démontrée empiriquement –, la proposition (b) n'est pour autant pas validée. Il est certes possible de produire un énoncé explicatif métasystémique incluant la valeur explicative systémique de la fonction, mais les régimes de la preuve dans une explication systémique et dans une explication métasystémique sont distincts. Ce que vaut preuve dans l'un ne vaut pas preuve dans l'autre. Sinon le régime causal métasystémique serait réductible au régime causal systémique, ce qu'il n'est précisément pas. Malgré une similitude de formulation, les énoncés (a) et (b) ne sont pas symétriques. L'énoncé (a) est un énoncé d'attribution de fonction. Une fois que l'on a mis en évidence, par une analyse systémique, qu'une propriété P d'un trait T dans un système S contribue causalement au maintien du système S dans son état de référence, alors on peut dire que la propriété P est une fonction. L'énoncé (b) n'est pas un énoncé d'attribution de fonction. Il signifie que, pour éviter la contingence de l'existence de T dans S, une fois que la contribution systémique de T à S a été établie, on fait l'hypothèse que cette contribution joue un rôle causal dans l'origine métasystémique de T. Mais ce rôle causal est d'une autre nature que le rôle causal systémique de T, et ne peut être postulé que sous forme d'hypothèse. Pour le dire autrement, en reprenant la terminologie de Kant, l'énoncé (a) relève de la faculté de juger déterminante, alors que l'énoncé (b) relève de la faculté de juger réfléchissante. Sa valeur explicative étiologique n'est donc qu'hypothétique. Mais cela n'affaiblit pas la valeur explicative relative à l'attribution de fonction. En effet, alors que l'attribution de fonction requiert la démonstration empirique de l'énoncé (a), elle ne requiert pas la démonstration empirique de l'énoncé (b). Une théorie de l'attribution de fonction requiert l'énoncé (a) sous les conditions précédemment définies A et B, mais ne requiert pas l'énoncé (b).

1.b. Théorie de la dualité causale de la fonction

L'énoncé formel

Sur ces considérations, nous pouvons proposer une définition de la fonction qui rende compte du concept de fonction en physiologie, discipline prise au sens large incluant les différents champs de la biologie couverts par « l'ombrelle » de la physiologie. Elle comporte trois points fondamentaux. Le premier point est le type de systèmes dans lequel s'effectue le travail d'attribution de fonction. Il s'agit de systèmes dont l'existence relève d'une double causalité, systémique et métasystème (ou prochaine/ultime), et pour lesquels on définit à priori – c'est-à-dire préalablement à l'attribution de fonction – un état de référence pour le système étudié. Le deuxième point est ce qui définit les conditions d'attribution de fonction, qui correspond au travail d'investigation du physiologiste qui est, comme l'a défini Jean Fernel, l'étude des fonctions. L'attribution de fonction repose sur l'identification de mécanismes par lesquels une propriété d'un trait du système contribue au maintien du système dans son état de référence. L'attribution de fonction relève donc d'une investigation systémique ou, pour reprendre la terminologie de Cummins, d'une analyse fonctionnelle. Le troisième point porte sur la valeur explicative étiologique de la fonction attribuée, dont nous avons vu qu'elle est distincte de la valeur explicative propre de l'analyse systémique. Cette « valeur ajoutée » explicative est en quelque sorte optionnelle – l'attribution de fonction n'oblige pas à lui attribuer une telle valeur explicative –, relève de la causalité métasystème, et n'est qu'hypothétique.

Nous proposons de synthétiser ces différents points dans une définition formelle de la fonction, basée sur la notion de dualité causale systémique et métasystème :

A. On attribue une fonction F à la propriété P d'un trait T dans un système S pour lequel on définit un état de référence S_R si et seulement si :

- (1) L'existence du système S relève d'une double causalité systémique/métasystème (prochaine/ultime).

(2) La propriété P du trait T a un rôle causal systémique dans le maintien de S dans l'état de référence S_R .

B. par hypothèse, si l'explication systémique de la production ou de la présence du trait T par les propriétés fonctionnelles du système S est causalement incomplète, la propriété P du trait T a un rôle causal métasystémique dans l'existence de S, et donc de T.

Valeur et limite de l'énoncé formel

Cette définition prend la forme d'un énoncé formel, et s'inscrit ainsi dans une continuité de formulation des théories philosophiques de la fonction. Cependant, compte tenu de la structure de la définition proposée, rien n'oblige à la formuler de cette façon. Si une définition formelle a le mérite de forcer à lever d'éventuelles ambiguïtés, il n'y a pas de raison de considérer qu'une définition de la fonction n'a de valeur que si elle est formulée formellement. En effet, rendre compte de la richesse du contenu d'un outil conceptuel comme celui de fonction – comme d'autres concepts heuristiques en biologie – amène forcément à des simplifications réductrices. Peut-on définir philosophiquement ce que signifie « évolution » ou « maladie » en sciences biologiques et médicales par une définition formelle de type « si et seulement si » ? Et si ce n'est pas le cas, pourquoi cela devrait-il l'être pour le concept de fonction ? Outre la sursimplification inhérente à ce genre de définition, la formulation conditionnelle « si et seulement si » implique que la définition d'un concept se fonde sur la définition de ses limites, ce qui pose problème lorsque les contours conceptuels sont flous. C'est particulièrement le cas pour le concept de fonction, dont nous avons vu qu'il s'est répandu, et parfois dilué, dans les différents champs de la biologie dans lesquels la physiologie a diffusé, à tel point que, s'il reste possible de définir le cœur conceptuel de la physiologie, il est impossible d'en définir précisément les contours. Quelle validité y a-t-il, dans ces conditions, à vouloir définir les contours du concept de fonction ?

En réalité, la proposition d'énoncés formels de la fonction dans les différentes théories de la fonction prend ses sources dans les énoncés qu'on fait Hempel et Nagel dans leurs travaux

initiateurs de la réflexion philosophique actuelle de la fonction (Hempel, 1965; E. Nagel, 1961). Or, il faut bien voir que dans ces deux travaux, les énoncés formels ne portent que sur la valeur explicative étiologique de la fonction, le fait d'expliquer la présence d'un trait par ses effets. Pour ce qui est de l'analyse de la validité du but apparent des systèmes biologiques, que Nagel et Hempel justifient principalement sur la mise en évidence de mécanismes d'autorégulation, aucun des deux ne proposent d'énoncés formels de ce qui légitime le postulat « téléologique » (« forward-looking »). Seule la valeur explicative étiologique (« backward-looking ») est énoncée formellement. Ceci est légitime, car ce que Nagel et Hempel tentent de faire, c'est de trouver une légitimité logique à l'assertion étiologique. Or, s'assurer de la validité d'un énoncé déductif justifie de le formuler de manière formelle. Après l'échec constaté des tentatives nomologiques-déductives, les autres théories de la fonction qui se sont fixé comme objectif de rendre compte de la dimension explicative étiologique de la fonction, les théories dites téléologiques-sélectionnistes et l'approche organisationnelle de la fonction, ont aussi tenté de fonder la validité de la valeur étiologique de la fonction sur un raisonnement déductif, comme nous l'avons vu au chapitre 2. Dans ces cas-là, il s'agit de préciser les conditions qui rendent légitime cette déduction – la *fitness* passée pour les théories téléologiques-sélectionnistes, la boucle causale systémique pour la théorie organisationnelle de la fonction. Dans notre cas, l'objectif de la définition de la fonction est autre. Il s'agit de caractériser la spécificité épistémologique des systèmes au sein desquels s'effectue le travail d'attribution de fonction, et de préciser sur quoi repose cette attribution. Quant à la valeur explicative étiologique, elle relève d'une hypothèse qu'il n'est pas même pas nécessaire de formuler, puisque la formulation éventuelle d'une telle hypothèse relève du régime explicatif métasystémique, qui n'est pas celui de l'attribution de fonction. Il n'y a donc en réalité aucune raison objective à considérer qu'un énoncé formel de type « si et seulement si » est la forme requise pour l'énoncé d'une théorie de la fonction, car n'intervient dans cette définition aucune relation logique entre les entités identifiées par des lettres (F, P, S, S_R), qui ne sont que des abréviations et non des symboles reliés par des opérateurs logiques ou des relations mathématiques.

Ce n'est donc qu'à titre de synthèse de ce qu'est le cœur conceptuel de la fonction physiologique que nous proposons cette définition formelle. Cette synthèse est forcément réductrice, d'autant que l'objectif de notre travail consiste à expliciter ce que ce concept, non défini par les physiologistes, a d'implicite, et qu'il n'est pas possible de réduire à un énoncé formel sans une certaine perte de la richesse conceptuelle d'une notion telle que celle de « fonction » – comme d'autres notions fondamentales en sciences de la vie comme « évolution », « adaptation » ou même « vie ». Cette définition ne vaut que par ce qui justifie les points fondamentaux sur lesquels elle se fonde, ce que nous avons essayé de faire dans les chapitres et sections précédents. Dans les sections suivantes, nous précisons quelle valeur explicative doit être donnée aux différents éléments de cette définition qui en assure la cohérence interne, la manière dont elle rend compte du concept de fonction utilisé par les biologistes, et les fluctuations à prendre en compte à la marge de cette définition.

2. Légitimation et valeur explicative de la fonction « duale »

2.a. La légitimation systémique de la dualité explicative

La définition proposée de la fonction peut être qualifiée de « duale » au sens où elle fonde sa légitimité sur la dualité causale, systémique et métasystème, inhérente aux systèmes biologiques, et qui en constitue la singularité épistémologique. Le rôle fondamental de la référence à la dualité causale ou explicative des systèmes biologiques est la légitimation du postulat du *telos*. Son rôle annexe est de légitimer la valeur explicative étiologique hypothétique de la fonction. Seul le premier rôle est essentiel à la définition de la fonction duale, car la valeur explicative étiologique n'est pas au cœur du concept de fonction en tant qu'outil conceptuel d'investigation des systèmes biologiques. Il est donc important de préciser ce qui légitime le postulat du *telos*, le fait que les systèmes biologiques semblent orientés vers une fin. Une légitimation forte du *telos* requiert, nous l'avons vu, sa naturalisation, qui est réalisée, dans la biologie contemporaine, par la théorie darwinienne élargie. Autrement dit, pour une légitimation forte du postulat du *telos*, une théorie

métasystémique est requise. Cependant, la définition duale de la fonction ne requiert pas une légitimation forte du *telos*, mais simplement sa légitimation épistémologique, qui équivaut à la légitimation épistémologique du postulat de dualité causale systémique et métasystémique. Or, comme le montre la persistance de ce postulat d'Aristote à Mayr, ce qui rend légitime ce postulat est l'incomplétude explicative systémique, indépendamment de tout postulat sur la nature de la causalité métasystémique. Or, le postulat de l'incomplétude causale systémique repose sur les seules propriétés systémiques du système étudié. Il ne requiert donc pas la naturalisation du *telos*, autrement dit, de légitimation forte. Ainsi, la légitimation du *telos* nécessaire et suffisante pour la définition duale de la fonction se limite à la légitimation de la dualité causale systémique et métasystémique, qui est fondée sur les seules caractéristiques systémiques des systèmes étudiés, sans que ce postulat soit chargé d'une quelconque finalité causale.

Sur ce constat, cependant, s'il est possible de rendre légitime le postulat d'un état de référence du système, il n'est pas possible de fonder la valeur normative de tel état particulier du système, parmi les différents états possibles en vertu de ses seules propriétés systémiques. Ceci est une conséquence obligée de la dualité causale. Sans référence à la causalité métasystémique, il n'est pas possible d'objectiver le choix de l'état de référence du système. La question se pose alors de la nécessité d'une légitimation forte du *telos*, non pas pour légitimer son postulat, mais pour fonder le choix de l'état de référence du système. En réalité, disposer d'une théorie métasystémique n'est ni nécessaire ni suffisant pour fonder le choix de l'état de référence du système. Comme l'a expliqué Georges Canguilhem, et comme le montre l'exemple de l'étude de la dysfonction diastolique, ce qui est nécessaire et suffisant à l'étude des fonctions est le choix de conditions empiriques permettant de caractériser cet état de référence – par exemple, un lot de jeunes souris. Cet état de référence relève donc de choix méthodologiques préalables à l'investigation fonctionnelle, qui ne nécessite pas de disposer d'une théorie métasystémique. D'autre part, disposer d'une telle théorie, comme la théorie darwinienne, n'apporte pas d'élément sur le choix de l'état de référence. On peut certes affirmer que la physiologie de jeunes souris est la conséquence d'un processus de sélection

naturelle, mais dire cela ne procure pas d'information pertinente pour le choix des conditions qui définissent l'état de référence systémique du système. En ce sens, le recours à l'existence d'une théorie métasystémique n'est ni nécessaire, ni suffisant, pour définir les conditions qui déterminent empiriquement l'état de référence du système dont il est nécessaire de disposer à priori, c'est-à-dire préalablement à l'étude des fonctions. Le chapitre 5 traite de la naturalisation possible de l'état de référence, basée sur la dualité causale systémique et métasystémique, mais il n'est pas nécessaire d'introduire dans la définition de la fonction le fondement naturel de l'état de référence ; la définition de conditions empiriques permettant de le caractériser suffit.

En résumé, si la définition duale de la fonction se fonde sur l'existence de deux régimes causaux distincts, systémique et métasystémique, qui justifie le postulat du *telos*, elle ne nécessite pas la naturalisation du *telos* par une théorie métasystémique, ni ne requiert une telle théorie pour le choix empirique de l'état de référence normative. La légitimation épistémologique de la dualité causale repose donc uniquement – certes par un raisonnement par défaut – sur les caractéristiques systémiques des systèmes étudiés.

La valeur explicative systémique de la fonction

Schématiquement, on peut dire que la valeur explicative de la fonction est la réponse aux deux questions suivantes : comment à marche ? à quoi ça sert ? . Les réponses à ces questions constituent l'objet de l'étude des fonctions, qui est, fondamentalement, la définition de la physiologie. Comme le montre la première définition de la physiologie par Fernel et sa traduction ultérieure, il y a deux dimensions intimement liées dans le concept de fonction, celui d'étude et celui d'explication. L'étude des fonctions est l'identification des propriétés d'un trait du système étudié, processus au terme duquel une propriété sera – ou ne sera pas – qualifiée de fonction. La valeur explicative systémique de la fonction n'est ni plus ni moins que la valeur explicative découlant de l'identification des propriétés d'un trait et des relations causales qu'elles entretiennent,

à différents niveaux d'élémentarité, avec les propriétés fonctionnelles globales du système. C'est ce qui est résumé par la proposition (2) de la définition :

(2) La propriété P du trait T a un rôle causal systémique dans le maintien de S dans l'état de référence S_R .

Cet énoncé inclut l'identification des processus permettant de répondre aux deux questions « comment à marche ? à quoi ça sert ? », qui constitue le cœur conceptuel de la fonction. Mais il faut bien voir que cette valeur explicative dépend de ce qui a été l'objet de l'investigation systémique. Autour de cette définition, la valeur explicative peut donc être fluctuante, car elle dépend du contexte dans lequel l'investigation est menée. Par exemple, si l'on dit que la fonction moléculaire du canal CFTR est d'être un canal Cl⁻, cela veut dire que les propriétés électrophysiologiques de la molécule CFTR sont le passage, dans certaines conditions, d'un flux d'ions Cl⁻ à travers cette molécule. En tant que telle, cette investigation ne fournit pas de réponse sur la manière dont ses propriétés jouent un rôle causal dans l'état global de l'organisme, ni même si elles contribuent causalement au maintien du système dans son état de référence. L'attribution de fonction à la molécule CFTR requiert simplement la définition d'un état de référence (les conditions dans lesquelles on étudie les propriétés électrophysiologiques du canal CFTR), et l'identification de ces propriétés. Mais si l'on cherche à déterminer ces propriétés électrophysiologiques, c'est précisément parce que l'on suppose qu'elles jouent un rôle causal dans l'état global du système. L'attribution d'une fonction à une propriété d'un trait du système n'est donc pas un processus isolé mais s'inscrit dans un *nexus explanans* global, collectivement construit par les investigations scientifiques, et c'est ce *nexus explanans* systémique qui confère la valeur causale aux propriétés qualifiées de « fonction ». C'est ce sens qu'il faut donner à la proposition (2) de la définition, et en ce sens qu'il faut comprendre la valeur explicative systémique de la fonction. Cette valeur explicative est affirmative – ou déterminante, pour reprendre la terminologie de Kant –, car fondée sur l'investigation empirique des propriétés du système biologique étudié. Le qualificatif de

« fonction » n'apporte aucune valeur explicative additionnelle à cette valeur explicative systémique fonctionnelle. La valeur signifiante systémique de la « fonction » est de synthétiser en un seul mot la démarche d'investigation du vivant dans son questionnement mécanique et normatif (« *how does it work? How can it help?* ») et le résultat de cette investigation. Appliquée aux propriétés d'un trait, elle n'apporte pas d'information sur l'origine systémique de ce trait. Identifier par quels mécanismes la protéine CFRT contribue à l'activité normale de clairance des voies aériennes n'apporte pas d'information sur les processus responsables de l'expression de cette protéine en quantité adéquate dans les cellules épithéliales pulmonaires. Ceux-ci peuvent faire l'objet d'une investigation systémique, qui pourra conduire à l'attribution de fonctions, mais il ne s'agira pas nécessairement ni des mêmes traits, ni des mêmes propriétés, ni des mêmes fonctions. Même dans le cas d'une boucle causale fonctionnelle comme la régulation de la glycémie par l'insuline, où la concentration en insuline détermine la concentration sanguine en glucose qui, en retour détermine la libération d'insuline par le pancréas et sa concentration sanguine, la fonction hypoglycémiante de l'insuline est fondée sur l'identification de processus causals différents de ceux qui sont responsables de la régulation de la sécrétion d'insuline par le glucose, que certains auteurs qualifient de « fonction endocrine du glucose », sa capacité à induire la sécrétion d'insuline (Bershtein, 2005). Ainsi, même si les processus responsables de l'origine d'un trait dans un système (le fait qu'il soit produit ou maintenu dans le système) relèvent d'une investigation systémique qui aboutit à l'identification de fonctions, il s'agit de fonctions autres que celle qui est attribuée à une propriété particulière du trait relative à sa contribution à l'automaintien du système dans son état de référence. Il n'y a donc pas, conceptuellement, de valeur explicative étiologique systémique à une fonction, et, par conséquent, une définition de la fonction biologique n'a pas à tenter de rendre compte de quelque chose de conceptuellement inexistant.

2.b. La valeur explicative étiologique métasystémique de la fonction

Il y a, nous l'avons vu, une confusion à éviter lorsque l'on parle de la valeur explicative étiologique de la fonction, et qui concerne l'*explanandum* de cette supposée valeur explicative. En effet, dans les systèmes biologiques, du fait de la dualité causale, il y a deux *explananda* relatifs à l'origine d'un trait, systémique et métasystémique, prochain et ultime, développemental et évolutif. Comme nous venons de le voir, si une valeur explicative étiologique est attachée au concept de fonction, ce n'est pas une valeur explicative systémique, mais métasystémique. Comme l'a montré l'analyse conceptuelle au chapitre 1, cette valeur explicative n'est pas toujours exprimée ni recherchée. Néanmoins, puisque cette valeur explicative est, au moins dans certains cas, explicitement revendiquée, une définition pertinente de la fonction se doit d'en rendre compte. C'est l'objet de la proposition B. de la définition proposée :

- B. par hypothèse, si l'explication systémique de la production ou de la présence du trait T par les propriétés fonctionnelles du système S est causalement incomplète, la propriété P du trait T a un rôle causal métasystémique dans l'existence de S, et donc de T.

La légitimation de cette hypothèse comme hypothèse (au titre de la faculté de juger « réfléchissante ») repose, comme pour le postulat du *telos*, sur un raisonnement par défaut à partir des caractéristiques systémiques du système étudié. Cette proposition ne nécessite donc pas, pour être légitimée, de théorie métasystémique. De plus, cette proposition ne concerne pas la légitimation de l'attribution de fonction, qui repose sur la proposition A de la définition. Ainsi, et il est important de le rappeler, ni la légitimation de l'attribution de fonction, ni la légitimation de l'hypothèse d'un rôle causal étiologique métasystémique, ne reposent sur l'existence d'une théorie métasystémique. Par contre, toute tentative de formulation de l'hypothèse sur la nature du rôle causal métasystémique de la fonction requiert une théorie métasystémique dans laquelle cette hypothèse pourra être formulée et, le cas échéant, empiriquement validée. D'un point de vue

épistémologique, cela signifie que les processus systémiques sont à l'œuvre dans les processus métasystémiques, et non pas que la fonction doive être légitimée par une théorie métasystémique – en l'occurrence, la théorie de la sélection naturelle. La valeur explicative métasystémique de la fonction peut être illustrée par l'exemple classique, et déjà cité, de la controverse sur les origines supposées du cou de la girafe (voir chapitre 3) (Darwin, 1985) :

« En ce qui concerne la girafe, la conservation continue des individus de quelque ruminant éteint, devant à la longueur de son cou, de ses jambes, etc., la faculté de brouter au-dessus de la hauteur moyenne, et la destruction continue de ceux qui ne pouvaient atteindre la même hauteur, aurait suffi à produire ce quadrupède remarquable ; mais l'usage prolongé de toutes les parties, ainsi que l'hérédité des caractères acquis, ont dû aussi contribuer d'une manière importante à leur coordination ».

Pour Darwin comme pour ces opposants néolamarckiens, la fonction de la longueur du cou et des pattes de la girafe est la même, et est établi par le constat que (a) cette longueur lui permet d'atteindre les feuillages des arbres et que (2) cette capacité contribue à l'existence de la girafe, car, faute de pouvoir brouter le feuillage des arbres, elle mourrait de faim. Cette attribution de fonction relève de propriétés systémiques identifiées des pattes et du cou de la girafe, étant entendu que les conditions de vie des girafes dans la savane africaine déterminent leur état de référence – en gros, le fait qu'elles vivent et se reproduisent dans ce milieu naturel. Toutes ces considérations n'expliquent pas, malgré tout, pourquoi il y a des girafes dans la savane africaine. On peut en effet concevoir une savane africaine sans girafe, et il y a, de fait, sur la surface terrestre d'autres savanes boisées sans girafe. L'explication systémique à la présence de girafes dans la savane africaine – le fait qu'elles puissent s'y nourrir et s'y reproduire – ne produit qu'une explication incomplète à l'existence des girafes, raison pour laquelle la controverse entre Darwin et les néolamarckiens quant à l'origine métasystémique des girafes existe. Donc, l'attribution d'une fonction (permettre à la girafe de brouter les feuilles des arbres) à une propriété particulière (la longueur) de traits (quatre pattes et un cou) présents dans un système (une girafe) dont l'existence relève d'une causalité duale,

systémique et métasystème, est déterminée par le fait que ces propriétés jouent un rôle causal systémique dans le maintien du système (la girafe) dans son état de référence (ne pas mourir de faim dans la savane africaine). Ceci correspond précisément à la définition de l'attribution de fonction que nous proposons. La controverse illustrée par la citation de Darwin ne porte pas sur l'attribution de fonction, mais sur les hypothèses métasystémiques expliquant l'apparition des girafes, c'est-à-dire de ruminants à longues pattes et à long cou. Ces deux hypothèses reposent sur deux théories différentes relatives à l'origine de la diversité adaptative des êtres vivants, la théorie de la sélection naturelle (variations interindividuelles aléatoires passées au crible de la sélection naturelle) d'une part, l'hérédité des caractères acquis par l'usage prolongé des parties (effet développemental de l'usage des parties et la transmission héréditaire de cet effet) d'autre part. Ces deux théories métasystémiques permettent de produire deux hypothèses distinctes sur l'origine des girafes, qui incorporent toutes deux la fonction de la longueur du cou et des pattes chez les ancêtres des girafes. Ainsi, ces deux hypothèses attribuent une valeur explicative étiologique métasystème à la fonction de la longueur du cou et des pattes de la girafe ; mais cette valeur explicative n'est pas la même dans les deux hypothèses, car, bien que la fonction soit la même, le *modus operandi* métasystème qui fait intervenir cette fonction n'est pas le même dans ces deux théories métasystémiques. Le fait que la vision actuelle des mécanismes évolutifs ait invalidé l'hypothèse néolamarckienne au profit de la vision néodarwinienne ne change rien à la fonction que l'on attribue à la longueur du cou et des pattes de la girafe, ni ne change le fait qu'on attribue une valeur explicative étiologique métasystème à cette fonction. Ceci laisse donc intact le concept de fonction. Ce qui est bouleversé, en revanche, c'est le *nexus explanans* métasystème dans lequel est placée la fonction. Mais, vrai ou faux, ce *nexus explanans* est beaucoup plus vaste et complexe que la fonction attribuée à une propriété donnée, et ne saurait être réduit à la valeur explicative systémique de cette fonction. Au passage, Darwin tout en affirmant la distinction entre les théories darwinienne et néolamarckienne, admet, dans cette citation, que les deux *modus operandi* aient pu jouer concomitamment. Ce qui est, au final, rejeté par le néodarwinisme, c'est le *nexus explanans*

néolamarckien, et donc le rôle causal métasystémique attribué à la fonction, et non pas la fonction attribuée à la longueur du cou et des pattes de la girafe. Le rôle causal métasystémique de cette fonction, dans la théorie néolamarckienne, est un effet développemental héréditaire, alors que, dans la théorie darwinienne, ce rôle causal est lié à survie différentielle associée à la variabilité interindividuelle dans la réalisation de cette fonction. Le rôle causal métasystémique dépend, bien entendu, de la théorie métasystémique qui permet de formuler ce rôle causal ; mais le rôle causal métasystémique que l'on attribue à une fonction dans une hypothèse métasystémique donnée est distinct de la fonction elle-même.

Ainsi, il n'y a pas de similitude entre la valeur explicative systémique de la « fonction » et sa valeur explicative étiologique métasystémique. Le terme « fonction » désigne la valeur explicative de l'investigation systémique, alors que postuler une valeur explicative étiologique métasystémique à la « fonction » revient à postuler un rôle causal étiologique métasystémique au rôle causal fonctionnel de la propriété d'un trait. C'est postuler que « la fonction crée l'organe », et c'est précisément ce que fait Darwin à propos du cou et des pattes de la girafe, tant dans une hypothèse darwinienne que dans une hypothèse néolamarckienne.

