

Funkcije i evolucija : Stari i novi prijepori

Šustar, Predrag; Brzović, Zdenka

Authored book / Autorska knjiga

Publication status / Verzija rada: **Published version / Objavljena verzija rada (izdavačev PDF)**

Publication year / Godina izdavanja: **2024**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:186:499064>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-12-22**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the University of Rijeka, Faculty of Humanities and Social Sciences - FHSSRI Repository](#)



Predrag Šustar i Zdenka Brzović

**Funkcije i evolucija:
Stari i novi prijevori**



Sveučilište u Rijeci, Filozofski fakultet

Rijeka 2024.

Naslov

Funkcije i evolucija: Stari i novi prijepori

Autori

Predrag Šustar i Zdenka Brzović

Izdavač

Sveučilište u Rijeci, Filozofski fakultet

Sveučilišna avenija 4, 51000 Rijeka

www.ffri.uniri.hr

Za izdavača

Prof. dr. sc. Aleksandar Mijatović

Lektura

Dr. sc. Martina Blečić

Naslovna fotografija

Eva Šustar

Datum objavljivanja

Rujan 2024.

© Predrag Šustar i Zdenka Brzović

ISBN: 978-953-361-129-7

E-ISBN: 978-953-361-130-3 (e-izdanje)

Knjiga je objavljena uz financijsku potporu izdavačke djelatnosti Filozofskog fakulteta u Rijeci i projekta FUBIM (UNIRI-ISKUS-NI-HUMAN-23-227) koji financira Sveučilište u Rijeci.

Za

Evu i Taru

Davida i Emu

Sadržaj

Predgovor	7
UVOD: čemu služi funkcijski govor biologije i medicine?	9
Poglavlje 1: Funkcije su konceptualni relikat prošlih biologija: novi eliminativizam	17
Sažetak	17
Sadržaj	17
1.1 Uvod: ima li nešto sumnjivo u ontološkom statusu bioloških funkcija?	18
1.2 Glavni odgovori i pozicije u raspravi: objektivizam – subjektivizam i realizam – antirealizam	22
1.2.1 Weberov argument prijelaza: od metaanalize funkcijskih predikata do uvjeta istinitosti funkcijskih iskaza	22
1.2.2 Temeljni pregled glavnih odgovora i pozicija u raspravi o pitanju „sumnjivog“ statusa	28
1.3 Kratka povijest eliminativizma o biološkim funkcijama.	32
1.3.1 Metaforički irealizam	32
1.3.2 Searleov subjektivizam i eliminativizam	37
1.4 Novi eliminativizam	42
1.4.1 <i>Pars destruens</i> : biološke funkcije kao pojmovni relikat	43
1.4.2 <i>Pars construens</i> : Woutersova četiri pojma	46
Poglavlje 2: Stupovi rasprave o biološkim funkcijama: od selektiranih učinaka do uzročnih uloga.	51
Sažetak	51
Sadržaj	52
2.1 Biološke funkcije kao selektirani učinci	55
2.1.1 Wrightove funkcije	58
2.1.2 Zlatno doba jakog etiološkog pristupa: teorija selektiranih učinaka prema Neander (1991)	71
2.1.3 Garsonov recentni jaki etiološki pristup funkcijama: teorija poopćenih selektiranih učinaka	79
2.2 Evolucijski neutralan pristup i teorije bioloških funkcija kao uzročnih uloga	85
2.2.1 Prigovori etiološkom pristupu	85
2.2.2 Teorije bioloških funkcija kao uzročnih uloga	92

Poglavlje 3: Alternativne etiološke teorije.	103
Sažetak	103
Sadržaj	104
3.1 Teorija nedavne prošlosti (engl. <i>Modern History Theory</i>)	104
3.2 Slaba etiološka teorija.	111
3.3 Schwartzova teorija nastavljene korisnosti (engl. <i>The Continuing Usefulness Account</i>)	119
3.4 Problem manjka varijacija i negativna selekcija	121
3.5 Umjerena etiološka teorija	126
3.6 Gradacija bioloških funkcija	131
3.7 Razlikovanje između sretnih slučajnosti i funkcionalnih doprinosa.	132
Poglavlje 4: Umjerena etiološka teorija: primjena	139
Sažetak	139
Sadržaj	140
4.1 Kontroverza ENCODE-a: koliki je dio genoma funkcionalan?	140
4.2 Prigovori umjerenom etiološkoj teoriji u raspravi o funkcijama ENCODE-a	152
4.3 Kada genomski element postaje funkcionalan?	160
4.4 Teorije nastanka novih gena	161
Zaključne napomene	173
Reference	179
Kazalo imena i pojmova	187

Predgovor

Ova knjiga rezultat je zajedničkog istraživanja bioloških funkcija autora Predraga Šustara i Zdenke Brzović. U svom smo se radu više od desetljeća primarno bavili filozofskim raspravama o biološkim funkcijama s posebnim naglaskom na njihovoj primjeni u pripisivanju funkcija unutar molekularne biologije. Tijekom tog razdoblja razvijali smo i usavršavali teoriju koju smo izložili na brojnim simpozijima i objavili u znanstvenim radovima. Ova je knjiga dijelom rezultat tih prethodnih istraživanja, ali također donosi potpuno novi doprinos jer po prvi put detaljno iznosimo i branimo svoju umjerenu etiološku opću teoriju bioloških funkcija.