3. Mise à l'épreuve : application aux études de cas

La définition duale de la fonction que nous proposons s'articule sur quelques critères fondamentaux qui caractérisent l'attribution de fonction et ses valeurs explicatives. Ces critères sont (a) la dualité explicative systémique et métasystémique, qui détermine la singularité épistémologique des systèmes biologiques comme « systèmes-fonctions » – systèmes dans lesquels on attribue des fonctions – ; (b) la définition d'un état de référence, qui fonde la normativité du système-fonction ; (c) l'analyse systémique, qui fonde la légitimation de l'attribution de fonction par la mise en évidence empirique du rôle causal ; (d) l'hypothèse étiologique métasystémique, qui inclut le rôle causal explicative systémique de la fonction dans un *nexus explanans* métasystémique. Cette définition duale ayant pour objet de rendre compte du concept de fonction utilisé par les

physiologistes, il convient de vérifier que cette définition est cohérente avec la manière dont les physiologistes utilisent ce concept dans leur travail. Pour cela, nous reprenons quelques exemples d'étude de fonction présentées au chapitre 1.

3.a. La dualité explicative

Le premier point est celui du type de systèmes dans lesquels les scientifiques attribuent des fonctions, par rapport à ceux dans lesquelles ils n'en attribuent pas. Comme nous l'avons vu précédemment, les systèmes cardiovasculaires sont des systèmes dans lesquels les biologistes attribuent des fonctions, alors qu'ils peuvent être étudiés comme des systèmes d'écoulement de fluide obéissant à des lois purement physiques. Ainsi, les propriétés physiques de ces systèmes comme le débit, les résistances à l'écoulement, peuvent être l'objet d'attribution de fonction dans les systèmes vasculaires (par exemple, le débit sanguin a pour fonction d'assurer la distribution adéquate d'oxygène au niveau des tissus, les résistances des artères périphériques ont pour fonction de réguler la pression artérielle), alors qu'aucune fonction n'est attribuée à ces mêmes propriétés physiques dans les systèmes hydrologiques. Cependant, certains philosophes ont argué que, sur la base des propriétés systémiques de certains systèmes physiques, comme le cycle de l'eau, il était légitime d'attribuer des fonctions à différents traits de ces systèmes. Le cycle de l'eau présente tous un ensemble de caractères communs aux systèmes biologiques, en premier lieu le fait d'être un système thermodynamiquement ouvert et automaintenu loin de l'équilibre thermodynamique, propriété qu'Erwin Schrödinger avait considérée comme étant une caractéristique des systèmes vivants (Shrodinger, 1987). L'énergie nécessaire au maintien du système est fournie par l'énergie solaire, qui permet un flux d'eau circulaire entre différents réservoirs qui constituent, pour la plupart, des traits individuellement différenciés : nappes phréatiques, glaciers, réseaux hydrologiques terrestres de surface et souterrains, océans, atmosphère, nuages. Certains de ces traits peuvent laisser des traces « fossiles » de cycles hydrologiques anciens aujourd'hui disparus, comme les lits d'anciennes rivières ou vallées glaciaires. Chaque élément de ce système contribue au

maintien du cycle de l'eau et, en retour, le maintien de ce cycle permet la production et le maintien de ces éléments. Si l'attribution d'une fonction à une propriété ne dépend pas du type de système dans laquelle cette propriété est identifiée, on est alors en droit, sur la base d'une analyse systémique, de parler de la fonction d'un glacier ou d'un nuage dans le cycle de l'eau, même si ce n'est pas l'usage. C'est d'ailleurs ce que certains auteurs, comme Toepfer, considèrent (Toepfer, 2012) :

« Following the analysis of functions as system-relevant effects in systems of mutually dependent processes proposed here, it is legitimate to assign functions to the sub-processes of the water cycle. For instance, it is a function of rain to sustain the water cycle. » (p.117)

La conclusion de Toepfer est logique, compte tenu de ses propres critères de fondation de la téléologie et de la fonction, fondées sur l'existence de relations causales cycliques qui, en quelque chose, « ferment » causalement le système, lui assurant une sorte d'autonomie fonctionnelle :

« The model of cyclicity offers a simple causal theory for explicating teleology and function in holistic systems. »
(p.119)

Comme dans le cas d'un système vasculaire dans lequel il y a un cycle – ce que signifie le mot « circulation » –, l'organisation et le fonctionnement du système constitué par le cycle de l'eau dépendent de la configuration des éléments du système. Comme l'a montré l'analyse constructale, la structure du réseau hydrographique est une propriété configurationnelle spécifique qui détermine le flux d'eau, qui en retour détermine la structure de ce réseau. De même, les propriétés d'un lac, comme sa surface, sa profondeur, etc., vont déterminer le pourcentage d'évaporation de l'eau et donc le régime des pluies qui, en retour, peut modifier la configuration du lac. On peut donc identifier un certain nombre de traits dont les propriétés contribuent causalement au maintien dynamique du système dans un état donné, et on peut attribuer à ce rôle causal une dimension « téléologique » au sens où ces propriétés contribuent à l'accomplissement du « but apparent » du système, son existence. À partir de là, on peut même identifier des dysfonctions au sein de ce

système, lors d'inondation ou de sécheresse par exemple, si les nuages produisent « trop » ou « pas assez » d'eau. L'attribution de fonction paraît, de ce point de vue, légitime, bien que l'usage – au moins scientifique – ne soit pas d'analyser ce genre de système en termes de fonction.

La seule explication que donne Toepfer au fait de ne pas parler de la « fonction de la pluie » est une justification d'usage, chaque élément du cycle de l'eau étant d'abord vu comme un phénomène isolé plutôt que comme les composants d'un système. Mais il admet qu'il serait légitime d'attribuer des fonctions au sein du cycle de l'eau (selon Toepfer, le cycle de l'eau est un système-fonction) :

« If the rain were to be described and identified relationally as an essential element in the watercycle, whose activity to on its own future performance, it would be clearly analogous to organic processes and it would therefore appear acceptable to assign a function to it. » (p. 118)

En réalité, s'il n'y a pas d'usage du terme de « fonction » dans le cycle de l'eau, on trouve trace de l'existence d'une littérature scientifique sur ce sujet qui utilise le terme de « rôle » de la pluie, mot dont nous avons vu qu'il avait une dimension « téléologique » indéniable et était souvent, dans sa signification, interchangeable avec celui de « fonction », quoique sa charge téléologique soit plus faible. Nous n'en citons ici qu'un seul exemple, tiré d'un article paru dans *Advances in Meteorology* (Wang & Huang, 2012). Dans cet article, les auteurs utilisent un modèle physicomathématique pour analyser les processus responsables des événements pluvieux, justifié par l'importance du « rôle de la pluie » pour un approvisionnement en eau adéquat. En effet, selon les auteurs, « *no rain will cause drought while storm may cause flood* ». En conséquence, « *it is necessary to identify the role of the rain clearly and to understand the characteristics of the rain deeply* ». Ceci semble aller dans le sens de l'opinion de Toepfer. Il y a malgré tout une différence fondamentale entre le cycle de l'eau et la circulation sanguine, qui est que le postulat téléologique n'apporte rien à l'investigation systémique du cycle de l'eau. Alors que l'incomplétude explicative de l'identification des processus systémiques responsables de la circulation sanguine requiert le postulat du *telos*, il n'en est pas de même pour le

cycle de l'eau. Dans l'article cité d'*Advances in Meteorology*, le rôle de la pluie est en réalité attribué relativement à un *telos* extérieur au système lui-même, qui est la valeur de la pluie pour la population humaine. Comme le disent les auteurs dans leur introduction, « *Rain is the main source of irrigation water, and it plays a key role in the crop growing period* ». À partir de là, on peut effectivement rendre compte de cet usage à partir de la théorie de la fonction que nous proposons, tout en montrant que la signification de ce concept dans cette situation est différente de celle qu'elle a en sciences de la vie. En effet, à partir du moment où on définit un état de référence, en l'occurrence un régime de pluie « adéquat », c'est-à-dire favorable à la production agricole, l'analyse systémique, que les auteurs réalisent à l'aide d'un modèle mathématique, permet d'identifier des relations causales qui définissent ce régime des pluies et les conditions dans lesquelles celles-ci ne seront ni trop ni trop peu abondantes. Toutefois, les conditions définies dans la théorie duale pour une attribution de fonction ne sont que très partiellement remplies. Certes, un rôle causal systémique peut être établi au sein du système étudié pour lequel un état de référence a été défini, mais cet état de référence est extérieur au système et est défini de manière anthropocentrée, sans que, d'autre part, l'existence du système ne requiert d'explication de nature métasystémique. On est dans le cas d'un usage quasi métaphorique du terme de rôle, et si les auteurs l'utilisent dans leur introduction pour justifier l'intérêt de leur étude, il n'a aucune valeur heuristique dans l'étude du régime des pluies entreprise par les auteurs. Ceci est un exemple d'un usage très « dilué » du concept de fonction ou de rôle qui, en réalité, en perd la spécificité épistémologique. C'est cet usage plus ou moins dilué – à des degrés divers – qui rend difficile de cerner les pourtours du concept de fonction. Mais il reste possible d'en identifier le cœur conceptuel et de distinguer un usage qui respecte ce cœur, et conserve la valeur épistémologique propre à la notion de fonction, d'un usage qui fait perdre cette valeur. En l'occurrence, dans l'article cité d'*Advances in Meteorology*, le cœur conceptuel de la fonction n'est pas respecté, parce que le système étudié ne possède pas les caractéristiques épistémologiques des systèmes dans lesquels on attribue des fonctions, et c'est pour cette raison propre, et non,

contrairement à ce qu'affirme Toepfer, pour des habitudes d'usage, que les scientifiques n'attribuent pas de fonction aux nuages ou autres traits identifiés au sein du cycle de l'eau.

3.b. L'état de référence

L'existence d'un état de référence est requise pour fonder la normativité du système étudié. Cet état de référence est posé à priori, l'objet d'étude étant considéré comme représentatif des « normes fonctionnelles » dont parle Canguilhem. La manière dont le *telos* naturalisé peut légitimer l'état de référence est étudiée dans le chapitre suivant ; mais l'objet de l'étude des fonctions n'étant pas la légitimation empirique des normes fonctionnelles, celles-ci sont simplement définie par l'état dans lequel se trouvent les systèmes étudiés considérés comme « sains », pour reprendre la terminologie de Fernel. Selon le type d'étude, la manière dont est empiriquement défini l'état de référence est très variable, mais se ramène toujours à ce même principe. Ainsi, pour Harvey, les différents animaux de différentes espèces dont il y a étudié la fonction cardiovasculaire étaient considérés comme étant dans un état « normal » et représentatifs des normes fonctionnelles de chaque espèce étudiée. Pour l'étude des fonctions des gastrolithes, l'échantillon de 300 autruches provenant de fermes allemandes et sud-africaines était considéré comme définissant l'état de référence d'animaux chez lesquels les gastrolithes ont une fonction de meule gastrique, et, dans l'hypothèse initiale des auteurs, l'état de référence ainsi défini est également valable pour les 3 exemplaires de fossiles de dinosaures sauropodes étudiés (Wings & Sander, 2007). C'est en effet par rapport à l'état de référence défini sur les 300 autruches étudiées que l'hypothèse de fonction de meule gastrique a été étudiée chez les dinosaures, dont les 3 fossiles étaient eux-mêmes considérés initialement comme « normaux ». En conclusion de leur étude ayant invalidé leur hypothèse de départ, les auteurs envisagent que l'ingestion de gastrolithes par ces dinosaures aient pu être pathologique, ce qui équivaut à remettre en question leur hypothèse initiale concernant l'état de référence.

L'étude de la dysfonction diastolique est un autre exemple de définition de l'état de référence sur un échantillon considéré comme représentatif de cet état, et dont la valeur normative est transférée à un autre groupe d'individus (Hotta et al., 2017). Ainsi, dans cette étude, les jeunes rats sont considérés comme représentatifs de la norme concernant la fonction diastolique. Cette norme ainsi posée, elle peut être utilisée pour l'étude des rats âgés, et lorsque leur activité diastolique, initialement différente de celles de jeunes rats, s'en rapprochent à la suite de l'exercice physique auquel ils sont soumis, l'activité diastolique revenant proche de la norme, les auteurs considèrent qu'il y a « récupération de fonction » due à l'exercice physique.

Pour l'attribution de fonctions écologiques à la tétrodotoxine (TTX) présentes dans différents organismes (Hanifin, 2010; Williams, 2010), chaque organisme étudié possédant de la TTX – quelle qu'en soit son origine systémique, autoproduction ou bioaccumulation – est considéré comme représentatif d'une catégorie d'êtres vivants « normaux » vivant au sein d'un écosystème donné, lui-même considéré comme « naturel ». Dans la mesure où les travaux cités concernent l'écologie évolutionnaire de la TTX, ceci signifie que chacun de ces écosystèmes constitue l'environnement évolutif dans lequel l'histoire évolutive de la TTX s'est déroulée. En ce sens, les écosystèmes dans lesquels les organismes étudiés se trouvent dans un état de référence à partir duquel est fondé l'état de référence de l'organisme étudié. En réalité, les poissons *fugu* qui accumulent la TTX par leur régime alimentaire sauvage, lorsqu'ils sont élevés, ne contiennent pas de TTX en quantité notable (Hanifin, 2010; Williams, 2010). Dans ce cas, les conditions d'élevage ne peuvent pas définir l'état de référence pour l'étude de la TTX chez ces poissons. Seuls les poissons pêchés dans leur habitat naturel peuvent être considérés comme étant représentatifs de l'état de référence. On a donc dans ce cas deux niveaux d'état de référence qui peuvent être définis, au niveau des organismes, et au niveau des écosystèmes. Cependant, concernant l'attribution de fonctions écologiques à la TTX, l'état de référence pertinent est celui défini au niveau des organismes, car c'est par rapport à chaque catégorie d'organismes que les différentes fonctions supposées de la TTX peuvent être attribuées. Par exemple, au sein d'un même écosystème, la TTX n'a pas nécessairement les mêmes fonctions

pour les poissons *fugu* qui l'accumulent par leur régime alimentaire, et pour les microorganismes qui la synthétisent. Dans ces études, les fonctions écologiques sont des fonctions organismales, et non écosystémiques, au sens où l'objet de la question normative « *How can it help?* » est l'organisme dans ses relations au sein de l'écosystème, et non l'écosystème lui-même, quand bien même il soit possible de définir un état de référence écosystémique. Le simple fait de pouvoir définir un état de référence ne suffit pas à légitimer la démarche d'attribution de fonction. Le choix de l'état de référence est une étape méthodologique, une fois posé l'objet d'étude, lui-même relevant d'une dualité explicative systémique et métasystème. Il en découle que, dans sa valeur normative, l'attribution de fonction est contextuelle, et dépend du point de vue choisi par l'investigateur. La TTX a une fonction offensive du point de vue du prédateur, et une fonction défensive du point de vue de la proie. Si tant est qu'il soit pertinent d'attribuer à la TTX une fonction écosystémique, du point de vue de l'écosystème, celle-ci n'est ni défensive, ni offensive.

3.c. L'analyse systémique

Dans la définition proposée de la fonction, l'attribution de fonction est fondée par l'analyse systémique qui permet, ou non, de conclure à un rôle causal d'une propriété d'un trait donné dans le maintien du système dans son état de référence. C'est ce qui, fondamentalement, assure l'invariance du concept de fonction et sa valeur explicative, malgré les bouleversements apparus dans la conception de l'origine métasystème des organismes vivants. En effet, l'analyse systémique, si elle requiert, dans les systèmes relevant de la dualité explicative précédemment définie, le postulat méthodologique d'un *telos*, est très largement insensible aux variations quant aux hypothèses métasystémiques. Le cas de la fonction cardiaque est un exemple de cette robustesse. En effet, la fonction du cœur – assurer la circulation du sang afin d'apporter les nutriments aux tissus en quantité adéquate – est fondamentalement invariante depuis son identification par Harvey au début du XVII^e siècle. La théorie de la fonction proposée permet de rendre compte de cette invariance. Certes, comme nous l'avons vu au chapitre 1, la fonction attribuée au cœur a

fondamentalement changé entre Fernel et Harvey, avec l'émergence du concept de mouvement circulaire du sang assuré par la pompe cardiaque. Mais, d'une part, ce changement dans le paradigme de fonction cardiaque est historiquement et conceptuellement indépendant de tout changement paradigmatique dans les conceptions métasystémiques de l'origine des êtres vivants et, d'autre part, le concept de fonction au sein duquel s'effectue de changement paradigmatique reste lui-même invariant. Dans tous les cas, l'attribution de fonction relève de l'identification de relation causale entre le cœur et le maintien de l'organisme dans son état normal ou, comme le dit Fernel, « physiologique », défini comme l'état de référence. Par une série de relations causales interconnectées et souvent hiérarchisées, l'étude systémique permet d'attribuer tout un ensemble de fonctions aux propriétés de différents traits du système vasculaire, ceux-ci pouvant être des caractéristiques morphologiques (l'épaisseur des vaisseaux, le volume des cavités cardiaques) ou des processus dynamiques (le débit sanguin, le potentiel d'action des cardiomyocytes). Ce qui change entre Fernel et Harvey, c'est l'action que l'on attribue au cœur à la suite de l'analyse systémique de l'organisme. Ce que décrit Fernel est un modèle d'action du cœur dans l'organisme qui permet de rendre cohérent l'ensemble des traits caractéristiques de l'organisation de l'appareil cardiocirculatoire en lien avec une vision globale de l'organisme. Harvey montre l'incapacité de ce modèle à rendre compte de la réalité observable, et y substitue un autre modèle dans lequel l'action du cœur est différente, et, en conséquence, sa contribution causale au maintien de l'organisme dans son état de référence. Ceci entraîne une révision fondamentale des fonctions attribuées aux différents traits du système. Par exemple, pour l'épaisseur des veines et des artères, ces traits sont identiques chez Fernel et Harvey, mais les propriétés qui leur sont attribuées changent – être plus ou moins perméables aux esprits subtils chez Fernel, être plus ou moins résistantes à la pression sanguine chez Harvey – et du même coup leur fonctions, subordonnées aux fonctions attribuées au cœur et aux vaisseaux. Fondamentalement, ce paradigme de fonctions cardiovasculaires reste invariant entre Harvey et Noble, lorsque celui-ci discute de la fonction de la durée du potentiel d'action cardiaque (Noble, 1979). Comparé au potentiel d'action nerveux, ce processus de

dépolarisation membranaire a des propriétés particulières, notamment une durée minimale relativement importante. Le potentiel d'action entraînant la contraction du cœur, cette durée minimale empêche la téτανisation du muscle cardiaque et les effets délétères qui s'ensuivraient. Une fonction est alors attribuée au potentiel d'action cardiaque, celle d'engendrer la contraction ventriculaire rythmique, et une fonction à sa durée minimale, celle d'empêcher la téτανisation cardiaque. Ceci équivaut à construire, sur la base de l'identification de relations causales entre les propriétés électrophysiologiques des myocytes cardiaques interconnectés et le maintien de l'organisme dans son état de référence, une concaténation de relations causales, une fonction pouvant être attribuée à chacune d'entre elles.

C'est donc l'identification d'une contribution causale d'une propriété d'un trait du système qui fonde l'acquisition de fonction. C'est le critère discriminant permettant de conclure soit à l'attribution de fonction, soit à la non-attribution de fonction. Ainsi, dans le cas des gastrolithes, c'est l'incompatibilité des propriétés des pierres d'estomac trouvées chez les dinosaures sauropodes avec une action efficace de meule gastrique qui permet aux auteurs de conclure que ces gastrolithes n'ont pas, chez ces dinosaures, de fonction de meule gastrique.

3.d. L'hypothèse métasystémique

Dans les études des fonctions cardiovasculaires que nous avons étudiées au chapitre 1, la valeur explicative étiologique est faible, voire nulle. Certes, William Harvey indique que le cœur est fait pour pomper le sang, mais ni dans les motivations de son travail, ni dans les conclusions qu'il en tire, il n'y a de référence à une quelconque théorie sur l'origine du cœur explicable par sa fonction. Les auteurs contemporains considèrent certainement que l'existence du cœur s'expliquent par des mécanismes sélectifs, mais les travaux que nous avons étudiés au chapitre 1 sont indépendants des hypothèses sur les origines évolutives des systèmes cardiovasculaires. Dans d'autres cas étudiés, au contraire, l'étude des fonctions hypothétiques d'un trait est entreprise dans le but de fournir une explication à l'origine métasystémique de ce trait. Ainsi, dans l'article analysé

au chapitre 1 relatif à la fonction possible des gastrolithes de certains dinosaures fossiles, ce qui a motivé la recherche de fonction est la volonté de fournir une explication à la présence de ces pierres d'estomac. La valeur explicative étiologique métasystémique est donc ici centrale. Cependant, le cœur du travail de recherche dont il est rendu compte dans cet article est une analyse systémique dont dépend la légitimité de l'attribution de fonction. Pour ce travail, les fossiles trouvés sont considérés initialement comme étant représentatifs de l'état de référence, ou de la norme d'existence, des Dinosaures sauropodes. Une fois légitimé cet état de référence (par exclusion, notamment, de la présence artéfactuelle de ces pierres), la question de savoir si les pierres localisées dans l'estomac de ces dinosaures avaient une fonction est résolue par une analyse des propriétés de ces pierres, comparées à celles des gastrolithes des autruches, pour lesquelles la fonction de meule gastrique des gastrolithes est établie. C'est donc par une analyse systémique que l'hypothèse d'un rôle causal particulier, celui de meule gastrique, est mis à l'épreuve pour attribuer, ou non, une fonction aux gastrolithes fossiles. La mise en évidence de ce rôle causal est le critère d'attribution de fonction. Comment cette fonction s'articule-t-elle avec une explication étiologique métasystémique ? Dans le raisonnement des auteurs, l'attribution de fonction, une fois légitimée par l'analyse systémique, permet de formuler une hypothèse étiologique métasystémique, dont la structure n'est d'ailleurs pas explicitement formulée. Ayant conclu à l'absence de fonction de meule gastrique, les auteurs envisagent plusieurs hypothèses alternatives à la présence des gastrolithes. La première est l'hypothèse d'une autre fonction, celle de source d'éléments minéraux nutritivement importants, qui expliquerait une ingestion « intentionnelle ». Une autre hypothèse est une ingestion accidentelle. Dans ce cas, les pierres d'estomac n'ont aucune fonction, et l'explication de leur présence ne requiert aucune explication de nature métasystémique, à la différence d'une ingestion « intentionnelle ». Il en est de même pour la dernière hypothèse, le comportement pathologique. Ainsi, ce qui justifie la recherche d'une fonction aux gastrolithes, c'est la nécessité de trouver une explication à la présence des gastrolithes si celle-ci résulte d'une ingestion « intentionnelle », et donc une explication à cette « intentionnalité ». Autrement dit, c'est la nécessité de fournir une

explication étiologique métasystémique qui justifie la recherche d'une fonction dont la légitimité est systémique. Le point de départ de l'investigation de fonction est le point B. de la définition proposée :

- B. par hypothèse, si l'explication systémique de la production ou de la présence du trait T (la présence de gastrolithes) par les propriétés fonctionnelles du système S est causalement incomplète, la propriété P (la fonction) du trait T a un rôle causal métasystémique dans l'existence de S, et donc de T.

À partir de là, l'attribution d'une fonction aux gastrolithes permet d'expliquer une ingestion « intentionnelle ». À défaut de trouver une fonction, les autres hypothèses explicatives à la présence du trait T (les gastrolithes) sont systémiques et complètes – accidentelles ou pathologiques. Dans ce dernier cas, ce qui est remis en cause par rapport à l'hypothèse initiale, c'est que les fossiles observés soient représentatifs de l'état de référence des Dinosaures sauropodes. Ainsi, l'hypothèse de départ de ce travail sur les gastrolithes fossiles, ainsi que les hypothèses alternatives émises par ces auteurs, peuvent être analysées à partir de la définition proposée, et sont centrées sur l'énoncé B. de la définition proposée. Dans l'article en question, l'hypothèse étiologique n'est pas explicitement formulée, bien que l'on puisse postuler qu'il s'agisse d'une hypothèse évolutionniste dans laquelle la fonction de meule gastrique a conféré un avantage adaptatif aux individus ingérant des gastrolithes.

On trouve un type de raisonnement similaire, mais formulé de manière plus explicite, dans le cas de l'attribution des diverses fonctions écologiques à la TTX, dans les organismes qui les synthétisent ou les accumulent. Ainsi, dans le cas de l'accumulation de TTX par des animaux marins (Williams, 2010), quelle que soit l'origine systémique de la TTX, le fait (1) que la TTX soit présente et (2) que cette présence ait un coût physiologique, permet à l'auteur de postuler un avantage physiologique à la présence de la TTX de telle sorte que le bénéfice excède le coût :

« Regardless of the origin, whether endogenous, via dietary bioaccumulation, or via symbionts, TTX is assumed to benefit accumulators in many cases. There can be physiological costs associated with TTX resistance, and the cost of maintaining TTX-producing bacteria may be significant, as it is in other mutualistic relationships. Thus, the benefit of accumulating vast amounts of TTX must exceed that of excreting or destroying it. » (p. 384)

Pour Williams, c'est ce postulat de bénéfice qui amène à rechercher une ou plusieurs fonctions à la TTX, la fonction procurant alors un avantage adaptatif aux individus capables d'accumuler la TTX. La validation empirique passe alors par la mise en évidence du fait que la présence de la TTX augmente la probabilité de survie par rapport aux individus n'en possédant pas :

« Although an antipredator function of TTX is strongly suggested for many taxa, not one study demonstrates unequivocally that survival probability varies according to TTX content. » (p.389)

La théorie de la fonction que nous proposons permet de rendre compte du type d'argumentation développée par Williams, qui relie rôle causal systémique et hypothèse étiologique métasystémique. Dans le cas d'une fonction anti-prédation, cette fonction – par des mécanismes putatifs qui ne sont pas élucidés – contribue causalement au maintien du système dans son état de référence – sa capacité de survie face aux prédateurs – ; interprétée en termes d'avantage adaptatif sélectif (la survie différentielle), cette fonction peut alors être incorporée dans une hypothèse étiologique métasystémique de type darwinien. La validation empirique qui permet de fonder le lien causal entre fonction et origine évolutive est la valeur adaptative présente de la TTX dans la défense face aux prédateurs, qui correspond à la l'énoncé A. (2) de la définition proposée :

(2) La propriété P du trait T a un rôle causal systémique dans le maintien de S dans l'état de référence S_R .

Dans ce cas, ce n'est pas l'élucidation des mécanismes par lesquels la TTX permet de se défendre face aux prédateurs qui est le point fondamental, mais la mise en évidence de la

conséquence de ces mécanismes sur le maintien du système dans son état de référence. En d'autres termes, c'est plus la réponse à la question « en quoi ça aide ? » qu'à la question « comment ça marche ? » qui prime. Mais l'énoncé A.(2) est inclusif des réponses à ces deux questions, du fait de la valeur normative de la fonction liée à la définition d'un état de référence. Dans le cas des fonctions écologiques de la TTX, si l'on veut inclure ces fonctions dans un énoncé étiologique métasystémique, c'est la validation empirique de la réponse à la question « en quoi ça aide ? » qui est primordiale.

Les liens parfois complexes qui relient rôle causal systémique de la fonction et hypothèse étiologique métasystémique sont illustrés par l'exemple de la fonction de la protéine CFTR. Comme nous l'avons vu précédemment, une fonction peut être attribuée à cette protéine à différents niveaux d'intégration (moléculaire, cellulaire, tissulaire...) qui sont hiérarchiquement emboîtés par rapport à un état de référence défini, de manière implicite ou explicite, au niveau de l'organisme. Dans un individu « normal »¹⁰³, la protéine CFRT « normale » contribue, par ses priorités de canal ionique, à l'homéostasie ionique et hydrique de différents épithéliums. Dans le cas des mutations associées à la mucoviscidose, la protéine « anormale » est dite « dysfonctionnelle » car elle ne contribue pas au maintien de l'organisme dans son état de référence. Toutefois, la fréquence élevée de ces mutations dans la population humaine amène à postuler que la protéine « anormale », liée à une mutation du gène *cfrt*, contribue, ou a contribué dans le passé évolutif de ces populations, à une valeur adaptative positive des individus porteurs de ce type de mutation sur un des deux allèles du gène. Peut-on alors parler de « fonction » pour la forme mutée de la protéine ? En l'état, si « fonction » il y a, elle est pour le moment inconnue, dans la mesure où le lien causal entre les propriétés moléculaires de la forme mutée de la protéine et l'état du système est inconnu, bien que

¹⁰³ Nous n'entrons pas ici dans la discussion de ce qui définit le « normal » et le « pathologique » en médecine. Nous nous bornons ici à constater un usage des biologistes dans une investigation qui n'est d'ailleurs pas médicale mais physiologique.

plusieurs hypothèses aient été formulées. On est donc dans un cas où la mise en évidence, par la génétique des populations, d'une *fitness* passée d'un trait est effective, alors que la fonction éventuelle associée à ce trait, et capable d'expliquer cette *fitness*, est inconnue. Admettons, comme l'hypothèse en a été faite, que cette *fitness* soit due à la résistance différentielle à une maladie donnée (par exemple le choléra). Dans ce cas, il sera possible, une fois que l'effet de l'expression de la forme mutée sur la résistance à cette maladie aura été mis en évidence, d'attribuer à cette forme mutée de la protéine une fonction donnée, celle de conférer une résistance à la maladie. Cette fonction pourra être décomposée en une série de fonctions définies à différents niveaux d'organisation causalement reliées (par exemple, la protéine mutée a comme fonction moléculaire d'être insensible à la toxine produite par la bactérie responsable du choléra, ce qui lui confère, au niveau du système digestif, la fonction de limiter les pertes hydriques, ce qui confère, au niveau de l'organisme, la fonction de limiter la déshydratation, ce qui joue un rôle causal dans le maintien de l'organisme dans son état de référence, la déshydratation étant la cause de la mort). L'état de référence est alors défini de manière différente dans le cas de la protéine « normale » et dans le cas de la protéine « mutée », ce qui signifie, comme nous l'avons dit précédemment, que l'attribution de fonction est contextuelle. Une fois que l'on a établi, à partir de la définition d'états de référence distincts, des fonctions distinctes aux formes « normales » et « anormales » de la protéine CFRT, il est possible d'inclure ces fonctions, au sens de rôle causal systémique, dans une hypothèse étiologique métagénétique qui, compte tenu de la prévalence de la maladie, et de la probabilité différentielle de survie conférée par l'expression de la forme normale et mutée chez les hétérozygotes et les homozygotes, permet d'expliquer la prévalence de l'allèle *cftr* muté dans la population. La fonction, en tant que rôle causal systémique de différentes isoformes d'une protéine, permet d'établir une relation causale entre les propriétés systémiques d'un organisme et la prévalence respective des allèles codant pour ces isoformes dans une population de ces organismes. Cette relation causale s'établit essentiellement dans le lien qui est fait entre fonction et *fitness*, la *fitness* étant, en quelque sorte, expliquée par la fonction. Dans cette démarche, c'est la mise en

évidence de la *fitness* liée à la forme mutée qui amène à postuler une fonction, non pas parce que *fitness* et fonction sont équivalents, mais parce que la fonction est la cause supposée de la *fitness*. Constatant l'effet, il est alors rationnel de postuler et de rechercher la cause. Dans le cadre du paradigme évolutionniste darwinien, la fonction est interprétée en termes de valeur adaptative sélective, ce qui explique l'importance que le concept de fonction a pris en biologie de l'évolution. Mais l'histoire évolutive d'un trait et sa contribution aux propriétés systémiques d'une entité biologique ne sont ni équivalentes, ni réductibles l'une à l'autre.

4. Stabilité et plasticité de la définition

À partir du constat de la rémanence de l'usage du terme de fonction et d'une relative invariance conceptuelle en physiologie, l'objectif fixé à la définition de la fonction proposée dans ce travail est de cerner le cœur conceptuellement stable de la notion de fonction au-delà des fluctuations historiques observables depuis l'émergence de la physiologie moderne et de la variabilité de sa signification heuristique liée à la diffusion du mot et du concept dans les différents champs de la biologie moderne dans lesquelles la physiologie s'est plus ou moins diluée. Pour répondre à cet objectif, la définition formelle proposée comporte une suite d'énoncés qui ont pour objet, non pas d'exposer un ensemble de prémisses à partir desquelles se déduit logiquement la valeur explicative de la fonction, mais d'explicitier chaque élément épistémologiquement pertinent qui, pris dans un ensemble épistémologiquement organisé, soit cohérent d'un point de vue philosophique, pertinent d'un point de vue biologique, et conceptuellement stable d'un point de vue diachronique et synchronique. Les études de cas auxquels la définition a été appliquée dans la section précédente montrent que cette définition peut s'appliquer de manière cohérente à de larges domaines disciplinaires de la biologie, certes centrés sur la physiologie classique, mais incluant la biologie moléculaire et cellulaire, la biologie des écosystèmes, et s'ouvrant vers la biologie de l'évolution.

Dans le cas de la physiologie classique, illustrée par la fonction cardiovasculaire, la définition proposée rend compte de la stabilité temporelle du concept de fonction à travers ses usages pré- et postdarwinien. Ce n'est pas que la révolution darwinienne en soit exclue – et nous avons souligné l'importance du paradigme darwinien étendu dans la légitimation du *telos* –, mais l'énoncé de la valeur explicative étiologique métasystémique permet d'assurer la stabilité de la cohérence épistémologique du concept de fonction en physiologie, tout en permettant d'intégrer la théorie de l'évolution comme cadre paradigmatique d'énoncés d'hypothèses métasystémiques. Bien que le cœur de la définition soit défini d'un point de vue physiologique, donc systémique, une signification explicative métasystémique est intégrée dans la définition. Dans ces conditions, la stabilité historique de la définition de la fonction est possible à la condition d'y introduire un énoncé métasystémique suffisamment souple permettant d'intégrer la théorie métasystémique darwinienne sans pour autant qu'elle en soit un prérequis.

Si l'on tient à conserver la stabilité conceptuelle diachronique de la fonction, l'indépendance épistémologique vis-à-vis de la théorie de l'évolution est également requise dans la démarcation à assurer entre les systèmes dans lesquels on attribue des fonctions (systèmes-fonctions) et ceux dans lesquels on n'en attribue pas, qu'il convient de ne pas confondre avec les critères d'attribution de fonction, qui permettent de distinguer, au sein d'un système-fonction, l'attribution de la non-attribution de fonction à un trait donné. Si ces critères d'attribution de fonction peuvent se fonder uniquement sur l'identification de propriétés systémiques, c'est la dualité explicative systémique et métasystémique qui constitue l'élément d'identification des systèmes-fonctions. Si, dans la biologie actuelle, l'explication métasystémique relève de la théorie de l'évolution, la stabilité pré- et postdarwinienne de la définition nécessite un fondement épistémologique de cette dualité explicative indépendant du paradigme évolutif darwinien, qui est assuré par la notion d'incomplétude explicative systémique. Le « telos » apparent des systèmes-fonctions, dont nous avons vu la valeur heuristique régulatrice, est défini de manière minimaliste, par le postulat de l'existence d'un état de référence. Cette définition volontairement limitée à deux avantages. D'une

part, elle n'est pas épistémologiquement dépendante de la théorie de l'évolution et de la naturalisation du *telos*. D'autre part, elle permet de rendre compte d'un usage plus ou moins « dilué » du concept de fonction, allant jusqu'à un usage purement métaphorique, où seule la notion d'état de référence est retenue, sans la condition de dualité explicative – situation dont la « fonction » de la pluie est l'illustration¹⁰⁴. Cependant, ceci laisse ouverte la question de la légitimation de l'état de référence. Comme nous l'avons vu, la légitimation de l'état de référence n'est pas nécessaire à sa valeur heuristique. Néanmoins, dans la physiologie actuelle, cet état de référence peut être légitimé, notamment du fait de la naturalisation du *telos* qui caractérise le monde post-darwinien. Si l'on veut rendre compte de la notion de fonction dans ce monde-ci, la définition proposée doit donc être complétée. Ceci est l'objet du chapitre suivant. En effet, cette question mérite un développement spécifique, et, de notre point de vue, ne fait pas partie du cœur conceptuel de la notion de fonction. Pour ces raisons, nous avons opté pour une approche modulaire de la définition de la notion de fonction, la légitimation de l'état de référence étant un module qui peut s'adjoindre au cœur conceptuel de la fonction.

Les exemples d'attribution de fonction aux gastrolithes et à la TTX, voire aux formes mutées de la protéine CFTR, montrent que, dans une perspective évolutive, la notion de fonction n'a pas le même rôle épistémologique qu'elle a pour un physiologiste. En effet, pour un biologiste de l'évolution, attribuer une fonction aux propriétés d'un trait est une manière de produire une explication de l'origine métasystémique de ce trait. Pour autant, il ne s'agit pas d'un concept de fonction différent de celui du physiologiste, mais d'un point de vue différent porté sur ce concept. En effet, dans les deux cas, l'attribution de fonction repose sur la mise en évidence d'un rôle causal systémique des propriétés d'un trait sur l'existence du système dans un état donné. Mais, alors que,

¹⁰⁴ Cette notion d'état de référence pourrait également permettre de faire un pont entre la notion de fonction biologique et de fonction artéfactuelle, y compris dans les cas-limites de fonction biologiques d'animaux domestiques. Ce point est brièvement abordé en conclusion.

pour le physiologiste, ce travail est le but même de son investigation, pour un biologiste de l'évolution, c'est un moyen de produire une explication de l'origine métasystémique de ce trait. Ce faisant, il peut produire une hypothèse sur l'existence d'une fonction, qu'il convient de déterminer. Pour autant, le travail du biologiste de l'évolution ne produit pas une légitimation du concept de fonction. Le postulat de l'existence d'une fonction putative repose sur l'hypothèse de *fitness*, qui elle-même repose sur le constat de l'existence du trait étudié. C'est en réalité le constat de l'existence d'une conséquence – l'existence d'un trait – qui amène à postuler une cause à cette conséquence. Or, dans la théorie actuelle de l'évolution, cette hypothèse causale repose, fondamentalement, sur la notion de *fitness*, ou valeur adaptative. Celle-ci peut être postulée, ou mise en évidence, par exemple par l'étude de la fréquence du trait dans la population, comme c'est le cas pour l'occurrence de la forme mutée de la protéine CFTR. Une fois l'hypothèse de *fitness* pausée, l'hypothèse de l'existence d'une fonction – au sens de rôle causal – est posée comme cause de la *fitness*, ou rôle causal de second ordre de l'existence du trait. Le postulat de cette chaîne causale est légitime à l'intérieur du paradigme darwinien, mais le lien causal entre fonction et *fitness*, et, surtout, entre *fitness* et existence d'un trait, n'a de sens que lorsqu'il est formulé dans le nexus explicatif complexe que constitue la théorie de l'évolution – ne serait-ce que la prise en compte de la profondeur historique du processus itératif, génération après génération, de variation-sélection qui aboutit à une « descendance avec modification », et sans lequel l'explication sélective de l'origine d'un trait n'a aucune valeur. À partir du moment où on utilise la définition de la fonction que nous proposons selon cette perspective, en prenant comme « porte d'entrée » l'énoncé relatif à la valeur explicative métasystémique, cette définition rend compte de l'usage du concept de fonction en biologie de l'évolution, y compris de sa contribution à la production d'une explication de type évolutionniste, bien que la définition proposée n'inclue pas de référence au paradigme explicatif darwinien. Il ne s'agit pas de nier la valeur explicative métasystémique de ce paradigme, et il est possible, à partir de la définition proposée, de produire une variante de cette définition qui fasse référence à la théorie

darwinienne de l'évolution. La question de la relation entre la notion de fonction et la valeur explicative de la théorie de l'évolution est abordée plus en détail dans le chapitre suivant.

À l'opposé des usages du concept de fonction dans une perspective évolutive, où la dimension normative de la fonction (« en quoi ça aide ? ») est centrale dans la production d'hypothèses explicatives étiologiques, il existe des usages du terme de fonction pour lesquels cette dimension est réduite – en tout cas non explicite – dont la fonction moléculaire de la protéine CFTR est un exemple. Ce qui est entendu par le terme « fonction » peut être traduit par « propriétés fonctionnelles », qui font que la molécule « fonctionne ». Le nom « fonction » a une signification équivalente à l'adjectif « fonctionnel » et au verbe « fonctionner », termes auxquels n'est associée aucune dimension explicative métaphysique. Un article récent, consacré aux conséquences fonctionnelles de modifications moléculaires de la protéine CFTR, permet de l'illustrer (Infield et al., 2016). L'objectif des auteurs est de mieux comprendre les rôles de la boucle extracellulaire 1 (ECL1, une partie de la molécule) dans la « fonction » du CFTR (« *To better understand the roles of ECL1 in CFTR function* »). En effet, ce canal « fonctionne » comme un canal (« *CFTR is the only member of the ATP-binding cassette (ABC) transporter superfamily known to function as a channel* »). Le fait qu'il fonctionne comme un canal nécessite le positionnement de certains éléments « fonctionnels » (« *stable channel opening requires correct positioning of functional elements structurally influenced by ECL1* »). Dans ce type de travaux, l'attribution de fonction est équivalente à l'attribution de propriétés fonctionnelles à certaines molécules, ou certaines particularités structurales de ces molécules, et le cas cité ici n'est qu'un exemple d'une abondante littérature scientifique consacrée à l'étude des relations structure-fonction au niveau moléculaire, que nous n'abordons que de manière marginale dans ce travail, car il concerne un champ disciplinaire de la biologie éloignée du cœur de la physiologie, quoique couvert par son « ombrelle ». Dans la triade sémantique classiquement associée au terme de fonction – « comment ça marche ? » ; « en quoi ça aide ? » ; « pourquoi est-ce là ? » –, c'est le premier élément qui est prépondérant. Toutefois, la dimension normative, bien qu'elle puisse n'être qu'implicite ou allusive – par exemple, le positionnement « correct »

d'éléments structuraux –, est néanmoins présente, et le fait, pour une entité porteuse de fonction, de fonctionner « correctement » ou « normalement », peut être rendu par la définition proposée de la fonction en en retenant les deux éléments essentiels qui sont l'existence d'un état de référence et l'établissement d'un rôle causal, souvent défini localement (par exemple, le rôle d'une boucle de la protéine dans ses propriétés de canal ionique) mais en relation, *in fine*, avec l'existence d'un organisme dans un état « normal ».

La définition formelle de la fonction que nous proposons doit donc être comprise comme un ensemble d'énoncés permettant de définir un cœur conceptuel suffisamment étendu pour aborder les différentes acceptions du terme de « fonction » en biologie, sans pour autant les inclure toutes dans leur développement. Cela suppose d'accorder, selon les cas, une importance plus ou moins grande aux différents énoncés qui constituent cette définition, notamment celui relatif à la valeur explicative étiologique métasystémique associée à la fonction. Cela suppose également de compléter cette définition fondamentale par des modules additionnels à même de compléter cette définition, pour rendre de compte de certains développements du concept de fonction, conséquences soit de changement dans le temps du *nexus* explicatif global des processus biologiques dans lequel le concept de fonction est compris, soit de l'élargissement des champs disciplinaires de la biologie et de diffusion du concept de fonction associé à des usages multiples. Les deux points principaux qui viennent en complément du cœur de cette définition sont d'une part le fondement de la valeur normative de la fonction, et ce qui distingue la fonction de la dysfonction, et d'autre part le lien entre la valeur explicative étiologique de la fonction et les explications étiologiques métasystémiques produites par la théorie darwinienne de l'évolution. Ces points font l'objet du chapitre suivant, dont l'essentiel du contenu a été publié dans un article de *Biological Theory* (Roux, 2018).

Chapitre 5. Normalité, téléologie, étiologie

1. L'état de référence : téléologie et normalité

1.a. L'apparence du *telos*

Comme nous l'avons vu précédemment, la définition de la fonction que nous proposons est centrée sur l'identification de propriétés causales systémiques d'un trait au sein d'un système relevant d'une double causalité systémique et métasystème, pour lequel l'investigateur définit un état de référence à partir duquel s'effectue l'analyse fonctionnelle du système. Elle s'appuie, comme nous l'avons dit au chapitre 4, sur deux conditions, qui sont :

- I. que l'existence du système relève de la dualité causale systémique et métasystème ;
- II. que l'on définisse, pour ce système, un état de référence.

La première condition relève des caractéristiques propres du système étudié. Elle distingue, par exemple, parmi les systèmes thermodynamiquement stables, le cycle de l'eau de la circulation sanguine, seule la seconde relevant de la dualité causale. C'est à cette première condition qu'est rattachée la notion de *telos*, du fait de l'incomplétude explicative de la causalité systémique, point qui a été développé dans le chapitre 3. Si la définition proposée ne fait pas mention explicite du *telos*, cette notion est néanmoins implicitement présente, par l'énoncé des conditions épistémologiques – l'incomplétude explicative systémique – qui fondent ce que Kant a appelé le jugement téléologique.

Toutefois, le constat de l'incomplétude explicative systémique, s'il légitime le jugement téléologique, ne fournit pas une notion méthodologiquement opérationnelle pour l'étude des fonctions. C'est pour cette raison que l'investigation des fonctions au sein d'un système relevant d'une dualité explicative requiert au préalable le choix d'un état particulier du système qui sert de référence pour l'investigation des relations causales au sein du système et l'attribution de fonctions à ces propriétés. Par rapport aux différents états possibles du système, définir un état de référence est une nécessité méthodologique qui découle d'une exigence épistémologique, le postulat de

« l'harmonie préétablie » dont parle Claude Bernard (Bernard, 1988). Le choix de cet état de référence s'effectue, le plus souvent, par le choix de conditions expérimentales qui délimitent l'état de référence du système. Ce faisant, le biologiste détermine la normalité du système étudié : ce qui se passe au sein du système lorsque celui-ci est dans son état de référence correspond à la normativité fonctionnelle du système. Celle-ci est donc la conséquence d'un choix méthodologique de l'investigateur, mais ce qui justifie, épistémologiquement, de faire un tel choix, est l'incomplétude explicative systémique. En effet, du fait de cette incomplétude, les seules propriétés systémiques sous-déterminent l'état du système. Cela signifie que les propriétés systémiques ne suffisent pas à définir sa normativité. Si c'était le cas, d'ailleurs, la notion de dysfonctionnement n'aurait pas de sens puisque, comme l'a noté Canguilhem, le dysfonctionnement est dans la plupart des cas un état fonctionnel différent de celui supposé « normal » (Canguilhem, 1966). La raison pour laquelle le comportement du système ne suffit pas à définir sa normativité (d'où le recours à l'intuition du *telos*) est que l'explication de ce comportement n'est pas réductible aux mécanismes causaux systémiques, en raison de l'incomplétude de la causalité prochaine comme cause de l'existence du système. La complétude explicative de la normativité du système – qui correspond à son état de référence – nécessite par conséquent de faire appel à la causalité ultime qui détermine, en association avec la causalité prochaine, les conditions d'interprétation de l'état de référence comme n'étant que la conséquence de mécanismes causaux – question qui est abordée ultérieurement. Comme le disait Carl Hempel, un système biologique « *présente l'apparence d'une cause finale déterminant le comportement du système* » (Hempel, 1965)(p. 368).

La notion d'état de référence – qui définit les normes fonctionnelles du système étudié – et l'apparente téléologie des systèmes biologiques – conséquence de la dualité causale – sont donc épistémologiquement liées. Dans son choix méthodologique de l'état de référence, le biologiste tente de donner un contenu méthodologiquement opérationnel à la normativité propre du système étudiée, elle-même conçue comme la conséquence de mécanismes causaux au-delà de la seule causalité systémique. Mais, étant donné que l'identification de la fonction consiste précisément dans

l'explication et l'interprétation de ces ensembles de causes, le processus d'attribution de la fonction se déroule dans une situation d'incomplétude causale, et il y a donc nécessité de postuler un état de référence avant l'identification de la fonction, état conçu comme la conséquence de processus causals systémique et métasystémiques, même si ceux-ci ne sont pas identifiés.

Il est important de rappeler ici la distinction, discutée au chapitre 3, entre le *telos* comme principe causal ou comme référence à une causalité intentionnelle de nature supranaturelle, qui est la téléologie dans son sens causal, de l'apparence du *telos* ou *telos* apparent, que l'on peut appeler téléonomie au sens que lui donne Colin Pittendrigh, qui n'a pas de valeur causale (Pittendrigh, 1958)¹⁰⁵. Ce qui est attaché au concept de fonction est l'apparence du *telos*, que l'on pourrait appeler le « jugement téléonomique », en paraphrasant la formulation de Kant, sans pour autant associer à ce postulat l'idée d'un principe causal naturel – point de vue d'Aristote et, pour la philosophie actuelle, celui défendue par Thomas Nagel – ou d'une intentionnalité causale supranaturelle – position kantienne. C'est en ce sens qu'il faut comprendre l'affirmation de Goblots que si les physiologistes ne font pas de la « téléologie », ou ne sont pas « finalistes », ils ne sont pas physiologistes. C'est en ce sens qu'il faut comprendre la place de cette apparence de *telos* dans la théorie de la fonction que nous proposons. Dans cette théorie de la fonction – et c'est une considération valable, au-delà de la fonction biologique, pour les sciences de la vie en général –, la référence au *telos* est l'affirmation de l'indispensabilité épistémologique du postulat téléonomique auquel n'est rattachée aucune valeur explicative propre, quand bien même ce postulat pourrait être naturalisé. En effet, sa valeur est heuristique mais non explicative. La téléonomie est, en ce sens, un *explanandum*, et non un *explanans*. C'est pour cette raison qu'il n'est pas nécessaire de définir la

¹⁰⁵ Mayr a repris de Pittendrigh le terme « téléonomie » mais en lui donnant un sens plus restreint de système dont le fonctionnement est défini par un programme. Nous reprenons le terme dans son acception initiale.

fonction par référence à une théorie qui, comme la sélection naturelle, permet de naturaliser ce postulat téléonomique.

En choisissant des conditions particulières qui définissent l'état de référence du système étudié, le physiologiste concrétise ce postulat téléonomique sous forme de « normes fonctionnelles ». Ce faisant, le biologiste donne un contenu au concept de normes, lui-même rationnellement fondé sur le postulat téléonomique, lui-même légitimé par l'incomplétude explicative systémique. Mais, comme l'a souligné Canguilhem, le biologiste ne définit pas objectivement quelles conditions sont normales. Les exemples étudiés d'attribution de fonction montrent que le choix de ces conditions est très largement contextuel, et peut, à postériori, se révéler erroné. Par exemple, dans le cas de la toxine TTX des poissons *fugu*, l'élevage de ces poissons hors de leur milieu naturel ne peut plus être considéré comme une situation valide pour définir l'état de référence de ces poissons relativement à la présence de la TTX à partir du moment où l'on s'est rendu compte qu'ils ne synthétisaient pas la toxine mais accumulaient celle produite par des microorganismes présents dans leur milieu naturel, mais absents des conditions d'élevage. Pour ce qui est de la fonction cardiaque, la normalité définie à partir de jeunes rongeurs issus de lignées sélectionnées, élevés et nourris en conditions standardisées, ne peut être rattachée que de manière très indirecte à une normalité « naturelle ». Néanmoins, malgré le fait indéniable que le choix des conditions qui définissent l'état de référence est déterminé dans un contexte scientifique donné, qui n'est lui-même pas indépendant du contexte sociétal dans lequel cette activité scientifique est pratiquée, il n'en demeure pas moins l'idée que cet état de référence et sa capacité à produire des normes est déterminé par des « lois naturelles » causalement indépendantes du contexte dans lequel cet état de référence est choisi. En d'autres termes, cet état de référence, pour autant qu'il soit choisi de manière pertinente, est la conséquence de processus causaux naturels qui contraignent le système à exister et à fonctionner d'une certaine manière, parmi une multitude d'états possibles du système.

1.b. Les normes fonctionnelles : la notion d'adéquation

Comme nous l'avons indiqué précédemment, un concept fondamental en matière d'attribution de fonction est la notion d'adéquation, définie par rapport à l'état de référence. L'importance de la notion d'adéquation, ou de comportement approprié, en biologie analytique a été soulignée il y a plus d'un demi-siècle par Sommerhoff. La notion d'adéquation est conceptuellement liée à celle d'adaptation, mais est cependant différente. L'adéquation peut être définie par le fait que, dans diverses circonstances, le comportement fonctionnel d'un trait est tel qu'il assure l'existence d'un état souhaité du système – l'état de référence. La notion d'adéquation implique (1) qu'un objectif apparent peut être attribué au système et (2) que les capacités fonctionnelles doivent se situer dans une plage donnée pour assurer la réalisation de l'objectif. Le premier point correspond au postulat téléonomique. Le deuxième point est un critère majeur pour l'attribution d'une fonction donnée, comme l'illustre la fonction cardiaque mise en évidence par William Harvey. Selon lui, la fonction du cœur implique certaines capacités quantitatives afin de réaliser la fonction « normale » du cœur, c'est-à-dire de fournir un débit sanguin en adéquation avec la demande de l'organisme. Cette affirmation, nous l'avons vu, reste fondamentalement pertinente sur le plan scientifique. S'y ajoutent d'autres notions quantitatives concernant l'adéquation de l'activité de la pompe cardiaque à la demande de l'organisme en termes d'ajustement du débit cardiaque aux modifications de la demande en oxygène et en énergie dans les conditions physiologiques (par exemple, l'exercice physique) comme l'illustre la citation suivante (Reece et al., 2011) :

« This coordination of regulatory mechanisms maintains adequate blood flow as the body's demands on the circulatory system change. During heavy exercise, for example, the arterioles in working muscles dilate, causing a greater flow of oxygen-rich blood to the muscles. By itself, this increased flow to the muscles would cause a drop in blood pressure (and therefore blood flow) in the body as a whole. However, cardiac output increases at the same time, maintaining blood pressure and supporting the necessary increase in blood flow » (p. 907).

La notion d'adéquation est également essentielle dans l'identification du dysfonctionnement et la distinction entre fonction et dysfonction. La dysfonction est associée au fait que les capacités du trait dysfonctionnel sont inadéquates, ce qui signifie que l'étendue des capacités fonctionnelles du trait dysfonctionnel est différente de la fonction « normale ». L'article intitulé « *Exercise training reverses age-induced diastolic dysfunction and restores coronary microvascular function* », déjà analysé précédemment¹⁰⁶, illustre cette notion de dysfonction, d'inadéquation et d'étendue modifiée de la capacité fonctionnelle (Hotta et al., 2017). Comme nous l'avons vu, le critère principal utilisé par les auteurs pour caractériser la fonction et la dysfonction diastolique est un paramètre mesurant le remplissage du ventricule au cours de la diastole¹⁰⁷. La diminution de ce paramètre était la preuve empirique de la dysfonction, et une augmentation supplémentaire de ce paramètre après un entraînement physique était la preuve de la réversion de la dysfonction. Par conséquent, dans l'analyse des relations causales entre un trait et un système à différents niveaux d'échelle (par exemple, relations réseau coronaire/cœur et cœur/demande métabolique de l'organisme) la distinction entre fonction et dysfonction est fondée sur la différence de la plage de valeurs prise par les capacités fonctionnelles des traits (système vasculaire coronaire, cœur) par rapport à l'état « normal » du système (cœur, demande métabolique corporelle).

Puisque la notion d'adéquation, en corrélation avec une gamme donnée de valeurs des capacités fonctionnelles, est un concept déterminant de l'attribution de la fonction à une propriété donnée d'un trait, le manque d'adéquation, mis en évidence par une capacité fonctionnelle inappropriée, devrait également être un critère déterminant pour conclure qu'une fonction

¹⁰⁶ Voir chapitre 1.

¹⁰⁷Le paramètre principal mesuré par les auteurs, en tant qu'indice de la capacité de remplissage du ventricule, est le paramètre dit rapport E/A, qui peut être analysé par échocardiographie. Des paramètres supplémentaires ont également été mesurés.

supposée n'existe pas réellement. Cette situation est illustrée par l'article sur les gastrolithes des dinosaures sauropodes (Wine et al., 2017). Comme nous l'avons vu, les auteurs concluent, sur la base de critères morphofonctionnels, que ces gastrolithes ne possèdent pas les caractéristiques fonctionnelles requises pour remplir la fonction de meule gastrique. Cet exemple de non-attribution de fonction repose sur le fait que ces gastrolithes présentaient des différences quantitatives (masse, abrasion, etc.) et qualitatives (types de roche, présence de poli) par rapport aux gastrolithes d'autruche connus pour avoir une telle fonction., et ce sont ces différences qui, comme pour le cas de dysfonction, amènent à conclure à l'inadéquation des propriétés fonctionnelles du trait étudié par rapport aux propriétés fonctionnelles causalement requises pour l'attribution d'une fonction donnée.

2. Fonction, non-fonction, dysfonction

2.a. La fonction, concept qualitatif ou quantitatif ?

L'attribution de fonction suppose, on l'a vu précédemment, une norme. Cette norme apparaît nécessaire d'une part pour distinguer la fonction de la non-fonction, d'autre part pour distinguer la fonction de la dysfonction. La distinction entre fonction et non-fonction est ce qui permet de qualifier, ou non, une propriété d'un trait fonctionnel de fonction. Pour reprendre l'exemple paradigmatique du cœur, on considère que le battement cardiaque a une fonction, alors que le bruit généré par ce battement n'en a pas. Le bruit du cœur est, en ce sens, une non-fonction¹⁰⁸. La fonction suppose d'autre part que la caractéristique fonctionnelle du trait se fasse de manière

¹⁰⁸ La théorie de la dualité causale de la fonction rend compte de cette distinction. En effet, à la différence du battement cardiaque, le bruit du cœur, bien qu'il puisse être « normal » ou « anormal », ne remplit pas la condition (2) de la définition : La propriété P du trait T a un rôle causal systémique dans le maintien de S dans l'état de référence S_R.

« adéquate » et, pour reprendre l'exemple précédent, dire que le battement cardiaque a pour fonction de propulser le sang dans les vaisseaux suppose que le battement soit efficace dans la propulsion du sang, l'efficacité étant alors la norme à partir de laquelle se définit la fonction. La notion de normes fonctionnelles d'un système est donc indispensable d'une part pour la distinction entre fonction et non-fonction, et d'autre part pour la distinction entre fonction et dysfonction. Dans la conception standard, c'est la même normalité qui définit à la fois la fonction et la dysfonction (Millikan, 1984; Neander, 1995), mais certains auteurs, comme Ulrich Krohs, considère que des types respectifs différents de normes s'appliquent à la distinction entre fonction et non-fonction d'une part, et entre fonction et dysfonction d'autre part (Krohs, 2010). Krohs considère, notamment, que l'opposition entre fonction et non-fonction est qualitative, alors que l'opposition entre fonction et dysfonction est quantitative. Krohs a proposé que la fonction soit fondée sur deux types de normativité différents, l'un fondant la distinction qualitative entre fonction et non-fonction, et l'autre fondant la distinction quantitative entre la fonction et le dysfonctionnement. Il justifie son point de vue en se référant à la pratique scientifique, dans laquelle il semble exister une différence fondamentale entre identifier une fonction de manière qualitative et étudier les intervalles de performance normale de cette fonction dans différentes conditions. Pour Krohs, la pratique scientifique d'attribution de fonction ne correspond pas à ce qu'elle devrait être pour pouvoir fonder l'attribution de fonction et l'identification de la dysfonction à partir d'une même norme :

« Au final, l'attribution fonctionnelle devrait faire état d'une description physiologique complète du porteur de la fonction dans toutes les circonstances possibles. » (p. 344).

Cependant, pour Krohs, ce n'est pas ce que font les biologistes, comme il le note en suivant :

« Mais ce n'est pas ce que les physiologistes font quand ils attribuent une fonction. » (p. 344).

La conclusion qu'en tire Krohs est la suivante :

« Dans la recherche scientifique, il semble donc y avoir une différence fondamentale entre identifier une fonction de manière qualitative et étudier les intervalles de performances normales de cette fonction dans des conditions variées. » (p. 344)

Ce point de vue, qui semble assez juste du point de vue de la pratique scientifique, n'est cependant pas sans difficulté. En effet, si la fonction est un concept purement qualitatif, il est difficile de concevoir qu'elle puisse être différenciée quantitativement du dysfonctionnement. Si nous admettons l'exigence de deux types différents de normalité pour rendre pleinement compte de la signification conceptuelle de la fonction, cela pose d'autres questions, telles que (1) ce qui justifie l'existence de ces deux types de normalité et (2) comment ces deux types de normalité s'articulent. Le point de vue que nous défendons est que, méthodologiquement et conceptuellement, il n'y a pas de différence fondamentale entre attribuer une fonction et étudier ses intervalles de performances. Au contraire, ce sont deux processus intrinsèquement liés. En effet, l'analyse des exemples d'attribution de fonction, de dysfonctionnement et de non-fonction étudiés dans la section précédente de ce chapitre montre que la valeur épistémique de la notion de fonction est intrinsèquement associée à celle de l'adéquation de la propriété à laquelle une fonction est attribuée en référence à des normes régulatrices. Cela a deux conséquences. La première est que, puisque cette variabilité est associée épistémologiquement à la notion d'adéquation, les normes qui fondent l'adéquation des effets des propriétés d'un trait sur l'état du système sont les mêmes pour la distinction entre fonction et non-fonction et entre fonction et dysfonction. La seconde est que le concept de fonction inclut celui de variabilité des propriétés fonctionnelles. Certes, comme l'a noté Krohs, cette notion de variabilité des propriétés fonctionnelles n'est pas toujours explicitement formulée dans l'énoncé d'attribution de fonction. Toutefois, méthodologiquement, l'attribution de fonction passe bien souvent par la caractérisation quantitative de la propriété étudiée. Dans l'exemple paradigmatique de la fonction cardiaque, l'identification par William Harvey du rôle du cœur comme pompe capable d'assurer la circulation du sang dans les vaisseaux est basée sur un ensemble de mesures quantitatives des volumes et des débits sanguins entrant et

sortant du cœur (Mazliak, 2013). Comme nous l'avons vu au chapitre 1, Harvey conclut, dans le dernier chapitre de son livre, discutant de l'adéquation de la propriété du cœur, (Harvey, 1879) :

« Les animaux plus grands, plus chauds et plus perfectionnés, riches en sang plus chaleureux et plus spiritueux, ont besoin d'un cœur charnu et robuste pour chasser les sucs nutritifs avec plus de force, de rapidité et d'impétuosité dans un corps volumineux et dense de tissu. » (chap. 17) (p 163)

On voit donc que la dimension quantitative de l'action cardiaque, fondamentale dans l'approche méthodologique de Harvey, reste également conceptuellement essentielle dans la notion de fonction attribuée à l'action du cœur. La variabilité des propriétés d'un trait auquel on attribue une fonction est par conséquent une notion fondamentale. Dans le cas du cœur, cette notion, nous l'avons vu, est quantitative en ce sens qu'elle est mesurable¹⁰⁹. Mais on peut trouver des exemples de fonctions pour lesquelles l'adéquation de l'effet fonctionnel d'un trait est liée à des variations qualitatives (non mesurables). Par exemple, la couleur et le motif corporel liés au mimétisme ou au camouflage chez diverses espèces sont des fonctions écologiques dont l'adéquation fonctionnelle dépend de variations qualitatives plutôt que quantitatives. Ainsi, la notion d'adéquation inhérente au concept de fonction implique la nécessité épistémologique de variation des propriétés fonctionnelles, mais cette variation peut être quantitative (mesurable) ou qualitative (non mesurable). Par conséquent, la question pertinente ne porte pas *in fine* sur le fait de savoir si la

¹⁰⁹ Notons qu'il est possible de réduire la caractéristique quantitative « débit cardiaque », en volume par unité de temps, en une formulation qualitative du genre « débit normal » « débit augmenté » et « débit diminué » ; par contre, cette réduction est disymétrique. Sur la simple information d'un débit cardiaque « normal » ou « diminué », il n'est pas possible d'affecter une valeur quantitative objective à « normal » et « augmenté » et « diminué ». Pour cette raison, s'il y a effectivement réduction de la fonction à une dimension qualitative pure, l'opposition entre fonction (débit « normal ») et dysfonction (« débit augmenté » ou « débit diminué ») est elle aussi de nature qualitative, et non quantitative.

fonction est une notion qualitative ou quantitative, mais de savoir comment le concept de fonction peut être lié épistémologiquement à celui de variabilité.

2.b. La fonction comme variable

Comme l'illustrent les exemples précédents, l'adéquation d'une propriété donnée d'un trait par rapport à sa fonction est liée au fait que cette propriété peut prendre une plage donnée de valeurs correspondant à cette adéquation. Pour prendre en compte cette notion, une fonction doit être considérée comme une variable ou un ensemble de variables. La notion de variable mathématique est assez complexe à saisir, et a des sens en réalité multiples (Desclés & Cheong, 2006). Nous utilisons ici la notion de variable dans son sens utilisé en statistique, que l'on peut définir ainsi : une variable est une caractéristique qui peut prendre plusieurs valeurs, et l'ensemble des valeurs qu'une variable peut prendre est le domaine de la variable (Fowler et al., 1998). Cette notion de variable, empruntée à la statistique et appliquée à la propriété ou à l'effet d'un trait, est pertinente lorsqu'on parle de fonction biologique, puisque la propriété ou l'effet d'un trait est bien une de ses caractéristiques, et ce d'autant plus que ces caractéristiques sont, méthodologiquement, traités au sens propre comme des variables statistiques dans bien des travaux de recherche sur les fonctions biologiques¹¹⁰. Considérer l'effet d'un trait comme une variable n'est donc pas une métaphore mais bien un concept méthodologiquement applicable aux caractéristiques d'un trait fonctionnel. Dans ce sens, la fonction d'un trait correspond à une variable avec un sous-domaine

¹¹⁰ Dès lors que, dans le travail de recherche sur une fonction biologique, les paramètres étudiés qui permettent de définir cette fonction sont soumis à un traitement statistique, ils sont de fait traités en tant que variables statistiques. Cependant, le concept de variable statistique est valide même en l'absence de traitement statistique, et se définit de tout façon en amont du traitement statistique des données. Méthodologiquement, les caractéristiques étudiées sont définies en tant que variables statistiques par le protocole de recherche.

de valeurs que cette variable peut prendre. L'intérêt épistémologique du concept de variable, appliquée à la caractéristique susceptible d'être qualifiée de fonction, est qu'il permet de distinguer deux qualités qui, quoiqu'intrinsèquement liées, sont distinctes : la variable et les valeurs de la variable. Le concept de variable inclut la notion de valeur, mais permet de distinguer variable et valeurs, ce qui permet de reformuler le problème de ce à quoi on attribue, ou non, une fonction. Lorsque l'on qualifie une caractéristique d'un trait de fonction, considérons-nous uniquement la variable, indépendamment des valeurs que cette variable peut prendre, ou bien considérons-nous la variable et les valeurs qu'elle peut prendre – auquel cas la fonction se réfère à une variable et à un sous-ensemble de valeurs de cette variable, parmi toutes les valeurs possibles ?

Si nous appliquons ce concept à la fonction cardiaque de pompage du sang, la variable associée est le débit sanguin. Dire que la fonction du cœur est de pomper le sang signifie que le cœur a la propriété d'assurer un débit sanguin (la variable) dans une plage de valeur donnée (le sous-domaine de la variable) afin de délivrer les « esprits », comme dit Harvey, ou l'oxygène et d'autres nutriments, comme disent les manuels actuels, en fonction de la demande corporelle. Ainsi, pour la même variable, le sous-domaine peut différer pour que cette variable soit une fonction, c'est-à-dire pour correspondre à son « objectif apparent ». Selon l'argument de Harvey, si la capacité de pompage du cœur des « animaux les plus grands, les plus chauds et les plus perfectionnés » ne pouvait lui permettre d'apporter une quantité suffisante « d'esprit » au corps, sa capacité de pompage ne serait pas sa fonction. Il est donc important de noter que la fonction n'est pas seulement la variable associée à une propriété donnée d'un trait, mais également la variable avec un sous-domaine associé de valeurs¹¹¹. Dans les recherches biologiques actuelles, la méthodologie

¹¹¹ En soi, le sous-domaine de la variable définit l'impact fonctionnel de la propriété d'un trait sur le système, mais ne définit pas la normalité du système. En réalité, le sous-domaine est défini par la normalité du système. Harvey prend pour acquis que les animaux qu'il étudie sont « normaux » et déduit de ce postulat

d'investigation des fonctions repose en grande partie sur la mesure et l'analyse statistique de ces variables. Les exemples présentés dans la section précédente illustrent cette situation. Dans le cas d'un dysfonctionnement diastolique dans un modèle de vieillissement chez le rat, plusieurs variables, indiquant le remplissage du ventricule diastolique, ont été mesurées et comparées statistiquement entre des rats âgés et des rats jeunes, sédentaires ou ayant fait de l'exercice. La fonction de meule gastrique des gastrolithes d'autruche et l'absence de cette fonction chez les dinosaures sauropodes sont également fondées sur la comparaison de variables quantitatives (par exemple, de masse) et qualitatives (par exemple, de polissage) entre les gastrolithes des autruches par rapport aux dinosaures sauropodes. Mais il convient également de noter que les différentes théories des fonctions biologiques partagent également le fait que les fonctions sont des variables, bien que cela soit généralement implicite. Si nous reprenons la classifications des différentes théories de la fonction en 3 grandes familles, (1) les théories causales ou dispositionnelles, (2) les théories sélectionnistes, et (3) et les théories organisationnelles, la signification philosophique de la fonction implique le fait que les fonctions sont des variables. Dans les théories du rôle causal, la contribution causale d'un trait donné à la capacité fonctionnelle du système implique que la propriété de ce trait prenne une ou des valeurs spécifiques. Par exemple, le fait que, chez les oiseaux, la fonction des plumes des ailes soit de permettre à l'oiseau de voler dépend essentiellement du fait que ces plumes génèrent une surface suffisamment grande pour assurer la portance aérodynamique nécessaire au vol de l'oiseau. Sinon, il n'y a pas de rôle causal des plumes dans la capacité de vol de l'oiseau. Le même argument est vrai pour la théorie sélectionniste de la fonction. Selon Neander, si la fonction contribue à l'aptitude passée du système biologique (Neander, 1991), le fait que les plumes des ailes aient contribué à l'aptitude des oiseaux à voler est déterminé par la contribution de ces plumes au comportement aérodynamique. Des ailes trop courtes pour assurer la portance

de normalité quel devrait être le sous-domaine correspondant de la variable. Si la demande normale en corps est élevée, le débit sanguin devrait être élevé.

aérodynamique n'ont aucune fonction de vol¹¹². En ce qui concerne l'approche organisationnelle de la fonction, l'auto-maintenance du système – c'est-à-dire la boucle de causalité entre la contribution d'un trait au maintien du système et la production du trait par le système – nécessite que la propriété du trait ait la valeur ou la plage de valeurs adéquate pour assurer le maintien de le système (Mossio et al., 2009; Mossio & Moreno, 2010). Quelle que soit la théorie philosophique de la fonction, considérer une fonction comme une variable a du sens. En réalité, la différence entre ces différentes théories peut être vue par la manière dont elles fournissent une légitimation philosophique de la définition du sous-domaine de la variable associée à une fonction donnée.

Attribuer une fonction à une propriété d'un trait, c'est donc attribuer une fonction à une variable associée à ce trait, variable qui peut être qualitative (la couleur d'une fleur) ou quantitative (l'activité contractile cardiaque). On peut donc dire que le caractère qualitatif ou quantitatif de la fonction dépend de la nature de la variable considérée, et plus précisément de la manière dont on considère cette variable. En effet, une même variable peut être analysée en terme quantitatif et qualitatif. Par exemple, la pression artérielle est une variable quantitative, car la pression est une grandeur quantifiable. Mais il est possible de réduire cette variable quantitative à une variable qualitative, par exemple en disant que la pression artérielle peut prendre trois valeurs qualitatives : « normotension », « hypotension », « hypertension ». Si l'on considère la couleur des yeux, il s'agit d'une variable qualitative. Cependant, la couleur des yeux étant déterminée par la quantité de mélanine présente dans l'iris, la couleur des yeux peut être définie non pas en tant que couleur mais

¹¹²L'émergence par sélection naturelle de structures dont les fonctions requièrent un certain degré de taille ou de forme a été un défi majeur pour la théorie darwinienne et a été discutée par Darwin lui-même et plus tard (voir par exemple la discussion sur l'émergence de l'œil (Gehring, 2004)). L'adaptation est l'une des réponses possibles à ce défi, mais l'important est le fait que la notion de fonction sélectionniste est intrinsèquement associée à une plage donnée de valeur attribuée à une propriété à considérer comme une fonction.

ne tant que quantité de mélanine, est alors une variable quantitative (Eiberg et al., 2008). Dans un certain nombre de cas, le caractère quantitatif ou qualitatif de la variable considérée dépend du point de vue à partir duquel on la considère. Cependant, si la réduction d'une variable quantitative à une variable qualitative est possible – au prix d'une perte d'information –, la réciproque n'est pas vraie.

Le concept de fonction présente un certain degré de plasticité. Par exemple, le fait de dire que la fonction du cœur est de pomper le sang peut être formulé de différentes façons et repose également sur un ensemble de considérations empiriques, qui peuvent en outre évoluer avec le temps. Donc, si nous voulons définir une fonction comme une et une seule variable, nous fournirions une définition trop rigide de ce qu'est une fonction. En fait, si nous considérons ce qui, de manière empirique et conceptuelle, fonde l'attribution d'une fonction biologique donnée, une fonction est généralement associée à un ensemble de variables. Par exemple, si nous analysons les travaux de Harvey sur la fonction du cœur, en ce qui concerne à la fois les preuves empiriques de son rôle dans la circulation sanguine et la signification du concept, la fonction de pompage sanguin n'est pas seulement associée à la variable du débit sanguin, mais avec d'autres variables associées telles que la taille du cœur, la force, l'adaptabilité à la demande corporelle, etc. Et, si les biologistes affirment encore que la fonction du cœur est de pomper le sang, la manière dont cette fonction est caractérisée par les physiologistes et les médecins actuels n'est pas limitée aux concepts méthodologiques de Harvey. Cependant, du point de vue philosophique, considérer une fonction comme une propriété en lien avec une ou plusieurs variables ne nécessite pas que la ou les variables associées soient répertoriées ou définies. Il suffit de dire qu'une fonction est une propriété associée à au moins une variable et à un sous-domaine donné de valeurs.

Dans la suite de notre discussion, nous utiliserons le concept de variable pour positionner la ligne de partage entre fonction et non-fonction, et fonction et dysfonction. Cette ligne de partage passe-t-elle entre variable, ou entre sous-ensembles de valeurs d'une même variable ?

2.c. Variable, fonction et dysfonction

Un point important requis pour l'attribution de fonction est que les conditions dans lesquelles une fonction est attribuée à une propriété donnée d'un trait (et donc dans lesquelles le sous-domaine de la variable associée est défini) soient considérées comme normales. Par exemple, quand les biologistes disent que les ailes du canard sauvage (*Anas platyrhynchos*) et celle du poulet domestique (*Gallus gallus domesticus*) ont une fonction de vol, alors que celles du kiwi commun (*Apteryx australis*) n'en n'ont pas, leur conclusion s'appuie sur le postulat que ce qu'ils étudient sont des canards sauvages, des poulets domestiques et des kiwis communs « normaux ». En fait, la capacité de vol d'un poulet est inférieure à celle d'un canard, mais les biologistes ne concluent pas que l'aile du poulet présente une dysfonction. En revanche, s'ils trouvaient un canard sauvage aux ailes atrophiées et qu'il volait comme un poulet, ils en concluraient que ses ailes présentaient une dysfonction, comme ils le feraient si ses ailes étaient si atrophiées qu'il ne puisse pas voler du tout, comme un kiwi commun. Les chercheurs qui ont travaillé sur l'identification de la fonction des plumes chez les premiers dinosaures à plumes et les oiseaux ancestraux ont appliqué un raisonnement similaire (Clarke, 2013). Analysées à partir de fossiles, ces plumes ancestrales, en liaison avec la morphologie du membre antérieur, ne possédaient pas la capacité fonctionnelle de vol requise, mais les paléontologues ne concluent pas que ces plumes présentaient une dysfonction de vol. Considérant que les fossiles sont représentatifs d'animaux « normaux », ils concluent que les plumes ancestrales n'ont aucune fonction de vol mais peuvent avoir d'autres fonctions telles que l'isolation thermique, la plongée, des fonctions de signalisation telles que l'attrait sexuel, etc. (Li et al., 2010; McKellar et al., 2011; Persons & Currie, 2015). Par conséquent, les distinctions entre fonction/dysfonction et dysfonction/non-fonction dépendent de manière fondamentale de la manière dont est définie la normalité du système.

Nous pouvons proposer l'énoncé suivant pour délimiter la fonction (normale) de la dysfonction. Cette énoncé (énoncé 1) comprend deux parties, (a) et (b), mais doit être considéré dans son ensemble. En particulier, (b) ne doit pas être pris indépendamment de (a).

- (a) La fonction (normale) d'un trait dans un système biologique dans son état normal est une propriété associée à au moins une variable, quantitative ou qualitative, et à un sous-domaine donné de valeurs de sorte qu'il corresponde de manière causale à la normalité du système biologique.
- (b) Si la condition (a) est remplie, la dysfonction de ce trait est la situation dans laquelle les valeurs prises par la (les) variable (s) associée (s) à cette même propriété sont en dehors du sous-domaine qui correspond de manière causale à la normalité de ce système biologique.

L'expression « correspond de manière causale à la normalité du système biologique » signifie qu'il existe une correspondance causale entre le sous-domaine des valeurs prises par la variable et l'existence du système biologique dans son état de référence (état normal)¹¹³. Dans le cadre de la

¹¹³ La formulation est volontairement large car elle veut laisser ouverte ce que signifie « normalité », de sorte que « correspond causalement à la normalité du système » puisse être interprété de différentes manières. Bien entendu, dans la théorie de la fonction que nous proposons, cet énoncé doit être interprété comme un complément à la définition que nous avons proposée au chapitre 4. Cependant, cet énoncé peut aussi être interprété en référence aux autres théories de la fonction. Par exemple, « correspondre causalement à la normalité du système » peut signifier, selon les théories de sélection, « a contribué à l'adéquation passée du système » et, selon l'approche organisationnelle, « contribue à l'auto-entretien du système ». En d'autres termes, la définition proposée d'une fonction en tant que variable de qualité associée se veut épistémologiquement indépendante d'une théorie philosophique donnée de la fonction. En effet, chaque définition de la fonction est fondée sur une relation causale privilégiée entre la propriété d'un trait et l'existence du système biologique dans lequel ce trait est présent, par exemple, valeur sélective, rôle causal,

théorie de la causalité duale de la fonction que nous défendons, l'énoncé (a) peut être reformulé de la façon suivante :

- (a) La fonction (normale) d'un trait dans un système S est une propriété *P* associée à au moins une variable, quantitative ou qualitative, et à un sous-domaine donné de valeurs de sorte que la propriété *P* a un rôle causal systémique dans le maintien de S dans l'état de référence S_R lorsque les valeurs de la variable sont situées dans ce sous-domaine.

Il existe deux interprétations différentes de ce que la dysfonction signifie: (1) le fait que la propriété d'un trait exerce encore une influence causale sur l'existence du système, mais le fait sortir de son état « normal » ; (2) le fait que la propriété du trait ne puisse exercer aucune influence causale sur l'existence ou l'état du système. Dans le premier cas, la dysfonction est une sorte de fonction, au sens où la propriété du trait exerce une influence causale sur le système, alors que dans le second, la dysfonction est une sorte de non-fonction, au sens où la propriété du trait n'exerce aucune influence causale sur le système. La « perte de fonction » complète est le stade ultime de la dysfonction. Mais comment peut-elle être distinguée de la non-fonction, sinon par référence à la normalité du système ? C'est pourquoi nous insistons sur le fait que l'énoncé 1 n'a de sens que dans son ensemble, car (a) et (b) sont associées par la même normalité (la situation décrite en (b) est donc anormale). En effet, la partie (b) prise comme un énoncé indépendant pourrait également correspondre à une non-fonction. Mais, pris comme un énoncé indépendant, il ne serait pas lié à la normalité définie en (a). Par exemple, en ce qui concerne la fonction de vol, si l'on divise l'énoncé 1 en deux énoncés indépendante (a) et (b), on peut appliquer (a) aux ailes de canard et (b) aux ailes

maintien de soi, etc., mais toutes partagent l'idée qu'une fonction établit une relation de cause à effet. Considérer une fonction comme une propriété associée à au moins une variable et un sous-domaine donné explique la manière dont cette relation de cause à effet est établie, tout en laissant ouverte la question de la nature de cette relation et de sa légitimation en tant que « fonction ».

de kiwi. Dans ce cas, (b) serait appelé non-fonction, et non dysfonction ; mais la normalité d'un canard et celle d'un kiwi sont différentes. Si on considère l'énoncé 1 dans son ensemble, on doit également appliquer (b) aux ailes de canard. si la condition (b) est remplie (par exemple, si les ailes atrophiées d'un canard empêchent de voler « normalement » – c'est-à-dire, comme un canard –, (b) serait une dysfonction. Si on applique (a) aux ailes de kiwi, (a) l'exigence n'est pas remplie pour un kiwi « normal » : les ailes de kiwi n'ont aucune fonction de vol. L'énoncé (b) n'a alors pas lieu d'être, puisqu'il est dépendant du fait que la condition (a) soit remplie.

Ce que signifie cette remarque est que les questions de la délimitation fonction/dysfonction et de la distinction fonction/non-fonction ne doivent pas être considérées comme deux questions philosophiques indépendantes, mais doivent être considérées comme deux facettes différentes de la même question, celle de la normalité des systèmes biologiques. La fonction et la dysfonction correspondent à deux conditions différentes, respectivement normale et anormale, tandis que la dichotomie fonction/non-fonction a lieu (et n'a de sens) que dans la même condition, la condition normale correspondant à l'état de référence. La distinction entre fonction et non-fonction n'est rien de plus que le problème de ce qu'est une fonction : la non-fonction n'est rien de plus que l'absence de fonction. Il n'est pas nécessaire de formuler une définition spécifique de la « non-fonction ». Si nous définissons ce qu'est une fonction par F , un trait donné a ou n'a pas F . « non-fonction » est juste $\text{non}F$. C'est pourquoi cette distinction est qualifiée de dichotomie, c'est-à-dire une distinction entre l'existant et l'inexistant. La distinction entre fonction et dysfonctionnement est un autre problème, car fonction et dysfonctionnement sont deux concepts existants, qui ne sont pas définis dans les mêmes conditions, mais dans des conditions différentes par rapport à la même normalité. Alors que la non-fonction est logiquement équivalente à l'absence de fonction, une dysfonction n'est pas logiquement équivalente à l'absence de fonction, ni à la fonction.

3. Normalité et dualité causale

3.a. La normativité par convergence causale

L'attribution de fonction se fait, comme nous l'avons vu au chapitre 4, par rapport à un état de référence du système étudié, qui, méthodologiquement, se traduit par le choix de conditions d'expérimentation ou d'observation considérées comme « normales ». La distinction entre cet état particulier du système et ses autres états possibles est également une nécessité pour distinguer la fonction « normale » de la dysfonction. La notion de fonction requiert par conséquent que les normes du système ne soient pas réductibles à de simples conséquences de causes systémiques ou fonctionnelles, car celles-ci n'ont pas comme seules conséquences l'existence du système dans son état de référence (les processus systémiques permettent au système d'exister dans des états autres que son état normal). Cette norme n'est donc pas, au regard des processus systémiques, simplement descriptive, mais régulatrice et prescriptive, c'est-à-dire normative. L'attribution de fonction requiert par conséquent une normalité forte. Comme le dit Carl Hempel, un système biologique « assume l'existence d'une cause finale déterminant le comportement du système », ce qui rend nécessaire un raisonnement téléonomique (dit « téléologique ») pour l'analyse des systèmes biologiques (Toepfer, 2012), qui passe par le choix d'un état de référence. Par conséquent, l'apparence d'une cause finale contribue à leur normativité. Ainsi, la notion de fonction requiert l'existence d'un lien épistémologique entre le postulat téléonomique et l'état de référence du système étudié – quand bien même le biologiste n'est pas en mesure de définir objectivement quelles conditions sont normales. En sciences naturelles, il s'agit d'une spécificité épistémologique des sciences biologiques par rapport aux sciences physiques, et c'est pourquoi les scientifiques parlent de fonction et de dysfonction ou de dysfonctionnement dans les sciences biologiques et biomédicales et non dans les sciences physiques et géologiques. Certes, il est possible de définir dans certains systèmes physiques un état de référence, comme nous l'avons vu dans le cas du régime des pluies (Wang & Huang, 2012). Mais, dans ce cas, la normativité est définie par rapport à l'intérêt

des pluies pour les populations humaines, et non pas en lien avec des processus causals relatifs au régime des pluies.

Si le comportement des systèmes biologiques semble obéir à un but quelconque, cela signifie que le comportement du système n'est pas seulement la conséquence de ses propriétés fonctionnelles, mais aussi la conséquence d'autres processus causals. Pour établir le lien entre la téléonomie des systèmes biologiques et le choix de l'état de référence, il est nécessaire de revenir à la singularité épistémologique des systèmes biologiques qu'est la dualité causale, systémique et métasystémique, de ces systèmes. La raison en est double. D'une part, comme nous l'avons vu au chapitre 3, le postulat téléonomique – le jugement téléologique kantien – est la conséquence de l'incomplétude causale systémique et de la nécessité rationnelle de faire appel à une causalité métasystémique. L'explication systémique des processus biologiques, bien que vraie, est insuffisante pour expliquer pleinement l'existence des phénomènes tels qu'ils sont. Par conséquent, l'existence des systèmes biologiques, pour être pleinement comprise et expliquée, doit être considérée comme la conséquence de deux types de causalité, systémique et métasystémique. C'est ce que Mayr a exprimé avec sa formule (Mayr, 1961) :

« There is always a proximate set of causes and an ultimate set of causes; both have to be explained and interpreted for a complete understanding of the given phenomenon. » (p. 1503)

D'autre part, si la fonction, attribuée sur la base de la contribution causale systémique à l'état de référence, a une valeur explicative métasystémique – point B de la définition que nous proposons –, cela ne peut être le cas que si l'état de référence est causalement dépendant des processus métasystémiques.

Quelle que soit la raison de la double causalité, systémique et métasystémique, des systèmes biologiques (question dépassant le cadre de ce travail), considérer l'existence des systèmes biologiques comme la conséquence de la convergence de deux régimes causaux distincts éclaire la question de leur normativité. Dans la définition que nous avons proposés au chapitre 4, l'existence

de la dualité causale des systèmes biologiques d'une part, et la définition d'un état de référence d'autre part, ont été posés indépendamment. Pour que l'état de référence ne soit pas arbitrairement défini à partir de critères extérieurs au système étudié (par exemple, l'intérêt pour certaines populations humaines) ou relevant d'une finalité supranaturelle (par exemple, un dessein intelligent), il est nécessaire de naturaliser la normativité représentée par cet état de référence. Naturaliser la normativité d'un système biologique signifie que son comportement peut être interprété comme étant la simple conséquence de mécanismes causals naturels. Cela ne peut pas être fait en considérant uniquement les propriétés fonctionnelles (causalité systémique) des systèmes biologiques. Certes, une sorte de normalité peut être définie uniquement sur la base des propriétés fonctionnelles du système. Une telle normalité a un sens faible, avec une valeur évaluative qui peut discriminer entre des états différents du système, mais pas entre des « bons » états et des « mauvais » états de ce système. Or, comme l'a déclaré Krohs, l'attribution de fonction est spécifique aux systèmes à forte normalité (Krohs, 2010), ce que nous appelons la normativité. Cette normalité faible ne correspond donc pas au type de normalité forte requise pour fonder ce qui est « bon » (fonction normale) et ce qui est « mauvais » (dysfonction). En effet, des systèmes anormaux existent, et leur état anormal est également la conséquence de propriétés fonctionnelles (par exemple, des rats âgés présentant un dysfonctionnement diastolique). En considérant seulement les propriétés fonctionnelles, nous pouvons dire que la fonction et la dysfonction ne sont que des types de normalité différents, comme une simple conséquence de différentes capacités fonctionnelles, mais nous ne pouvons pas définir objectivement ce qu'est la fonction normale par rapport à la dysfonction. Par conséquent, la normativité d'un système biologique ne peut être réduite à la simple conséquence de propriétés fonctionnelles (causalité systémique) de ce système et, pour cette raison, la téléonomie est un concept régulateur de l'investigation des fonctions biologiques. De ce fait, outre les mécanismes causals systémiques, il est nécessaire de faire appel aux mécanismes causals métasystémiques. Dans la biologie moderne post-darwinienne, ce sont les processus évolutifs, au sens large, qui permettent de naturaliser le *telos*, c'est-à-dire de la réduire à

un ensemble de causes naturelles (voir la discussion du chapitre 3). Cela nous amène à conclure que ces mécanismes évolutifs, qui, comme l'avait noté Du Bois-Reymond, naturalisent la « téléologie apparente » des systèmes biologiques (Du Bois-Reymond, 1882), contribuent à leur normativité. Mais cela ne signifie pas que les mécanismes évolutifs – eux-mêmes non limités aux processus sélectifs – constituent l'unique déterminant de la normativité des systèmes biologiques. Comme l'a dit Kant et plus tard Mayr, la causalité ultime est un principe supplémentaire pour soumettre les phénomènes à des règles, pas le seul¹¹⁴.

Considérant la double causalité des systèmes biologiques, leur normativité peut être définie par la convergence des deux régimes de causalité, systémique et métasystémique (*nexus effectivus* et *nexus finalis* selon la terminologie de Kant, *proximate* et *ultimate causations*, selon la formulation de Mayr), dont elle est la conséquence. À partir du moment où les processus systémiques et métasystémiques sont naturalisables (causalement réductibles à des mécanismes purement naturels), la normativité définie comme la convergence de cette double causalité est la simple conséquence des mécanismes naturels, de la morphologie fonctionnelle et des processus évolutifs. Ainsi définie, la normativité des systèmes biologiques est réductible à des phénomènes entièrement descriptibles en termes de processus causals naturels qui sont, tant systémiques que métasystémiques, exempts de toute idée de finalité (au sens causal), déterminant l'existence du système dans son état « normal ». La normativité ainsi définie est donc exempte de toute finalité causale. Pour autant, du point de vue systémique, elle apparaît « dirigée vers un but », au sens où les processus systémiques accomplissent un état particulier du système parmi tous les états systématiquement possibles du système. Les processus systémiques apparaissent donc contraints par une causalité qui leur est extérieure sans être causalement finaliste, la causalité métasystémique. Ces

¹¹⁴Par exemple, dire que j'ai un cœur parce que son apparition a augmenté la *fitness* de mes ancêtres ne dit rien sur les processus morphogénétiques à l'origine embryologique de mon cœur, sur la façon dont il cœur fonctionne et comment il contribue à ma propre existence (et à la *fitness* de mes ancêtres).

systèmes sont donc bien, en ce sens, dirigés vers un but (*goal-directed*), mais ce but n'a aucune valeur causale ; il n'est que l'aboutissement de processus causals non finalistes. C'est pour cette raison que nous avons choisi de parler de *téléonomie* plutôt que de *téléologie*, afin de marquer terminologiquement l'absence de toute dimension finaliste d'un énoncé de type « dirigé vers un but ». Dans le sens que nous lui donnons, qui reprend celui initialement formulé par Pittendrigh, qualifier un processus de « téléonomique » ne fait référence à aucun mécanisme métasystémique particulier. Si l'on considère la normativité d'un système comme la conséquence, par convergence, de deux régimes causals distincts, systémique et métasystémique, le fait que, du point de vue systémique, le système apparaisse comme dirigé vers un but est une réalité, ce but étant la conséquence de processus causalement non finalistes¹¹⁵.

3.b. L'échappement à la norme

Une question clé concernant la normativité des systèmes biologiques reste à clarifier, à savoir le fait que le système est censé pouvoir échapper à sa propre normativité, c'est-à-dire qu'il doit pouvoir être « anormal » ou dysfonctionnel. Un comportement « anormal », au regard des mécanismes causaux dont il est la conséquence, semble impossible. En effet, si le comportement ou l'état d'un système est autre que celui déterminé par l'ensemble de processus causals dont il est censé être la conséquence, cela signifie qu'il n'en est en réalité pas la conséquence, et que les processus en question n'en sont pas la cause déterminante. Réduire la normativité prescriptive d'un

¹¹⁵ En ce sens, les partisans de l'approche organisationnelle de la fonction ont raison lorsqu'ils affirment que les propriétés systémiques qui déterminent la cloture organisationnelle suffisent à légitimer une certaine forme de téléologie, si on entend par là que les systèmes organisationnellement clos sont réellement dirigés vers un but (*goal-directed*). Cependant, selon nous, ce but n'a pas de valeur causale en tant que but, et ne peut être invoqué, en tant que tel, comme *explanans*, comme le font Aristote, Kant, ou, plus récemment, Thomas Nagel (voir chapitre 3).

système à une ensemble de processus causals propres à ce système – ce que nous faisons en la ramenant à la convergence des processus causals systémiques et métasystèmeiques – semble être une entreprise fondamentalement aporétique, car elle a pour objet de fonder des normes sur des processus causals déterminants du système auxquels le système peut échapper. Pour résoudre ce paradoxe, il convient de proposer un mécanisme d'échappement causal compatible avec les processus causals qui fondent la normativité du système. Il faut pour cela que l'on considère comment les mécanismes causals systémiques et métasystèmeiques déterminent le comportement d'un système. Une cause peut être considérée comme une restriction imposée aux multiples possibilités d'existence, y compris l'inexistence, d'un système. D'une certaine manière, expliquer que quelque chose est, c'est expliquer qu'il ne peut pas ne pas être. Le fait qu'une explication est ce qui rend de multiples possibilités impossibles à réaliser est également un élément central de l'épistémologie de Karl Popper, sans qu'il soit nécessaire de faire une interprétation strictement déterministe de ce principe (Popper, 1959). Mais, avant Popper, ce raisonnement est un élément central de l'argument de Kant pour le jugement téléologique. Comme nous l'avons vu au chapitre 3, pour Kant, la téléologie est nécessaire pour « *soumettre les phénomènes à des règles* », car « *la nature, considérée comme un simple mécanisme, aurait pu se structurer de mille autres manières* » (Kant, 1995). En d'autres termes, le *nexus finalis* restreint les possibilités d'existence permises par le *nexus efficiens*. Fait intéressant, Jean Fernel a utilisé un argument similaire pour expliquer la diversité des schémas du réseau veineux, expliquant qu'une grande diversité peut être observée dans des choses qui ne sont « *contraintes par aucune loi de nécessité* » (Fernel, 2001)¹¹⁶. Les conséquences de l'absence de cause ne sont pas simplement l'inexistence d'un phénomène, mais aussi la diversité de l'existence putative,

¹¹⁶ La phrase dans la version française de 1655 de « La physiologie » est : « *Car il se voit une si grande diversité de nature dans les choses auxquelles l'on est point contraint par aucune loy de nécessité ; or est il que dedans les veines (comme dedans les plantes) la propagation des rameaux qui se provignent n'est pas tousjours necessairement une et de mesme.* » (p. 152)

sinon réelle, de ces phénomènes, de sorte que les deux régimes causals qui déterminent l'existence d'un système biologique peuvent être compris comme deux modes de restrictions causales¹¹⁷ aux différentes manières dont ce système pourrait être structuré. Par exemple, il est possible de concevoir mentalement un éléphant volant. Cependant, un éléphant volant est en réalité impossible dans un monde régi par des lois newtoniennes, quand bien même un discours adaptationniste de type darwinien serait en mesure d'expliquer l'existence d'éléphants volants (toute chose égale par ailleurs, un éléphant capable de voler aurait certainement une *fitness* supérieure à un de ses congénères cloué au sol). Par rapport à la possibilité théorique de l'existence d'éléphants volants, ou de l'inexistence d'éléphants, nous expliquons l'existence des éléphants réels par la convergence de restrictions causales systémiques et métasystémiques (évolutives). Ces deux régimes causals sont épistémologiquement indépendants, ce qui signifie qu'ils correspondent à des règles restrictives différentes. Les lois physicomécaniques qui déterminent les propriétés fonctionnelles d'un système biologique et les mécanismes évolutifs sont de nature différente, sont pertinents à des niveaux différents et à des échelles de temps différentes. Les règles restrictives de causalité métasystémique – les processus évolutifs – ne sont pas déterministes mais probabilistes, elles agissent sur une échelle de temps donnée, etc., de sorte qu'il est en théorie concevable et en réalité possible qu'une entité biologique donnée soit localement – dans certaines situations – insensible à ces règles restrictives métasystémiques. Dans ce cas, le système existant ne viole pas ses propres mécanismes de causalité, mais échappe localement à certaines de leurs conséquences. Son comportement est toujours limité par ses propriétés fonctionnelles (causalité systémique), mais la causalité systémique est moins

¹¹⁷ Un autre terme pertinent est celui, utilisé par Fernel, de contraintes. En effet, un nexus causal contraint le système à exister d'une certaine manière. Mais, outre le fait que le terme « contraintes » est utilisé dans un autre sens dans l'approche organisationnelle de la fonction (Montevil et al., 2016), ce qui peut prêter à confusion, ces contraintes causales ont pour conséquence de restreindre l'éventail des états possibles d'un système.

restrictive que les causalités systémiques et métasystémiques réunies, de sorte que le système peut se trouver dans une variété d'états différents de celui correspondant à la convergence des règles restrictives systémiques et métasystémiques. En d'autres termes, lorsque le système est insensible aux restrictions imposées par la causalité métasystémique, il peut être dans des états « anormaux ». Un exemple typique de l'échappement causal à cette normativité est la dysfonction liée au vieillissement, dont nous avons analysé un exemple avec l'étude de l'insuffisance cardiaque liée à l'âge. Comme l'avait déjà remarqué Aristote, le vieillissement est d'une certaine manière normal, dans la mesure où il est inéluctable ; néanmoins, il est un état qui, du point de vue de la cause finale, est anormal, car il ne représente pas « ce qui est le mieux » pour l'organisme. La normativité de la fonction n'est donc pas fondée sur l'existence constatée d'un état, quand bien même l'occurrence de cet état serait inéluctable. La normativité basée sur la convergence causale systémique et métasystémique permet de rendre compte de cette distinction entre « normal » et « inéluctable », lorsque l'inéluctabilité n'est que la conséquence de processus systémiques. Dans une interprétation évolutionniste, la vieillesse est un état qui échappe à la causalité métasystémique, du fait que l'individu est trop âgé pour engendrer une descendance¹¹⁸. Dans cet état (comme dans tout état qui n'a pas de conséquences évolutives), les processus systémiques ne sont plus contraints par les processus métasystémiques, et le système peut être dans un état anormal. Pour reprendre l'exemple cité, le cœur des rats âgés peut être, par comparaison à celui des rats jeunes (représentatifs de la normativité du système), dysfonctionnel.

La notion de normativité que nous proposons, définie comme la résultante de la convergence des causalités systémique et métasystémique, présente certaines similitudes conceptuelles avec les trois grandes familles de théories des fonctions que nous avons analysées au chapitre 2, à savoir (1)

¹¹⁸ Bien entendu, il convient de faire une interprétation probabiliste de cette assertion, concernant la capacité à engendrer une descendance dans le cadre de la théorie darwinienne de l'évolution.

les théories causales ou dispositionnelles, (2) les théories de sélectionnistes, et (3) les théories organisationnelles, mais diffère également de chacune d'elles.

Les théories du rôle causal rendent compte du processus d'attribution de la fonction effectué par les physiologistes en le ramenant à l'identification d'un rôle causal dans l'existence du système dans un état donné, ce qui est assez proche de ce que nous proposons. Cependant, bien que la notion d'adéquation soit essentielle pour l'attribution fonctionnelle et pour la discrimination entre fonction et dysfonctionnement, cette théorie ne prend pas en considération la notion d'adéquation des propriétés fonctionnelles pour atteindre les normes du système. La théorie du rôle causal limite la valeur explicative associée à l'attribution fonctionnelle à la réponse à la question « *How does it work?* » (« Comment ça marche ? ») (Cummins, 2002), alors que, de notre point de vue, elle inclut également la réponse à la question « *How can it help?* » (En quoi ça aide ?) (Roux, 2014), ce qui nécessite une normalité plus forte que le simple constat de l'existence du système. En ramenant la controverse philosophique de la fonction à l'opposition entre la réponse aux questions « *How can it help?* » et « *Why is it here?* », Cummins ne rend pas compte du fait que, même si on lui dénie une valeur explicative étiologique, la fonction requiert une normativité forte.

L'approche organisationnelle de la fonction peut fonder un certain type de normalité, le maintien de la clôture organisationnelle (Moreno & Mossio, 2015; Mossio et al., 2009, 2010; Mossio & Moreno, 2010). Cependant, cette normalité systémique, fondée sur l'autonomie fonctionnelle d'un système clos sur le plan organisationnel, est trop permissive pour rendre compte de la normativité forte requise pour la discrimination entre fonction et dysfonction. En effet, dans la plupart des cas, les systèmes « anormaux », dans lesquels les traits sont dysfonctionnels, conservent leur fermeture organisationnelle. Sinon, ces systèmes sont tout simplement inexistants. En d'autres termes, ils ne peuvent pas échapper à leur propre normalité fondée sur l'existence d'une clôture organisationnelle.

Ainsi, la normalité fondée sur les propriétés fonctionnelles du système biologique doit être limitée par un autre type de normalité, correspondant aux processus métasystémiques. Ceux-ci étant naturalisés par les mécanismes évolutifs expliqués par la théorie darwinienne de l'évolution, cette normalité peut sembler similaire à celle des théories sélectionnistes téléologiques de la fonction. En effet, dans ces théories, c'est le fait d'avoir été sélectionné par la sélection naturelle qui fonde la normativité de la fonction (Buller, 1998). Cependant, la similitude n'est qu'apparente, en raison de plusieurs différences. La première est que dans les théories sélectionnistes, la légitimité de l'attribution fonctionnelle est fondée sur la valeur sélective des propriétés du trait porteur de fonction, alors que, dans la définition de la fonction que nous proposons, la légitimité de l'attribution fonctionnelle est fondée sur le rôle causal systémique de la propriété du trait à l'existence du système dans son état normal, la normativité étant définie au niveau du système, et non au niveau du trait porteur de fonction. D'autre part, si nous admettons que ce qui légitime la fonction d'un trait, c'est sa valeur sélective, cette normalité ne peut rendre compte de la notion de la notion de dysfonction. Du point de vue sélectionniste, un trait ayant une valeur sélective neutre ou négative n'est pas dysfonctionnel, il n'a aucune fonction. De plus, selon les théories sélectionnistes, ce qui légitime une fonction est sa valeur sélective passée, mais pas sa valeur sélective actuelle (Godfrey-Smith, 1994; Neander, 1991). La normalité des théories sélectionnistes est fondée sur un ensemble de causes qui sont censées ne plus opérer ou, en tout cas, est insensible au fait que ces causes continuent ou non à opérer. Ceci introduit une diachronicité entre la fonction et sa norme, avec toutes les difficultés que cela pose aux théories téléologiques sélectionnistes. À première vue, cette diachronicité pourrait expliquer en quoi la fonction peut échapper à sa norme, et ainsi rendre compte de la dysfonction¹¹⁹ ; mais, si on suit ce raisonnement, ceci suppose la rupture

¹¹⁹ Dans la mesure où la fonction est liée à la valeur sélective passée, une entité sans valeur sélective positive à un instant t peut avoir une fonction. Cette entité peut donc être dysfonctionnelle. Mais le fait que cette entité soit fonctionnelle ou dysfonctionnelle ne peut pas être établie sur la base de ce qui fonde la fonction,

du lien temporel causal entre la fonction et la normalité qui fonde sa légitimité. Dans la définition de la normalité que nous proposons, cette dyschronicité n'intervient pas. Qu'elle soit envisagée dans le passé ou dans le présent, ou projetée dans le futur, la convergence causale systémique et métasystémique qui détermine la normativité d'un système biologique est synchronique. Certes, toute explication étiologique requiert une dimension historique à l'enchaînement des processus responsables de l'existence d'une entité biologique ; mais, puisque la définition que nous proposons – à la différence des théories sélectionnistes téléologiques – sépare la dimension normative de la fonction de sa valeur explicative étiologique, considérant que les questions « En quoi ça aide ? » et « Pourquoi c'est là ? » relèvent de régimes explicatifs distincts, la normativité n'est pas contrainte par l'antériorité historique requise pour les explications étiologiques. Enfin, une dernière différence est que les théories téléologiques sélectionnistes ne retiennent de la théorie de l'évolution que l'existence d'un effet sélectif, alors que la définition de la normativité que nous proposons, si sa naturalisation fait appel à la théorie darwinienne de l'évolution, n'est pas épistémologiquement fondée sur l'existence d'un effet sélectif, mais, indépendamment du contenu de la théorie de l'évolution, sur le fait que, prise dans un sens très large incluant les phénomènes de biogenèse, elle permet d'expliquer l'existence des systèmes biologiques par des phénomènes purement naturels.

Ainsi, la double causalité, systémique et métasystémique, à laquelle sont soumis les systèmes biologiques, et qui constitue leur singularité épistémologique, permet de fonder leur normativité, que l'on peut définir comme la convergence de ces deux régimes causals distincts. Dans ce sens, la normativité des systèmes biologiques est réductible aux simples conséquences de mécanismes causals dénués de toute dimension finaliste. Chaque régime causal, systémique et métasystémique, peut être considéré comme un ensemble spécifique de règles restrictives qui limitent les manières

la valeur sélective passée. Ce n'est que par d'autres critères, notamment l'analyse fonctionnelle, que la notion de dysfonction ou de dysfonctionnement peut être établie.

possibles dont ces systèmes peuvent, hypothétiquement, – et, dans certains cas, réellement – exister. Par conséquent, chaque régime de causalité est moins restrictif que la convergence des deux sur les états d'existence possibles d'un système biologique. Comme nous l'avons vu précédemment, une fonction établit une relation de cause à effet entre les propriétés d'un trait et l'état du système, grâce à l'existence d'un ensemble de variables et de leurs sous-domaines associés. La convergence des deux régimes de causalité a pour conséquence de restreindre le domaine des valeurs que les variables peuvent prendre, et les sous-domaines ainsi définis correspondent à la fonction « normale » d'un trait. Ainsi, la convergence des processus systémiques et métasystémiques (des causes prochaines et ultimes de Mayr) définit la normativité du système et, pour une fonction donnée, délimite les sous-domaines de ses variables associées. Lorsqu'il est soumis aux règles d'un seul régime de causalité, le système peut, au moins en théorie, exister dans un ensemble d'états plus grands que celui autorisé par les règles convergentes des deux régimes causals. La possibilité que le système puisse être, non seulement putativement, mais réellement, dans des états qui sont impossibles lorsque les deux régimes causaux convergent existe lorsque les règles de l'un des deux régimes causaux sont telles que le système peut être localement insensible à ces règles. La nature des règles restrictives de la causalité métasystémique permet une telle insensibilité locale. Lorsque cela se produit, le comportement du système est donc déterminé par les seules règles de la causalité systémique, qui sont moins contraignantes ou restrictives que la combinaison des deux régimes causals, notamment en ce qui concerne les valeurs que la variable associée à une fonction peut prendre (on peut exprimer cela en disant que le système a plus de degré de liberté). Les valeurs peuvent donc sortir des sous-domaines délimités dans des conditions considérées comme « normales », c'est-à-dire lorsque les deux régimes causals convergent. Si c'est le cas, la propriété du trait n'est pas une fonction « normale », mais un « dysfonctionnement » ou « dysfunction ».

Par conséquent, considérer (1) qu'une fonction biologique est une propriété associée à une variable qui établit une relation de cause à effet entre un trait et le système biologique dont elle est un composant, et (2) que l'existence du système biologique est la conséquence d'une double

causalité systémique et métasystème, fournit une légitimation naturelle de la normativité des systèmes biologiques et une définition inclusive de la fonction et de la distinction entre fonction et dysfonction. Cette définition de la normativité permet de rétablir un lien épistémologique existant entre les deux propositions qui, dans l'approche que nous proposons, sont requises pour l'attribution de fonction, et qui sont :

- I. que l'existence du système relève de la dualité causale systémique et métasystème ;
- II. que l'on définisse, pour ce système, un état de référence.

Lorsqu'elles sont présentées ainsi, la proposition A peut être comprise comme une simple restriction *ad hoc* qui a pour seul objet de limiter le type de systèmes dans lequel les scientifiques utilisent le terme de fonction. Mais, à partir du moment où la normativité du système découle de cette dualité causale, et que l'état de référence correspond à cette normativité, un lien épistémologique fort est établi entre la dualité causale et l'état de référence, et avec l'attribution de fonction résultant de l'analyse fonctionnelle. On peut donc compléter la formulation des propositions A. et B. de la manière suivante :

- I. l'existence du système relève de la dualité causale systémique et métasystème, qui détermine la normativité du système ;
- II. pour ce système, l'état de référence défini correspond à la normativité du système.

Concernant le premier point, la normativité est entendue comme la conséquence de la dualité causale qui la détermine. Concernant le second point, la relation est plus complexe, dans la mesure où la normativité légitime le choix d'un état de référence, mais celui-ci est déterminé par le choix méthodologique de l'investigateur. Dans ce choix, c'est l'idée que l'état de référence doit correspondre à la normativité naturelle (déterminée par la causalité naturelle de l'existence du système étudié dans son état normal) qui détermine les critères de choix de l'état de référence. Par exemple, dans le cas de l'étude de la fonction des gastrolithes fossiles des dinosaures sauropodes, avant d'étudier la possibilité d'une fonction de meule gastrique, les auteurs se sont assurés, autant

que possible, par l'étude d'un certain nombre de critères (position des pierres par rapport aux vestiges osseux, fréquence d'occurrence de ces pierres, etc.) que la présence de pierres d'estomac correspondait à un état normal de ces dinosaures, défini implicitement par la convergence de processus systémiques et de processus métasystémiques évolutifs. Ce n'est qu'après cette étude préalable que l'investigation de la fonction de meule gastrique a été entreprise. Concluant à l'absence de cette fonction, les auteurs ont envisagé dans la discussion de leur travaux deux hypothèses alternatives, d'une part l'existence d'une autre fonction, si l'on maintient l'hypothèse que les pierres d'estomac correspondent à un état normal, d'autre part, si l'on réfute l'hypothèse de l'état normal (comportement pathologique ou fortuit), l'absence de fonction¹²⁰.

Ainsi, il existe un lien épistémologique fort entre la dualité causale des systèmes biologiques et la définition d'un état de référence du système étudié, qui fait que cette dualité causale n'est pas un élément surajouté à la définition que nous proposons, n'ayant pour simple objectif que d'ajuster la définition de la fonction avec le constat de la pratique des biologistes. Au contraire, la singularité épistémologique qu'est cette dualité causale, sur laquelle s'appuie notre définition, est un élément fondamental qui, par le lien épistémologique reliant cette singularité causale à l'attribution de fonction, par l'intermédiaire du fondement de la normativité et la légitimation de l'état de référence, structure cette définition. La référence à cette dualité causale systémique et métasystémique n'est pas simplement descriptive du type de systèmes dans lesquels l'investigation scientifique fait appel au concept de fonction, elle détermine ce que ce concept a de spécifique et en quoi il a une valeur heuristique propre aux systèmes biologiques. Cette valeur propre est la valeur additionnelle qui distingue, pour reprendre la terminologie de Harvey, l'action de la fonction, et permet de dépasser la réponse à la question « Comment ça marche ? » pour répondre à la question « En quoi ça aide ? ».

¹²⁰ Voir la discussion détaillée de cet exemple chapitre 4, application à l'étude de cas, l'hypothèse métasystémique.

C'est ce que nous appelons la valeur explicative systémique normative de la fonction, pour la distinguer de la valeur explicative systémique simple de l'action.

4. Fonction et explications étiologiques

4.a. Dimension explicative étiologique de la fonction.

Reste la question « Pourquoi est-ce là ? », à laquelle, nous l'avons vu au chapitre 1, les biologistes considèrent que la fonction attribuée peut apporter une réponse. Pour reprendre l'exemple de la fonction de meule gastrique des gastrolithes, c'est en vue de fournir une explication à l'origine métasystémique de ces pierres d'estomac que les chercheurs ont entrepris cette étude de fonction. Pour rendre compte de la dimension explicative étiologique de la fonction, nous avons incorporé dans notre définition l'énoncé particulier suivant :

- B. par hypothèse, si l'explication systémique de la production ou de la présence du trait T par les propriétés fonctionnelles du système S est causalement incomplète, la propriété P du trait T a un rôle causal métasystémique dans l'existence de S, et donc de T.

La valeur explicative étiologique de la fonction est, nous l'avons vu précédemment, métasystémique. Cependant, même si nous ne lui attribuons de valeur explicative qu'en tant qu'hypothèse, et lui refusons une valeur explicative déterminante au sens kantien du terme, il est nécessaire de justifier cette valeur explicative, ce qui ne peut se faire sur le seul postulat d'un état de référence, si celui-ci n'est pas déterminé, au moins en partie, par la causalité métasystémique. En effet, la valeur explicative étiologique métasystémique est associée à la fonction attribuée. Or, celle-ci est fondée sur l'identification d'un rôle causal systémique dans le maintien du système dans son état de référence. Si l'on s'en tient à la relation causale qui fonde l'attribution de fonction, il n'est pas possible de relier causalement la fonction attribuée et la causalité métasystémique. Cependant, si l'état de référence est déterminé par la convergence des processus causaux systémiques et métasystémiques, alors le fait que la fonction joue un rôle causal dans le maintien du système dans l'état de référence permet d'établir un lien causal entre la fonction et la causalité métasystémique.

Dans le cas d'incomplétude explicative systémique à l'existence de cette fonction dans ce système, alors l'impératif épistémologique de complétude explicative impose rationnellement de postuler la valeur explicative étiologique métasystémique de la fonction (c'est le principe du jugement réfléchissant kantien). Ce n'est donc que dans le cas où l'état de référence correspond à la normativité du système déterminé par la convergence des processus systémiques et métasystémiques que le postulat de la valeur explicative étiologique de la fonction est rationnel.

Ce raisonnement peut être illustré par l'exemple d'attribution de fonction aux gastrolithes des dinosaures sauropodes. L'hypothèse initiale des auteurs de l'étude était en effet la suivante : si la présence de pierres d'estomac chez ces dinosaures fossiles correspond bien à l'état normal de ces dinosaures, conséquence de leurs processus de digestion et de leur histoire évolutive, alors, si on peut démontrer (sur la base de propriétés systémiques) que ces pierres d'estomac ont eu un rôle causal de meule gastrique, et si la présence de ces pierres d'estomac ne peut pas s'expliquer par de simples processus systémiques (par exemple, l'ingestion fortuite et aléatoire de cailloux), alors la mise en évidence du rôle de meule gastrique permet de conclure que ce rôle systémique a un rôle causal métasystémique qui explique la présence de ces pierres (la présence de ces pierres d'estomac est la conséquence d'un processus évolutif dans lequel le fait que ces pierres permettent le broyage des aliments a joué un rôle). Dans l'étude en question, l'absence de mise en évidence du rôle causal systémique de meule gastrique invalide l'ensemble du raisonnement, qui doit alors être remis en cause sur au moins une de ces prémices : soit la remise en cause de l'existence de la normalité (comportement pathologique), soit le postulat d'un autre rôle causal ou autre fonction (apport de micronutriments minéraux), soit le postulat d'absence de rôle causal (ingestion fortuite et aléatoire).

Ainsi, dans la théorie de la fonction que nous proposons, la singularité épistémologique qu'est la dualité causale, systémique et métasystémique, des systèmes dans lesquels on attribue des fonctions à certaines propriétés des composants de ces systèmes, joue un rôle fondamental, car elle légitime le postulat téléonomique à la base de l'investigation de ces systèmes et en fonde la

normativité. Ceci explique le fait que, parmi les systèmes naturels, le concept de fonction ait une valeur heuristique propre pour les systèmes biologiques (relevant de cette dualité causale), ayant une valeur explicative systémique normative (la réponse à la question « En quoi ça aide ? »). En outre, cette dualité causale fonde rationnellement la valeur explicative métasystémique étiologique que l'on peut attribuer, par hypothèse, à cette valeur explicative systémique. Cependant, cette valeur explicative étiologique n'est qu'additionnelle, et ne joue aucun rôle dans la légitimation du concept de fonction.

4.b. Fonction et théorie darwinienne de l'évolution.

Le point de vue que nous défendons tout au long de ce travail est que la notion de fonction est un concept dont la valeur heuristique propre, ainsi que la cohérente et la légitimité épistémologiques, existent indépendamment de la théorie darwinienne de l'évolution – et, historiquement, existent antérieurement à sa formulation. Cela ne signifie pas pour autant que l'apparition de la théorie darwinienne de l'évolution, prise au sens large, ne soit pas sans conséquence profonde sur la signification de ce concept. Au contraire, comme cela a été détaillé au chapitre 3, elle a permis, par la réduction de la finalité apparente des êtres vivants à des mécanismes purement naturels, la naturalisation du *telos* et le passage d'une conception téléologique à une conception téléonomique de l'organisation des êtres vivants. Ce faisant, elle permet de donner un contenu scientifique à un énoncé de type étiologique métasystémique. Philosophiquement, la théorie darwinienne de l'évolution a considérablement changé la donne quant au statut métaphysique de l'idée de finalité. Pour autant, dans la théorie de la fonction que nous proposons, la théorie de l'évolution n'a pas comme rôle philosophique de légitimer rétrospectivement le concept de fonction. Il convient donc de préciser quelles relations entretiennent, selon cette théorie, la notion de fonction et la théorie darwinienne de l'évolution.

Le premier et principal rôle de la théorie de l'évolution ou paradigme darwinien, est, par la naturalisation des processus métasystémiques, la naturalisation de la normativité des systèmes

biologiques. Mais ce rôle dévolu au paradigme darwinien, bien que fondamental, n'est pas limité à la théorie darwinienne proprement dite, même prise dans un sens large allant au-delà des mécanismes sélectifs, et inclut la naturalisation des phénomènes de biogenèse – ce que l'on a appelé au XIX^e siècle l'archéobiose. C'est, nous l'avons vu au chapitre 3, l'ensemble de ces théories qui, organisées dans un *nexus* explicatif global assez complexe, permet d'envisager l'origine des êtres organisés, depuis un état abiotique initial jusqu'à la diversité des êtres vivants actuels, comme un processus réductible, en principe, à des phénomènes naturels. C'est la puissance explicative et la plausibilité naturelle de ce *nexus* explicatif qui constituent la « planche de salut » de Du Bois-Reymond, même si ce *nexus* n'est ni complètement élaboré, ni empiriquement démontré. De plus, le rôle du paradigme darwinien dans la naturalisation des processus métasystémiques est épistémologiquement indépendant du contenu scientifique de ce paradigme, car tout théorie métasystémique scientifiquement acceptable, qu'elle soit darwinienne ou non, peut jouer ce rôle – comme l'a historiquement joué le néolamarckisme durant la période où il a pu apparaître comme une théorie alternative au néodarwinisme (Loison, 2010). À partir du moment où une théorie métasystémique est considérée comme scientifiquement valable, elle permet de donner un contenu scientifique à la normativité du système, dont peuvent être inférés des critères méthodologiques permettant de définir l'état de référence. Ainsi, un organisme est considéré dans un état « normal » lorsque son existence peut être considérée comme la conséquence de processus évolutifs et que ses propriétés fonctionnelles déterminent son maintien dans cet état. On pourrait dire que la normalité du système est déterminée par l'évolution, dans la mesure où nous n'oublions pas que l'existence d'un système est principalement déterminée par ses capacités fonctionnelles. Lorsqu'ils sont confrontés à un système biologique jusqu'alors inconnu, au moins en état, c'est la question que les biologistes doivent se poser. Par exemple, lorsque les premiers restes d'hominidés ont été découverts sur l'île de Flores en Indonésie, il y a eu une controverse scientifique sur le fait de savoir si ceux-ci correspondaient à une nouvelle espèce baptisée l'Homme de Florès (*Homo floresiensis*) (Brown et al., 2004), ou à des *Homo erectus* ou *Homo sapiens* anormaux, atteints de nanisme

microcéphalique (Martin et al., 2006), d'hypothyroïdie (Obendorf et al., 2008), ou de trisomie 21 (Henneberg et al., 2014). Dans la première hypothèse, l'état de l'organisme correspondant aux restes fossiles est considéré comme « normal », c'est-à-dire résultant de processus développementaux et évolutifs propres, alors que, dans la 2^e hypothèse, il est considéré comme un état « anormal » de systèmes existants, résultant de seuls processus systémiques (dysfonctionnements développementaux d'origine génétique ou environnementaux), sans valeur évolutive positive, mais ayant pu localement exister et leurs restes se fossiliser. Dans l'ignorance des processus évolutifs darwiniens qui pourraient être la cause de l'existence de l'Homme de Florès, c'est l'incapacité des hypothèses purement systémiques à expliquer l'existence de ces restes fossiles qui amène à conclure à l'existence d'une nouvelle espèce d'hominidés (un nouveau système biologique dans son état normal), et non à des individus anormaux d'une espèce déjà connue (un état anormal d'un système biologique déjà connu). Ce qu'illustre cette controverse, c'est que, dans l'ignorance de l'existence de processus métasystémiques, c'est l'incapacité explicative des processus systémiques qui justifie le postulat métasystémique et la normativité du système, celui-ci pouvant être formulé, dans le cadre du paradigme darwinien, en termes évolutifs sélectifs de « nanisme insulaire », mais qui aurait tout autant pu être formulé en termes néolamarckiens. Le contenu scientifique de l'hypothèse métasystémique n'intervient pas dans la mise en évidence de la normalité de l'Homme de Florès. Ce n'est qu'une fois cette normalité établie que l'on peut se poser la question de la fonction éventuelle des propriétés spécifiques d'*Homo floresiensis* (par exemple, son nanisme). Si la valeur propre de la fonction est, comme nous le soutenons, la réponse à la question « En quoi ça aide ? », le paradigme darwinien intervient pour naturaliser la causalité métasystémique et, par voie de conséquence, la normativité à laquelle se réfère la réponse à cette question. Ce rôle est donc fondamental puisque, en naturalisant la normativité – en permettant de passer d'un postulat téléologique à un postulat téléonomique –, il naturalise le concept de fonction. Néanmoins, même en absence de naturalisation de la normativité, la structure du concept de fonction conserve sa

cohérence épistémologique, et, d'autre part, cette naturalisation est épistémologiquement indépendante du contenu scientifique du paradigme darwinien.

L'autre dimension de la fonction dans laquelle le paradigme darwinien intervient est la valeur explicative métasystémique étiologique de la fonction. Comme nous l'avons vu, cette valeur, relevant d'un jugement réfléchissant et non déterminant, n'a de sens que dans le cadre d'une hypothèse métasystémique qu'il convient de formuler, avant de la valider empiriquement pour lui conférer une valeur explicative déterminante. À elle seule, la fonction attribuée non seulement ne permet pas de valider empiriquement l'hypothèse étiologique métasystémique, mais elle ne permet même pas de la formuler. Tout au plus permet-elle de dire que la valeur explicative systémique normative de la fonction est incluse dans cette hypothèse. Cela permet de dire que les propriétés systémiques identifiées comme fonction sont un élément causal de l'existence du système et du trait porteur de fonction, mais rien de plus. C'est dans la formulation de cette hypothèse que le paradigme darwinien intervient. Dans ce rôle-là, à la différence de son rôle de naturalisation de la normativité téléonomique, le contenu scientifique de la théorie est fondamental. En effet, ce n'est que dans le cadre défini par le contenu scientifique de cette théorie que l'énoncé explicatif étiologique métasystémique peut être formulé. La valeur explicative métasystémique étiologique de la fonction dépend donc du contenu scientifique de la théorie métasystémique à laquelle on se réfère. Cela a été mis en évidence dans le chapitre 3 avec l'attribution de fonction au cou et des pattes de la girafe, discuté par Darwin dans la dernière édition de *L'Origine des espèces* (Darwin, 1985). Pour Darwin comme pour le néolamarckien Mivart, la fonction de la longueur du cou et des pattes de la girafe est la même, celle de lui permettre de brouter les feuilles des arbres (c'est en cela que ça « aide la girafe »). Par contre, la structure de l'énoncé de l'hypothèse étiologique métasystémique dépend de la théorie métasystémique au sein de laquelle il est émis – valeur sélective dans le cadre darwinien, hérédité des caractères acquis par l'usage dans le cadre néolamarckien. Le point commun entre ces deux hypothèses différentes et concurrentes est le fait que la valeur explicative systémique de la fonction (permettre de brouter les feuilles des arbres) est un des composants de ces

hypothèses ; mais sa signification explicative métasystémique étiologique diffère. C'est donc bien le contenu scientifique de la théorie darwinienne de l'évolution qui confère à la fonction sa signification explicative étiologique, car c'est dans ce cadre-là que la valeur explicative systémique normative (« en quoi ça aide ») va être chargée d'une signification explicative étiologique métasystémique (« pourquoi c'est là »). Mais il ne faut pas se méprendre sur le sens des relations qui existent entre la théorie darwinienne de l'évolution et le concept de fonction. Tout d'abord, la structure du concept de fonction, y compris la valeur explicative étiologique métasystémique qui découle du jugement téléologique – ou téléonomique – réfléchissant, est indépendante de la théorie darwinienne de l'évolution, mais découle des conséquences épistémologiques de l'incomplétude explicative systémique. La théorie darwinienne n'est donc pas requise pour légitimer le concept de fonction. D'autre part, il ne faut pas confondre le fait que l'origine du système, y compris les processus systémiques qui sont responsables de son existence, dépendent de processus métasystémiques historiques (ce qui établit une relation causale des processus métasystémiques passés vers les processus systémiques actuels), avec la relation causale établie historiquement entre processus systémiques et métasystémiques à l'origine du système. Si relation causale il y a, elle est, originellement, de la fonction (valeur systémique normative) vers les processus évolutifs. C'est « parce que ça aide » qu'une propriété systémique (et donc une fonction) peut conférer à un système une valeur adaptative évolutive. Pour le dire de manière extrêmement simplifiée, la fonction peut expliquer la *fitness*, mais pas l'inverse. Si l'on reprend le cas de la fonction de la protéine CFTR, la forte prévalence des formes mutées, « dysfonctionnelles » au sens classique, car responsables de la mucoviscidose, permettent de conclure que ces formes contribuent à la *fitness* des hétérozygotes. Cela permet de dire que la présence et l'expression du gène muté « aide » ces hétérozygotes dans

certaines circonstances ; mais cela ne répond pas à la question « en quoi ça aide »¹²¹.

Le fait que nous ayons, depuis Darwin, une théorie étiologique métasystémique scientifiquement acceptable avec la théorie de la sélection naturelle (prise au sens large) ne soumet pas la causalité systémique à la causalité métasystémique. La théorie métasystémique darwinienne des systèmes biologiques fournit le cadre conceptuel permettant d'identifier les processus causals à l'origine de l'existence d'un trait donné d'un système donné, mais ne permet pas, par un raisonnement nomologique déductif, d'en inférer ces causes. En fait, le pouvoir explicatif de la théorie de la sélection naturelle est si fort que nous avons tendance à prendre pour acquis la valeur explicative étiologique de la fonction, qui n'est que l'un des éléments d'une hypothèse étiologique, mais n'en est pas la totalité, et encore moins la preuve¹²². Seules la formulation d'une hypothèse étiologique métasystémique, dans laquelle intervient la valeur explicative systémique normative de la fonction, et la validation empirique de cette hypothèse, permettent de fournir une explication de l'origine de chaque système biologique, de ses composants et de ses propriétés, et ce n'est qu'en se plongeant dans le détail de ces processus historiques complexes et souvent chaotiques que l'on peut produire des explications métasystémiques étiologiques. C'est le travail de la biologie de

¹²¹ Une réponse de type « ça aide à être sélectionné » est évidemment inacceptable, car elle résulte d'une tautologie par un raisonnement circulaire entre *explanans* et *explanandum*.

¹²² C'est, à notre avis, à cette illusion que se sont laissé prendre les tenants des théories téléologiques sélectionnistes de la fonction. Voulant confiner la fonction à une simple conséquence logique de la *fitness* passée, ils échouent à rendre compte de la richesse conceptuelle et de la valeur heuristique du concept de fonction tout en perdant la quasi-totalité de la force explicative de la théorie darwinienne, en n'en retenant que sa valeur conservative (la projection dans le présent de la *fitness* passée), et non innovative. Or, la véritable question étiologique n'est pas pourquoi un trait perdure, mais pourquoi un trait est apparu. Le problème de Darwin n'était pas d'expliquer par sa théorie comment un œil pouvait continuer à exister, mais comment un œil, dans toute sa complexité, pouvait apparaître à partir de rien de ce qui constitue un œil.

l'évolution. Dans l'élucidation de ces processus métasystémiques, la valeur explicative systémique normative de la fonction intervient. Par exemple, dans l'explication l'apparition des plumes chez certains dinosaures fossiles et leur présence chez leurs descendants que sont les oiseaux, le fait que la présence de plumes rudimentaires, du fait de leurs caractéristiques structurales, aient contribué à l'isolation thermique des individus (« comment ça marche ») et ainsi pu limiter leur pertes énergétiques (« en quoi ça aide »), permet de faire l'hypothèse que ces propriétés aient conféré aux individus qui en étaient pourvus un avantage adaptatif, à partir duquel, par un processus sélectif itératif, on puisse expliquer la modification de ces plumes de telle sorte qu'elles aient pu augmenter l'efficacité de l'effet thermique, et secondairement acquérir d'autres propriétés (taille, couleur) permettant l'apparition de nouvelles fonctions (portance permettant le vol, couleur permettant l'identification d'espèce ou de sexe). Dans ces scénarios, les fonctions diverses et éventuellement successives sont quelques-uns des multiples composants de l'explication de l'origine des plumes depuis leur apparition jusqu'aux Oiseaux actuels. D'une manière plus générale, la valeur explicative systémique normative de la fonction, attribuée sur des critères systémiques, est transférée et incorporée dans un *nexus* explicatif étiologique métasystémique beaucoup plus large. C'est en ce sens, et en ce sens seulement, que la fonction a une valeur explicative métasystémique étiologique – et c'est l'usage particulier que les biologistes évolutionnaires font du concept de fonction. Mais la légitimité du concept de fonction n'est en aucun cas fondée sur cette valeur explicative.

Ainsi, dans la théorie de la fonction que nous proposons, les relations entre le concept de fonction et la théorie darwinienne de l'évolution se font à deux niveaux différents. D'une part, en tant que théorie explicative métasystémique scientifiquement acceptable, elle naturalise la normativité de la fonction, et par conséquent le concept de fonction lui-même, et ce indépendamment du contenu scientifique de la théorie ; d'autre part, elle permet de formuler les énoncés explicatifs étiologiques métasystémiques, déterminant par son contenu scientifique la signification explicative étiologique que ces énoncés confèrent à la fonction attribuée. Mais ces relations, dans un cas comme dans l'autre, ne déterminent pas la structure du concept de fonction,

ni ne légitiment la valeur explicative qui lui est associée, qui sont épistémologiquement fondées sur l'incomplétude explicative des processus systémiques dans les systèmes dont l'existence relève d'une double causalité, systémique et métasystème.

Synthèse et conclusion

1. Présentation synthétique de la théorie duale de la fonction biologique

L'objectif de notre travail était de proposer une théorie de la fonction biologique qui soit au plus près du concept de fonction utilisé par les biologistes, en partant du principe que si ce concept est un outil que les scientifiques utilisent depuis plusieurs siècles dans l'investigation du vivant, malgré les bouleversements intervenus dans la manière dont les biologistes comprennent les êtres vivants et les questions philosophiques que ce concept soulève, c'est qu'il a une réelle valeur épistémologique historiquement persistante. Compte tenu de la pluralité des champs disciplinaires de la biologie, plutôt que de tenter de les embrasser tous, ce travail a pris comme point de départ le point de vue du physiologiste, pour plusieurs raisons. Tout d'abord, parce que la physiologie est la discipline dans laquelle ce concept est le plus central et le plus persistant, la physiologie se définissant depuis le XVI^e siècle comme l'étude des fonctions. D'autre part parce que, la physiologie en tant que discipline constituée s'étant fractionnée, le concept de fonction a diffusé à des degrés divers à partir de la physiologie dans l'ensemble des champs disciplinaires couverts par l'ombrelle de la physiologie. Celle-ci est donc une discipline de choix pour essayer de saisir le cœur conceptuel du concept de fonction. Une dernière raison est que beaucoup d'approches philosophiques de la fonction ont pris comme référence plus ou moins explicite la biologie de l'évolution comme modèle d'utilisation du concept de fonction, et qu'un autre point de vue permettait d'éclairer différemment la signification de ce concept.

Ce que l'étude de la littérature scientifique a montré est la persistance historique du concept de fonction, sous ce terme ou d'autres sémantiquement similaires ou proches, associé à un postulat téléonomique, dans ce qui est appelé aujourd'hui les sciences de la Vie. Pour un physiologiste, l'étude des fonctions consiste à déterminer les mécanismes opérant au sein d'un système biologique en relation avec son milieu – fondamentalement, un organisme vivant dans sa continuité générationnelle, et les sous-systèmes qui le composent – et qui lui permettent de se maintenir dans un état considéré comme « normal » correspondant à son objectif téléonomique. Attribuer une

fonction consiste à déterminer comment les propriétés d'un trait présent dans ce système contribuent à la réalisation de cet état « normal » ; c'est répondre aux deux questions « comment ça marche ? » et « à Quoi ça sert ? ». Ce concept de fonction s'est répandu dans les différents champs couverts par l'ombrelle de la physiologie. Par exemple, une fonction, même définie à un niveau moléculaire, est indirectement rattachée à la réalisation d'un état normal de l'organisme par une série de relations entité< sous-système(s) < système. C'est là le cœur explicatif du concept de fonction. D'autre part, l'identification d'une fonction est parfois utilisée pour répondre à la question « pourquoi est-ce là ? ». Dans la biologie contemporaine, c'est le cas des approches évolutionnistes darwiniennes. Dans ce type d'explications, la fonction d'un trait, une fois définie par sa contribution causale systémique, est incorporée par une inférence non logique dans un énoncé explicatif évolutif, parfois implicite, où la fonction est la cause de la valeur adaptative positive du trait porteur de fonction. Mais, historiquement, d'autres théories, parfois concurrentes comme le néolamarckisme, ont utilisé les mêmes fonctions pour produire des réponses différentes à cette même question.

Sur ce constat, la théorie de la fonction physiologique que nous proposons est basée sur quelques principes qui définissent la singularité épistémologique des systèmes biologiques par rapport aux systèmes naturels non vivants. Fondamentalement, l'existence des systèmes biologiques relève d'une dualité causale. Cette dualité causale, identifiée depuis Aristote, et toujours considérée comme pertinente, a été exprimée de différentes manières – « cause nécessaire » et « cause finale » ; « *nexus efficiens* » et « *nexus finalis* » ; « cause prochaine » et « cause ultime » ; « morphologie fonctionnelle » et « explications évolutionnistes ». Derrière ces différentes formulations se trouvent différentes visions des mécanismes causals sous-jacents – par exemple, une intentionnalité pour Kant, le déroulement d'un programme génétique pour Mayr. Nous proposons une terminologie neutre quant au contenu de ces deux régimes causals, que nous avons appelé systémique et métasystème, le premier relatif aux mécanismes opérant au niveau du système étudié, le second relatif aux causes de l'existence des mécanismes systémiques. Cette

terminologie permet d'inclure sous un même terme un invariant conceptuel auquel des contenus causals différents ont été associés. Cette invariance conceptuelle, l'existence d'une cause additionnelle à l'existence des systèmes biologiques, est une conséquence de l'incomplétude explicative de la causalité systémique. La dimension téléonomique des systèmes biologiques est la conséquence de cette dualité causale, et leur normativité est définie comme la convergence des régimes causals systémique et métasystémique. Méthodologiquement, l'attribution de fonction à une propriété d'un trait présent dans un système biologique consiste à déterminer les mécanismes causals par lesquels cette propriété contribue à la réalisation d'un état de référence, lui-même défini par la convergence des causalités systémique et métasystémique. Plus précisément, une fonction biologique correspond à une ou plusieurs variables associées à une propriété d'un trait et à un sous-domaine particulier de chaque variable correspondant à la réalisation de l'état de référence. La dysfonction est la situation dans laquelle les valeurs prises par la variable sont en dehors de ce sous-domaine de valeurs. Quant à la valeur explicative de la fonction empiriquement attribuée, elle correspond à la valeur explicative des mécanismes causals identifiés. Elle correspond aux réponses aux questions « comment ça marche ? » et « à Quoi ça sert ? ».

La valeur explicative étiologique de la fonction – la réponse à la question « pourquoi est-ce là » ? est d'une autre nature. Premièrement, il s'agit d'une valeur explicative relative à l'origine métasystémique, et non systémique, d'un trait porteur de fonction. Deuxièmement, cette valeur explicative étiologique métasystémique n'a pas de valeur déterminante – ni empirique, ni logique. Il s'agit de l'hypothèse rationnelle (d'un jugement réfléchissant, selon la terminologie kantienne) d'une relation causale directionnelle entre les propriétés systémiques qualifiées de « fonction » et le régime causal métasystémique. En absence d'explication purement systémique, une telle relation

causale est en effet un postulat nécessaire à la non-contingence de la réalisation de la fonction¹²³. Cependant, ce postulat ne dit rien sur le *modus operandi* de la causalité métasystémique. La valeur explicative étiologique de la fonction dépend du nexus explicatif métasystémique dans lequel le rôle causal systémique de la fonction est incorporé pour produire un énoncé explicatif étiologique métasystémique. Le postulat de la valeur explicative étiologique métasystémique de la fonction systémique est une conséquence rationnelle de la dualité causale des systèmes biologiques dont la téléonomie est la conséquence par convergence des causalités systémique et métasystémique. C'est la raison pour laquelle nous l'avons incorporé dans la théorie de la fonction que nous proposons, bien qu'elle n'en constitue pas le cœur. Par contre, les théories métasystémiques – historiquement changeantes et parfois concurrentes – qui permettent de produire des énoncés explicatifs étiologiques de la fonction en y incorporant son rôle causal systémique ne font pas partie de la théorie de la fonction.

Il est possible de synthétiser cette théorie de la fonction sous la formulation suivante :

- A. *Attribution de fonction*. On attribue le qualificatif de fonction à la propriété *P* d'un trait *T* dans un système *S* pour lequel on définit un état de référence *S_R* dans les conditions suivantes :
- (1) L'existence du système *S* relève d'une double causalité systémique et métasystémique dont la convergence détermine la normativité du système.
 - (2) pour ce système *S*, l'état de référence *S_R* défini correspond à la normativité du système.
 - (3) La propriété *P* du trait *T* a un rôle causal systémique dans le maintien de *S* dans l'état de référence *S_R*.

¹²³ Ce principe de non-contingence de la fonction se retrouve dans le concept de « sélection-conséquence » de Wright.

(3.a) *Fonction normale*. La propriété P est associée à une ou plusieurs variables V_i , quantitatives ou qualitatives, et à un sous-domaine donné de valeurs de V_i de telle sorte que la propriété P a un rôle causal systémique dans le maintien de S dans l'état de référence S_R lorsque les valeurs de la variable V_i sont situées dans ce sous-domaine.

(3.b) *Dysfonction*. Si la condition (3.a) est remplie, la dysfonction de ce trait est la situation dans laquelle les valeurs prises par la ou les variables V_i associée à cette même propriété P sont en dehors du sous-domaine qui correspond de manière causale au maintien de S dans l'état de référence S_R .

B. *Explication étiologique de la fonction*. Par hypothèse, si l'explication systémique de la production ou de la présence du trait T par le système S est causalement incomplète, la propriété P du trait T a un rôle causal métasystémique dans l'existence de S , et donc de T .

Le point A constitue le cœur de la fonction physiologique et correspond aux conditions d'attribution de fonction. Il est indépendant du point B, et correspond à la manière dont les physiologistes – et par extension, les biologistes opérant dans les champs disciplinaires couverts par l'ombrelle de la physiologie – attribuent des fonctions. La fonction est un concept systémique et téléonomique. La dimension téléonomique est la conséquence de la dualité causale, et requiert donc le concept de causalité métasystémique, mais ne requiert pas que soit donné un contenu à ce concept. Historiquement, diverses propositions quant à la nature de ce principe causal ont été émises, s'opposant ou se substituant les unes aux autres : la causalité finale d'Aristote ; la génération spontanée de formes suivie de processus sélectifs postulé par Lucrèce ; les principes très généraux « *Natura nihil frustra facit* » de Harvey et « d'harmonie préétablie » de Bernard ; l'intentionnalité de la Nature (*in fine* supranaturelle) de Kant ; les diverses théoriques transformistes, etc. Certaines ont un réel contenu causal, d'autres non. Mais comme aucune d'entre elle ne détermine la structure de

l'attribution de fonction formulée par le point A de notre théorie, cela explique que la notion de fonction physiologique soit restée un invariant conceptuel.

Si le point A est indépendant du point B, le point B, par contre, est dépendant du point A. Il n'est pas possible d'attribuer une valeur explicative étiologique métasystémique à une fonction indépendamment de sa valeur explicative systémique. De plus, si le postulat de la valeur explicative étiologique de la fonction est indépendant du contenu des théories métasystémiques, la structure de l'énoncé explicatif de l'origine métasystémique de la fonction dépend de ce contenu. Cela explique que des partisans de théories métasystémiques concurrentes aient émis des énoncés explicatifs métasystémiques différents à partir d'une même fonction attribuée (par exemple, l'explication de l'origine du long cou des girafes). Dans la biologie contemporaine, ce point B correspond à l'utilisation du concept de fonction faite en biologie de l'évolution. L'identification d'une fonction permet d'émettre une hypothèse évolutive expliquant l'existence d'un trait donné, souvent d'ailleurs dans une combinaison de fonctions concomitantes et/ou successives comme dans les cas d'exaptations.

La théorie que nous proposons, outre la clarification de ce que le concept de fonction signifie pour un physiologiste et la manière dont ce concept est utilisé dans d'autres champs disciplinaires comme la biologie de l'évolution, permet de clarifier également le statut épistémologique de la physiologie en tant que science des fonctions. On peut définir l'étude des fonctions comme l'investigation systémique de la téléonomie des êtres vivants. Le caractère téléonomique des êtres vivants étant la conséquence de la dualité causale, systémique et métasystémique, de leur existence, le postulat téléonomique est rationnellement justifié par l'incomplétude explicative de la causalité systémique. Ainsi, bien que s'appuyant sur l'existence d'une cause « autre » que la causalité systémique, la physiologie n'a pas besoin d'autre chose que la causalité systémique pour mener à bien l'investigation des « mécanismes de la vie ». Elle est donc épistémologiquement cohérente, indépendamment des théories métasystémiques proposées, naturelles ou supranaturelles, et elle est

notamment épistémologiquement indépendante de la biologie de l'évolution. Sur ce point, le physiologiste est un agnostique, et ceci explique la persistance historique de la physiologie malgré le basculement d'une vision fixiste à une vision évolutive du vivant et sa résistance aux controverses relatives à la nature des mécanismes évolutifs. Elle est, de ce fait, incapable à elle seule de produire des énoncés explicatifs métasystémiques. Cela ne signifie pas que les processus systémiques et métasystémiques soient indépendants les uns des autres, au contraire. D'une part, par définition, l'existence de processus systémiques est la conséquence de processus métasystémiques. D'autre part, le principe de non-contingence inhérent au caractère téléonomique des êtres vivants implique que les processus systémiques contribuent aux processus métasystémiques. Il y a donc une interaction réciproque, mais non symétrique, entre causalités systémique et métasystémique, dont les relations entre physiologie et biologie de l'évolution sont le reflet¹²⁴.

2. Les marges de la théorie duale de la fonction : application aux systèmes biologiques supraorganismaux, aux systèmes artéfactuels ?

La définition de la fonction qui est proposée a pour objectif de rendre compte du concept de fonction physiologique au sens large. Les « systèmes » qu'elle mentionne sont avant tout les organismes vivants, et c'est fondamentalement dans ce sens de « systèmes » que sa pertinence doit être jugée. Toutefois, l'usage de la notion de fonction biologique n'est pas limité aux champs disciplinaires couverts par l'ombrelle de la physiologie, ni même limité aux sciences du Vivant en dehors des sciences naturelles. Nous aborderons ici rapidement la manière dont la théorie de la

¹²⁴ Si la relation causale des processus métasystémiques vers les processus systémiques a été identifiée et soulignée, la relation causale des processus systémiques vers les processus métasystémiques a souvent été négligée, amenant à concevoir la physiologie comme épistémologiquement inféodée à la biologie de l'évolution. C'est notamment la vision de Mayr dans la manière dont il conçoit les relations entre causalité prochaine (la physiologie) conditionnée par la causalité ultime (le programme génétique), ce qui l'a amené à modifier la définition de la téléonomie telle qu'initialement proposée par Pittendrigh.

fonction pourrait être interprétée de manière élargie pour rendre compte d'autres usages du concept de fonction, notamment la notion de fonction appliquée à des organismes intentionnellement modifiés par l'action humaine (organismes domestiqués ou génétiquement modifiés), à des systèmes vivants supraorganismaux (espèces), à des écosystèmes, ou à des systèmes physiques intentionnellement modifiés par l'action humaine (réseaux d'irrigation, rivières endiguées). L'objectif n'est pas d'apporter une réponse détaillée à ces questions, mais explorer brièvement les limites de la théorie duale de la fonction.

Considérons tout d'abord le cas des bioartéfacts tels que les organismes domestiqués, qui sont des organismes vivants comme les organismes « naturels » mais dont certaines caractéristiques systémiques sont la conséquence d'une action intentionnelle humaine. Le maïs *Bt* est une bonne illustration de ce cas, puisqu'il s'agit d'une variété issue d'une plante initialement sauvage, la téosinte (*Zea mays* subsp. *parviglumis*), qui, par un processus de sélection artificielle de plusieurs millénaires, a abouti à l'apparition du maïs cultivé (*Zea mays* subsp. *Mays*), récemment modifié par génie génétique avec l'introduction d'un gène bactérien codant pour une entomotoxine (*Bt*) toxique pour la pyrale du maïs, une chenille ravageuse des cultures. Dans la plante sauvage, la réserve nutritive présente dans les graines a pour fonction d'assurer la reproduction de la plante, alors que dans la plante cultivée, à cette fonction initiale se rajoute la fonction de fourniture d'amidon destinée à la consommation humaine, associée à une augmentation de la quantité d'amidon produite par la plante. Dans le cas du maïs *Bt*, la fonction de la toxine est une fonction écologique défensive due à son action entomotoxique, alors que la fonction de cette action chez la bactérie d'origine (*Bacillus thuringiensis*) dans son milieu naturel n'est pas clairement identifiée. On voit donc que la domestication a amené à l'apparition de caractéristiques nouvelles. Selon notre théorie, elles peuvent être légitimement qualifiées de fonction, en considérant que l'existence de la variété cultivée est la conséquence d'une dualité causale systémique et métasystème. Ce qui change par rapport à une plante sauvage est la nature de la causalité métasystème, dont le nexus causal inclut, outre les processus de sélection naturelle, les processus de sélection artificielle et de génie génétique. La

téléonomie du bioartéfact en question correspond à la convergence des causalités systémiques et métasystémiques, ce qui permet de définir de nouvelles fonctions, parfois à partir d'une même action (l'action entomotoxique), ou un changement de sous-domaine de variables (augmentation de la quantité d'amidon produit) d'une fonction naturelle. Ainsi, le passage de la plante sauvage à la plante domestiquée laisse intact et opérationnel le concept de fonction. Ce qui est modifié est la nature des processus causals métasystémiques, ce qui modifie la téléonomie du système avec trois conséquences. La première est la définition de nouvelles fonctions opérant au sein de l'organisme domestiqué. La deuxième est la nature des explications étiologiques métasystémiques de ces fonctions et des traits qui les portent, qui dépend du nexus explicatif métasystémique. Enfin, à la différence de la plante sauvage, la causalité métasystémique anthropogénique détermine une téléonomie extérieure à l'organisme domestiqué, qui devient alors un sous-système d'un système social. Il est alors cohérent d'attribuer des fonctions non seulement au sein de l'organisme, mais à l'organisme lui-même, même si ce type de fonction va au-delà de la définition d'une fonction biologique.

Est-il possible de définir des fonctions supraorganismales conservant le même cœur conceptuel que celui des fonctions physiologiques ? En fait, dans une conception essentialiste de l'espèce (qui est par exemple celle défendue par Flourens dans sa critique de Darwin), la téléonomie de l'organisme est subordonnée à la téléonomie de l'espèce. La fonction peut donc être légitimement considérée comme attribuée au niveau de l'espèce. Dans la vision standard de la théorie synthétique de l'évolution, où l'organisme est la cible de la sélection naturelle, la téléonomie est définie au niveau de l'organisme. Toutefois, dans le cadre des théories de sélection de groupes, la téléonomie se trouve définie à un niveau supraorganismal, ce qui rend cohérent l'attribution de fonction à ce niveau. Nous ne détaillerons pas ce point qui relève plus de la nature de la causalité métasystémique que de la théorie de la fonction. Nous le signalons simplement pour souligner le fait que le niveau ultime de téléonomie, qui définit jusqu'à quel niveau il est cohérent d'attribuer des fonctions, dépend du niveau d'effet des processus métasystémiques supposés. Toutefois, cela

n'a pas d'incidence réelle sur l'attribution de fonction à des niveaux d'organisation systémiques plus élémentaires, dans la mesure où un système peut être décomposé en un ensemble de sous-systèmes. Une causalité métasystémique supraorganismale n'empêche donc pas l'attribution de fonction à un niveau organismal, dans la mesure où il est toujours possible de définir un état de référence d'un sous-système par rapport à une téléonomie définie à un niveau d'organisation supérieur.

Est-il pour autant possible d'attribuer des fonctions au niveau d'un écosystème conservant le même cœur conceptuel que celui des fonctions physiologiques ? Savoir s'il est légitime d'attribuer des fonctions au niveau d'un écosystème une question amplement débattue, et une discussion dans laquelle nous n'entrerons pas. Nous nous contenterons de voir quelles réponses la théorie duale de la fonction apporte à cette question. L'exemple de la toxine TXX montre que l'attribution de fonction au sein d'un écosystème n'est pas équivalent à l'attribution de fonction au niveau de l'écosystème. La question « à quoi ça sert ? » est posée pour des individus (ou des groupes d'individus) mais pas pour l'écosystème. Des processus téléonomiques opèrent au sein d'un écosystème, mais pour définir une fonction conceptuellement équivalente au niveau de l'écosystème, il faut que l'écosystème lui-même relève d'une double causalité systémique et métasystémique. Or, s'il est possible d'identifier un nexus de relations entre les entités d'un écosystème et l'état d'équilibre dynamique de celui-ci, ce nexus relève à priori de mécanismes purement systémiques. Il est certes possible de définir un état de référence pour un écosystème (par exemple, un état considéré comme socialement « bon »), mais celui-ci n'étant pas la conséquence de la convergence d'une causalité systémique et métasystémique, le qualificatif de « fonction » ou de « dysfonction » attribué aux conséquences systémiques de l'action d'un composant de cet écosystème relève, selon notre théorie, d'un usage quasi-métaphorique, car le cœur conceptuel de la fonction physiologique n'est pas respecté. L'élargissement du champ terminologique se fait au détriment d'un affaiblissement sémantique. La « normalité » de l'écosystème n'est pas téléonomique. Toutefois, dans le cadre d'une politique interventionniste dont l'objectif est d'agir sur les processus systémiques déterminant l'état de l'écosystème, cette

intervention anthropogénique relève d'une causalité métasystémique. L'état de l'écosystème consécutif à cette intervention pourrait alors être considéré comme la conséquence de processus systémiques et métasystémiques déterminant la téléonomie de l'écosystème. Ceci ouvre toutefois la question de savoir si la téléonomie est définie par l'intentionnalité anthropogénique ou les conséquences de l'action anthropogénique entreprise au nom de cette intentionnalité. Quoiqu'il en soit, qu'il relève d'une téléonomie ou pas, l'état de référence d'un écosystème relève d'un choix anthropogénique, et une fonction attribuée dans une telle condition n'est pas une fonction « naturelle ».

L'existence d'un bassin hydrologique, à la différence d'un réseau vasculaire biologique, ne relève pas d'une dualité causale et, logiquement, on n'attribue pas usuellement de fonction au lit d'une rivière. On attribue toutefois le qualificatif de fonction aux composant d'un réseau d'irrigation, bien qu'il ne s'agisse pas de fonction biologique. Comme nous l'avons vu précédemment, il existe une similitude entre réseau vasculaire et réseau d'irrigation qui est que l'existence de tous deux relève, à la différence des réseaux hydrologiques, d'une double causalité systémique et métasystémique, qu'il est d'ailleurs possible d'objectiver thermodynamiquement. Des situations intermédiaires se trouvent lorsque les réseaux hydrologiques naturels sont modifiés intentionnellement, par exemple par des endiguements. Ces actions humaines intentionnelles correspondent à des processus causals métasystémiques, et, selon la théorie duale de la fonction, parler de « fonction » d'une digue peut être considéré comme conceptuellement équivalent à parler de la fonction de la paroi vasculaire.

3. Conclusion

La théorie duale de la fonction physiologique (au sens large) est structurée autour d'un point central qui est la dualité causale systémique et métasystémique des systèmes biologiques, qui constitue leur singularité épistémologique au sein des systèmes naturels. Cette théorie est dite duale en référence à cette dualité causale qui détermine la téléonomie de ces systèmes, le fait qu'ils

apparaissent comme « dirigés vers un but ». Une fonction biologique relève de cette dualité causale à différents niveaux. Une fonction biologique est, dans la démarche empirique d'attribution de fonction et dans la valeur explicative qui en découle, fondamentalement systémique et téléonomique, mais n'a pas de valeur explicative étiologique déterminante. Cette valeur explicative étiologique, métasystémique, dépend de l'incorporation de la valeur causale systémique de la fonction dans une théorie métasystémique, dont la théorie darwinienne de l'évolution est un exemple.

La théorie duale de la fonction physiologique rend compte de la double valeur explicative attribuée à la fonction par les physiologistes – les réponses aux questions « comment ça marche ? » et « à quoi ça sert ? » et explique la valeur heuristique spécifique du concept de fonction pour la compréhension des systèmes biologiques et non physiques. Elle permet de préciser les conditions et les limites de la dimension explicative étiologique de la fonction biologique, la réponse à la question « pourquoi c'est là ? ». La terminologie et le concept de « téléonomie », définie par la convergence de la dualité causale, permet de distinguer les questions « à quoi ça sert ? » et « comment ça marche ? », et d'apporter des réponses distinctes à ces deux questions souvent confondues dans le concept de « téléologie ». La terminologie et le concept de causalité « systémique » et « métasystémique », substitués aux formulations habituelles de causalité « prochaine » et « ultime », permet de formuler la dualité causale des systèmes biologiques de manière neutre quant à la nature de la causalité métasystémique et des relations qu'elle entretient avec la causalité systémique. De plus, cette terminologie permet une formulation qui, bien qu'applicable aux systèmes biologiques, rend possible un élargissement du concept de fonction à d'autres types de systèmes, pour autant qu'ils relèvent d'une dualité causale systémique et métasystémique.

Bibliographie

- Académie des sciences. (2016). *Les origines du vivant*. Gallimard.
- Al-Rawi, M., & Al-Jumaily, A. M. (2016). Assessing abdominal aorta narrowing using computational fluid dynamics. *Med Biol Eng Comput*, 54(5), 843-853.
- Anonyme. (2018). *Elucidari de las propietatz de totas res naturals* (C. P. Hershon&P. T. Ricketts). Carrefour Ventadour.
- APS. (2006). *Strategic plan 2006-2010*. American Physiological Society.
- Ariew, A. (2003). Ernst Mayr's « ultimate/proximate » distinction reconsidered and reconstructed. *Biology & Philosophy*, 18, 553-565.
- Aristote. (1942). *Generation of animals* (A. L. Peck, Trad.; Peck, A.L.). Harvard University Press, 1942.
- Aristote. (2012). *La physique* (A. Stevens, Trad.; A. Stevens). Vrin, 2012.
- Aristote. (2014a). *Métaphysique*. Les échos du maquis.
- Aristote. (2014b). *Oeuvres complètes* (P. Pellegrin, Éd.). Flammarion.
- Bastian, H. C. (1872). *The beginning of life.: Vol. 2 vol*. MacMillan.
- Bejan, A. (2016). Life and evolution as physics. *Commun Integr Biol*, 9(3), e1172159.
- Bejan, A., & Lorente, S. (2004). The constructal law and the thermodynamics of flow systems with configuration. International journal of heat and mass transfer. *International journal of heat and mass transfer*, 47, 3203-3214.
- Bejan, A., & Lorente, S. (2010). The constructal law of design and evolution in nature. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 365(1545), 1335-1347.
- Bejan, A., & Lorente, S. (2011). The constructal law and the evolution of design in nature. *Phys Life Rev*, 8(3), 209-240.
- Bernard, C. (1988). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*. Flammarion.
- Berne, R. M., & Levy, M. N. (Éds.). (1998). *Physiology*. Mosby.

- Bershtein, L. M. (2005). The joker function of glucose in the development of main non-communicable human diseases. *Vestn Ross Akad Med Nauk*, 2, 48-51.
- Bigelow, J., & Pargetter, R. (1999). Functions. In D. J. Buller (Éd.), *Function, selection, and design*. (p. 97-114). State University of New York Press.
- Boorse, C. (1976). Wright on functions. *The Philosophical Review*, 85(1), 70-86.
- Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M. J., Soejono, R. P., Jatmiko, Saptomo, E. W., & Due, R. A. (2004). A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, 431(7012), 1055-1061.
- Browne, J. (2002). *Charles Darwin – The Power of Place*. Princeton University Press.
- Buller, D. J. (Éd.). (1999). *Function, selection and design*. State University of New York Press.
- Buller, D. J. (1998). Etiological theories of function : A geographical survey. *Biology and philosophy*, 13, 505-527.
- Canfield, J. (1964). Teleological explanations in biology. *British Journal of Philosophy of Science*, 14.
- Canguilhem, G. (1966). *Le normal et le pathologique*. PUF.
- Cannon, W. B. (1939). *The wisdom of the body*. Norton.
- Caro, C. G., Pedley, T. J., Schroter, R. C., & Seed, W. A. (2012). *The mechanics of the circulation*. Cambridge University Press.
- Caro, T., Argueta, Y., Briolat, E. S., Bruggink, J., Kasprosky, M., Lake, J., Mitchell, M. J., Richardson, S., & How, M. (2019). Benefits of zebra stripes : Behaviour of tabanid flies around zebras and horses. *PLoS One*, 14(2), e0210831.
- Cassot, F., Lauwers, F., Lorthois, S., Puwanarajah, P., Cances-Lauwers, V., & Duvernoy, H. (2009). Branching patterns for arterioles and venules of the human cerebral cortex. *Brain Res*, 1313, 62-78.
- Cassot, F., Lauwers, F., Lorthois, S., Puwanarajah, P., & Duvernoy, H. (2009). Scaling laws for branching vessels of human cerebral cortex. *Microcirculation*, 16(4), 331-344, 2 p following 344.

- Clarke, J. (2013). Paleontology. Feathers before flight. *Science*, 340(6133), 690-692.
- Cummins, R. (1975). Functional analysis. *The Journal of Philosophy*, 72, 741-765.
- Cummins, R. (2002). Neo-teleology. In A. Ariew, R. Cummins, & M. Perlman (Éds.), *Functions*. Oxford University Press.
- Cuvier, G. (1840). *Discours sur les révolutions à la surface du globe, et sur les changemens qu'elles ont produits sur le règne animal*. H. Cousin. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6226540b>
- Dai, W. (2013). Constructal Theory Applied to Vascular Countercurrent Networks. In L. A. O. Rocha, S. Lorente, & A. Bejan (Éds.), *Constructal Law and the Unifying Principle of Design* (p. 143-160). Springer.
- Darwin, C. R. (1859). *The origins of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray.
- Darwin, C. R. (1860). *Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung, oder, Erhaltung der vervollkommeneten Rassen im Kampfe um's Daseyn*. (H. G. Bronn, Trad.). Schweizerbart.
- Darwin, C. R. (1862). *De l'origine des espèces ou des lois du progrès chez les êtres organisés*. Trad. C.-A. Royer (R. C.-A., Trad.). Guillaumin et Cie et Masson & fils.
- Darwin, C. R. (1866). *Letter no. 5282, to J. V. Carus, 21 November 1866*. Darwin Correspondence Project. <http://www.darwinproject.ac.uk/DCP-LETT-5282>
- Darwin, C. R. (1872a). *Letter to A. R. Wallace, 27 August 1872*. Darwin Correspondence Project. <https://www.darwinproject.ac.uk/letter/DCP-LETT-8488.xml>
- Darwin, C. R. (1872b). *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. 6th edition; with additions and corrections*. John Murray.
- Darwin, C. R. (1873). *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou La lutte pour l'existence dans la nature*. (J.-J. Moulinié, Trad.). Reinwald.
- Darwin, C. R. (1985). *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou La lutte pour l'existence dans la nature*. (E. Barbier, Trad.; (édition originale Reinwald, Paris, 1876)). La Découverte.

- Darwin, C. R. (1993). *The autobiography of Charles Darwin* (N. Barlow, Éd.). Norton and Compagny.
- Dawkins, R. (1982). *The extended phenotype*. Oxford University Press.
- De Vries, H. (1910). *The mutation theory : Experiments and observations on the origin of species in the vegetable kingdom* (J. B. F. and A. D. Darbishire, Trad.). The open court publishing company.
<https://www.biodiversitylibrary.org/item/16402#page/17/mode/1up>
- de Ricqlès, A. (2010). Le problème de la causalité complexe aux sources de la relation structuro-fonctionnelle. In J. Gayon & A. de Ricqlès (Éds.), *Les fonctions : Des organismes aux artefacts* (p. 179-188). Presses Universitaires de France.
- de Ricqlès, A., & Gayon, J. (2009). Fonctions. In T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre, & M. Silberstein (Éds.), *Les mondes darwiniens, l'évolution de l'évolution*. Syllepse.
- Desclés, J.-P., & Cheong, K.-S. (2006). Analyse critique de la notion de variable (points de vue sémiotique et formel). *Mathematics and social sciences*, 173(1), 43-102.
- Du Bois-Reymond, E. (1882). The seven World-problems. *Popular Science Monthly*, 20, 433-447.
- Eckert, R. (1988). *Animal physiology, mechanisms and adaptations*. Freeman & Compagny.
- Eiberg, H., Troelsen, J., Nielsen, M., Mikkelsen, A., Mengel-From, J., Kjaer, K. W., & Hansen, L. (2008). Blue eye color in humans may be caused by a perfectly associated founder mutation in a regulatory element located within the HERC2 gene inhibiting OCA2 expression. *Hum Genet*, 123(2), 177-187.
- Elborn, J. S. (2017). Cystic fibrosis. *Lancet*, 388(10059), 2519-2531.
- Farmer, C. G. (1999). Evolution of the vertebrate cardio-pulmonary system. *Annu Rev Physiol*, 61, 573-592.
- Fernel, J. (1551). *De naturali parte medicinae libri septem*.
- Fernel, J. (1554). *Medicina*. Andream Wechelum.
- Fernel, J. (1580). *Universa medicina*. Jacobum Soer. <https://doi.org/10.3931/e-rara-6409>
- Fernel, J. (2001). *La Physiologie* (Kany-Turpin, J.). Fayard.

- Flourens, P. (1864). *Examen du livre de M. Darwin sur l'origine des espèces*. Garnier frères.
<https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k355810.texteImage>
- Follon, J. (1988). Réflexions sur la théorie aristotélicienne des quatre causes. *Revue Philosophique de Louvain*, 86(71), 317-353.
- Fowler, J., Cohen, L., & Jarvis, P. (1998). *Practical statistics for field biology*. Wiley.
- Francis, R. C. (1990). Causes, proximate and ultimate. *Biol Philos*, 5, 401-415.
- Fung, Y. C. (2010). *Biomechanics Circulation*. Springer.
- Gain, F. (Éd.). (2011). *Aristote. Les parties des animaux* (Frédéric Gain, Trad.). Le Livre de poche.
- Garson, J. (2019). *What biological functions are and why they matter*. Cambridge University Press.
- Gayon, J. (1992). *Darwin et l'après-Darwin : Une histoire de l'hypothèse de la sélection naturelle*. Kimé.
- Gayon, J. (2010). Raisonnement fonctionnel et niveaux d'organisation en biologie. In J. Gayon & A. de Ricqlès (Éds.), *Les fonctions : Des organismes aux artefacts* (p. 125-138). Presses Universitaires de France.
- Gayon, J., & de Ricqlès, A. (Éds.). (2010). *Les fonctions : Des organismes aux artefacts*. Presses Universitaires de France.
- Gehring, W. J. (2004). Historical perspective on the development and evolution of eyes and photoreceptors. *Int J Dev Biol*, 48(8-9), 707-717.
- Goblot, E. (1922). *Le système des sciences : Le vrai, l'intelligible et le réel*. Armand Collin.
- Godfrey-Smith, P. (1994). A Modern history theory of functions. *Noûs*, 28, 344-362.
- Gould, S. J. (2000). *The structure of evolutionary theory*. The Belknap press of Harvard university press.
- Hadjistassou, C., Bejan, A., & Ventikos, Y. (2015). Cerebral oxygenation and optimal vascular brain organization. *J R Soc Interface*, 12(107), 20150245.
- Hanifin, C. T. (2010). The chemical and evolutionary ecology of tetrodotoxin (TTX) toxicity in terrestrial vertebrates. *Mar Drugs*, 8(3), 577-593.
- Harvey, W. (1628). *Exercitationes de Motu Cordis et Sanguinis in animalibus*. Guilielmus Fitzerus (William Fitzer). <https://archive.org/details/exercitatioanato00harv/v2>

- Harvey, W. (1879). *La circulation du sang; trad. C. Richet* (C. Richet, Trad.). Masson.
- Harvey, W. (1928). *Anatomical studies on the motion of the heart and blood (trad. C.D. Leake)* (C. D. Leake, Trad.). Charles C Thomas.
- Harvey, W. (1950). *Étude anatomique du mouvement du coeur et du sang chez les animaux. Trad. C. Lauby* (C. Lauby., Trad.). Doin, 1950.
- Hempel, C. G. (1965). The logic of functional analysis. In *Aspects of scientific explanation* (p. 297-330). Free Press.
- Hempel, C. G., & Oppenheimer, P. (1948). Studies in the Logic of Explanation. *Philosophy of Science*, 15(2), 135-175.
- Henneberg, M., Eckhardt, R. B., Chavanaves, S., & Hsu, K. J. (2014). Evolved developmental homeostasis disturbed in LB1 from Flores, Indonesia, denotes Down syndrome and not diagnostic traits of the invalid species *Homo floresiensis*. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 111(33), 11967-11972.
- Hicks, J. W., & Farmer, C. G. (1999). Gas exchange potential in reptilian lungs : Implications for the dinosaur-avian connection. *Respir Physiol*, 117(2-3), 73-83.
- Horsfield, K. (1976a). Some mathematical properties of branching trees with application to the respiratory system. *Bull Math Biol*, 38(3), 305-315.
- Horsfield, K. (1976b). Morphology of the bronchial tree in the dog. *Respir Physiol*, 26(2), 173-182.
- Hotta, K., Chen, B., Behnke, B. J., Ghosh, P., Stabley, J. N., Bramey, J. A., Sepulveda, J. L., Delp, M. D., & Muller-Delp, J. M. (2017). Exercise training reverses age-induced diastolic dysfunction and restores coronary microvascular function. *J Physiol*, 595(12), 3703-3719.
- Hwang, T. C., Yeh, J. T., Zhang, J., Yu, Y. C., Yeh, H. I., & Destefano, S. (2018). Structural mechanisms of CFTR function and dysfunction. *J Gen Physiol*, 150(4), 539-570.
- Infield, D. T., Cui, G., Kuang, C., & McCarty, N. A. (2016). Positioning of extracellular loop 1 affects pore gating of the cystic fibrosis transmembrane conductance regulator. *Am J Physiol Lung Cell Mol Physiol*, 310(5), L403-14.

- Kant, E. (1995). *Critique de la faculté de juger* (A. Renaut, Trad.; Renaut, A.). GF Flammarion.
- Karsenti, E. (2008). Self-organization in cell biology : A brief history. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 9(3), 255-262.
- Krohs, U. (2010). Dys-, mal- et non- : L'autre face de la fonctionnalité. In J. Gayon & A. de Ricqlès (Éds.), *Les fonctions : Des organismes aux artéfacts* (p. 337-352). Presses Universitaires de France.
- Laland, K. N., Sterelny, K., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., & Uller, T. (2011). Cause and effect in biology revisited : Is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful? *Science*, 334(6062), 1512-1516.
- Lamarck, J.-B. (1809). *Philosophie zoologique*.
- Lennox, J. G. (2010). La fonction biologique : Phylogénie d'un concept. In J. Gayon & A. de Ricqlès (Éds.), *Les fonctions : Des organismes aux artéfacts* (p. 17-42). Presses Universitaires de France.
- Li, Q., Gao, K. Q., Vinther, J., Shawkey, M. D., Clarke, J. A., D'Alba, L., Meng, Q., Briggs, D. E., & Prum, R. O. (2010). Plumage color patterns of an extinct dinosaur. *Science*, 327(5971), 1369-1372.
- Littre, E. (1874). *Dictionnaire de la langue française*, , Tome 2. Hachette.
- Loison, L. (2010). *Qu'est ce que le néolamarckisme ?* Vuibert.
- Lopes, R., & Betrouni, N. (2009). Fractal and multifractal analysis : A review. *Med Image Anal*, 13(4), 634-649.
- Losa, G. A. (2009). The fractal geometry of life. *Riv Biol*, 102(1), 29-59.
- Lubinsky, M. (2013). Hypothesis : Cystic fibrosis carrier geography reflects interactions of tuberculosis and hypertension with vitamin D deficiency, altitude and temperature. Vitamin D deficiency effects and CF carrier advantage. *J Cyst Fibros*, 11(1), 68-70.
- Lucrèce. (1993). *De rerum natura* (J. Kany-Turpin, Trad.; Kany-Turpin, J.). Aubier, 1993.

- Luz, M. R., de Oliveira, G. A., de Sousa, C. R., & Da Poian, A. T. (2008). Glucose as the sole metabolic fuel : The possible influence of formal teaching on the establishment of a misconception about energy-yielding metabolism among students from Rio de Janeiro, Brazil. *Biochem Mol Biol Educ*, 36(6), 407-416.
- Maina, J. N. (2000). Comparative respiratory morphology : Themes and principles in the design and construction of the gas exchangers. *Anat Rec*, 261(1), 25-44.
- Markovic, R., Peltan, J., Gosak, M., Horvat, D., Zalik, B., Seguy, B., Chauvel, R., Malandain, G., Couffinhal, T., Duplaa, C., Marhl, M., & Roux, E. (2017). Planar cell polarity genes frizzled4 and frizzled6 exert patterning influence on arterial vessel morphogenesis. *PLoS One*, 12(3), e0171033.
- Martin, R. D., Maclarnon, A. M., Phillips, J. L., & Dobyns, W. B. (2006). Flores hominid : New species or microcephalic dwarf? *Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol*, 288(11), 1123-1145.
- Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. *Science*, 134, 1501-1506.
- Mazliak. (2013). *William Harvey, la circulation du sang et l'épigenèse des embryons. Les prémisses de la méthode expérimentale*. Hermann.
- McKellar, R. C., Chatterton, B. D., Wolfe, A. P., & Currie, P. J. (2011). A diverse assemblage of Late Cretaceous dinosaur and bird feathers from Canadian amber. *Science*, 333(6049), 1619-1622.
- McLaughlin, P. (2004). *What functions explain : Functional explantion and self-reproducing systems*. Cambridge University Press.
- Millikan, R. G. (1984). *Language, thought, and other biological categories*. MIT Press.
- Millikan, R. G. (1989). An ambiguity in the notion of function. *Biology and Philosophy*, 4, 172-176.
- Moczydlowski, E. G. (2013). The molecular mystique of tetrodotoxin. *Toxicon*, 63, 165-183.
- Montevil, M., & Mossio, M. (2015). Biological organisation as closure of constraints. *J Theor Biol*, 372, 179-191.

- Montevil, M., Mossio, M., Pocheville, A., & Longo, G. (2016). Theoretical principles for biology : Variation. *Prog Biophys Mol Biol*, 122(1), 36-50.
- Moreau, B., & Mauroy, B. (2014). Functional optimization of the arterial network. *No. arXiv: 1405.1281*.
- Moreno, A., & Mossio, M. (2015). *Biological Autonomy : A Philosophical and Theoretical Enquiry* (Vol. 12). Springer.
- Mossio, M., Montevil, M., & Longo, G. (2016). Theoretical principles for biology : Organization. *Prog Biophys Mol Biol*, 122(1), 24-35.
- Mossio, M., & Moreno, A. (2010). Organisational closure in biological organisms. *Hist Philos Life Sci*, 32(2-3), 269-288.
- Mossio, M., Saborido, C., & Moreno, A. (2009). An organizational account of biological functions. *Brit J Phil Sci*, 60, 813-841.
- Mossio, M., Saborido, C., & Moreno, A. (2010). Fonctions : Normativité, téléologie et organisation. In J. Gayon & A. de Ricqlès (Éds.), *Les fonctions : Des organismes aux artefacts* (p. 159-173). Presses Universitaires de France.
- Nagel, E. (1961). *The structure of science : Problems in the logic of scientific explanation*. Harcourt, Brace & World.
- Nagel, T. (2018). *L'esprit et le cosmos* (D. B. & F. Loth, Trad.). Vrin.
- Neander, K. (1991). The teleological notion of « function ». *Australian Journal of Philosophy*, 69, 454-468.
- Neander, K. (1995). Malfunctioning. In D. J. Buller (Éd.), *Function, selection, and design*. State University of New York Press.
- Neander, K. (2010). Comment les traits sont-ils typés? In J. Gayon & A. de Ricqlès (Éds.), *Les fonctions : Des organismes aux artefacts* (p. 124). Presses Universitaires de France.

- Nilsson, D. E., & Pelger, S. (1994). A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proc Biol Sci*, 256(1345), 53-58.
- Noble, D. (1979). *The initiation of the heartbeat*. Clarendon Press.
- Noble, D. (2016). *Dance to the tune of life*. Cambridge University Press.
- Obendorf, P. J., Oxnard, C. E., & Kefford, B. J. (2008). Are the small human-like fossils found on Flores human endemic cretins? *Proc Biol Sci*, 275(1640), 1287-1296.
- Paulin, F., & Simon, J. (2012). Fonction, explication et enseignement de la sélection naturelle. *Biologie géologie*, 4, 115-127.
- Peng, J. (2019). Gene redundancy and gene compensation : An updated view. *J Genet Genomics*, 46(7), 329-333.
- Persons, W. S. th, & Currie, P. J. (2015). Bristles before down : A new perspective on the functional origin of feathers. *Evolution*, 69(4), 857-862.
- Pigliucci, M., & Muller, G. B. (Éds.). (2010). *Evolution-the extended synthesis*. MIT Press.
- Pittendrigh, C. S. (1958). Adaptation, natural selection, and behavior. In A. R. and G. G. Simpson (Éd.), *Behavior and Evolution* (p. 390-416). Yale University Press.
- Poolman, E. M., & Galvani, A. P. (2007). Evaluating candidate agents of selective pressure for cystic fibrosis. *J R Soc Interface*, 4(12), 91-98.
- Popper, K. (1959). *The Logic of scientific discovery*. Hutchinson & Co.
- Popper, K. (1989). *La quête inachevée*. Press Pocket.
- Popper, K. (1990). *A world of propensities*. Thoemmes Continuum.
- Prigogine, I., & Nicolis, G. (1971). Biological order, structure and instabilities. *Quartely reviews of biophysics*, 4, 107-148.
- Razavi, M. S., Shirani, E., Salimpour, M. R., & Kassab, G. S. (2014). Constructal law of vascular trees for facilitation of flow. *PLoS One*, 9(12), e116260.
- Reece, J. B., Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., & Jackson, R. B. (2011). *Campbell Biology*, 9th edition. Pearson.

- Reis, A. H. (2006). Constructal view of scaling laws of river basins. *Geomorphology*, 78, 201-206.
- Reis, A. H., Miguel, A. F., & Aydin, M. (2004). Constructal theory of flow architecture of the lungs. *Med Phys*, 31(5), 1135-1140.
- Rothschuh, K. E. (1973). *History of physiology* (G. B. Risse, Trad.). Krieger Publishing Compagny.
- Roux, E. (2002). Origine et évolution de l'appareil respiratoire aérien des Vertébrés [Origin and evolution of the respiratory tract in vertebrates]. *Rev Mal Respir*, 19(5 Pt 1), 601-15.
- Roux, E. (2014). The concept of function in modern physiology. *J Physiol*, 592(Pt 11), 2245-2249.
- Roux, E. (2018). Function, dysfunction and normality in biological sciences. *Biol Theor*, 13(17–28).
- Roux, E. (2020). Are functions selected effects? *Metascience*, 29, 107-111.
- Roux, E., & Marhl, M. (2017). Theoretical Analysis of the Vascular System and its Relation to Adrian Bejan's constructal Theory. *J Theor Appl Vasc Res*, 2(1), 13-18.
- Saborido, C. (2012). *Funcionalidad y organización en biología : Reformulación del concepto de función desde una perspectiva organizacional* [Thèse doctorale]. Euskal Herriko Unibertsitatea/Universidad del País Vasco.
- Saborido, C., Mossio, M., & Moreno, A. (2011). Biological organization and cross-generation functions. *Brit J Phil Sci*, 62, 583-606.
- Saint-Criq, V., & Gray, M. A. (2017). Role of CFTR in epithelial physiology. *Cell Mol Life Sci*, 74(1), 93-115.
- Schmidt-Nielsen, K. (1998). *Physiologie animale*. Dunod.
- Sheppard, D. N., & Welsh, M. J. (1999). Structure and function of the CFTR chloride channel. *Physiol Rev*, 79(1 Suppl), S23-45.
- Sherrington, C. (1946). *The endeavour of Jean Fernel with a list of the editions of his writings*. Cambridge University Press.
- Shrodinger, E. (1987). *Qu'est-ce que la vie?* (L. Keffler, Trad.). Christian bourgois.
- Sommerhoff, G. (1950). *Analytical biology*. Oxford University Press.

- Strahler, AN. (1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 38(6), 913-920.
- Strick, J. E. (2000). *Spark of life : Darwinism and the Victorian debates over spontaneous generation*. Harvard University Press.
- Tawhai, M. H., & Burrowes, K. S. (2008). Modelling pulmonary blood flow. *Respir Physiol Neurobiol*, 163(1-3), 150-157.
- Taylor, M., A. (1994). Stone, bone or bubbler : Buoyancy control strategies in aquatic Tetrapods. In B. Q. and R. J. Maddock L (Éd.), *Mechanics and Physiology of Animal Swimming* (p. 251-262). Cambridge University Press.
- The Physiological Society. (2016). *Health of physiology*. www.physoc.org/policy/health-of-physiology/
- Toepfer, G. (2012). Teleology and its constitutive role for biology as the science of organized systems in nature. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 43(1), 113-119.
- Wang, Y., Wrennall, J. A., Cai, Z., Li, H., & Sheppard, D. N. (2014). Understanding how cystic fibrosis mutations disrupt CFTR function : From single molecules to animal models. *Int J Biochem Cell Biol*, 52, 47-57.
- Wang, Z., & Huang, C. (2012). Self-Organized Criticality of Rainfall in Central China. *Advances in Meteorology*, 2012, Article ID 203682.
- West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276(5309), 122-126.
- Wiener, N. (1948). *Cybernetics : Or Control and Communication in the Animal and the Machine*. MIT Press.
- Williams, B. L. (2010). Behavioral and chemical ecology of marine organisms with respect to tetrodotoxin. *Mar Drugs*, 8(3), 381-398.
- Wine, J. J., Hansson, G. C., König, P., Joo, N. S., Ermund, A., & Pieper, M. (2017). Progress in understanding mucus abnormalities in cystic fibrosis airways. *J Cyst Fibros*, 17(2S), S35-S39.

- Wings, O. (2007). A review of gastrolith function with implications for fossil vertebrates and a revised classification. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52, 1-16.
- Wings, O., & Sander, P. M. (2007). No gastric mill in sauropod dinosaurs : New evidence from analysis of gastrolith mass and function in ostriches. *Proc Biol Sci*, 274(1610), 635-640.
- Woodfield, A. (1976). *Teleology*. Cambridge University Press.
- Wouters, A. (2003). Four notions of biological functions. *History and philosophy of biology and medical science*, 34, 633-668.
- Wright, L. (1973). Functions. *Philosophical review*, 82, 139-168.