Stoga zahvaljujemo svim recenzentima naših ranijih istraživanja, sudionicima znanstvenih skupova, kao i kolegicama i kolegama s Odsjeka, od kojih smo dobivali vrijedne povratne informacije. Posebnu zahvalnost dugujemo recenzentima ove knjige, koji su pažljivo iščitavali rukopis i pružili nam precizne i korisne komentare.

Zahvaljujemo i lektorici na temeljitom pregledavanju svake stranice, uz brigu o jezičnoj točnosti i gramatičkoj ispravnosti. Također, želimo istaknuti kako smo se suočili s izazovom prevođenja bioloških termina na hrvatski jezik, budući da ponekad ne postoji jasno usustavljena praksa prevođenja. U nekim smo slučajevima pokušali objasniti svoj odabir prijevoda, no kao filozofi svjesni smo da možda nismo uvijek odabrali neprijeporna rješenja.

Knjiga je nastala u sklopu UNIRI-projekta *Funkcije u biologiji i medicini* (FUBIM, uniri-iskusni-human-23-227). Stoga zahvaljujemo Sveučilištu u Rijeci za financijsku i svekoliku podršku, koja je omogućila objavljivanje ove knjige, te posebno zahvaljujemo Izdavačkoj djelatnosti Filozofskog fakulteta u Rijeci. Zdenka Brzović zahvaljuje se i na potpori projekta TIPPS (IP-

2022-10-1788), koji financira Hrvatska zaklada za znanost. Na-
posljedku, posvećujemo svoju novu knjigu potomcima, Zdenka
Davidu i Emi Jurjako, a Predrag Evi i Tari Šustar.

UVOD:

čemu služi funkcijski govor biologije i medicine?

Problemi i pitanja. Iako se kroz iznimno dugotrajnu povijest filozofske i znanstvene rasprave o *funkcijskome govoru* biologije i medicine, ili skraćeno o *biološkim funkcijama*, uporno pokušavalo eliminirati i zamijeniti ovaj govor i temeljni pripadni pojam odgovarajućim preciznijim pojmovima (recentno, Ratti i Germain 2022), znanstveni funkcijski govor je i dalje živ i zdrav, sveprisutan i nezamjenjiv (usp. primjerice Okasha 2019). Evo nekoliko primjera koji to ilustriraju te se ujedno odnose na različite razine biološke organizacije. Najuvrženiji primjer korišten u literaturi bez sumnje je *funkcijski iskaz* sljedećeg sadržaja: (F1) „Funkcija srca je omogućavanje protjecanja krvi po tijelu velike većine životinja“. Naravno da se iskazom apstrahira od niza podataka, primjerice, vrste kontrakcija, taksonomske pripadnosti individualnih organizama nositelja srčanog organa i drugih brojnih i složenih bioloških detalja. Tako jedno od pitanja koje se ovdje postavlja glasi: jesu li biološke funkcije, kao što je to funkcija tjeranja krvi unutar našeg tijela, nešto *objektivno* pripadno srčanom organu? Nadalje, jesu li te i slične funkcije *realno* postojeće, tj., postoje li neovisno od naših spoznajnih aktivnosti? Zamislimo samo reakciju kardiologa: naravno da distribucija krvi po tijelu objektivno i realno karakterizira to što srce radi unutar našeg tijela. Svaki drugi odgovor bio bi, blago rečeno, čudan. No, zašto onda postoje pozicije koje, s vrlo uvjerljivim razlozima, odstupaju u manjoj ili većoj mjeri od gornjeg odgovora?

Provjerimo nalaze li se razlozi za sumnju u gore spomenuti *ontološki status* bioloških funkcija možda u funkcijskim iskazima drugačijim od (F1), svojevrsnog zlatnog standarda u raspravi. Zasigurno postoje i slučajevi pripisivanja funkcija za koje ne bismo bili u jednakoj mjeri uvjereni kako govore o nečem što je nepobitno objektivno i realno postojeće. Razlikovni kriteriji mogu

se ticati (i) drugih razina biološke organizacije, razina udaljenijih od razine organa kao što je to srce sisavaca te (ii) bioloških kategorija, koje se odnose na, primjerice, bihevioralna fenotipska svojstva individualnih organizama, a ne isključivo na morfološka i fiziološka svojstva, kao u korištenom primjeru (F1).

Nositelj biološke funkcije može biti i molekula, doduše biološke makromolekule ili biopolimeri, tj., nukleinske kiseline DNK i RNK, proteini i šećeri ili polisaharidi. Tako je, primjerice, enzim magnezij Mg-kelataza nositelj funkcije te se pojavljuje u iskazu sljedećeg sadržaja: (F2) "Funkcija Mg-kelataze je kataliziranje reakcije umetanja Mg (2+) iona u protoporfirinski prsten u sklopu biosinteze klorofila". Pojednostavljeno, spomenuti enzim ima jednu od ključnih uloga u ukupnom procesu fotosinteze. Nadalje, u stanicama neki proteini mogu imati i po nekoliko odvojenih bioloških funkcija, što nije izolirana pojava na toj razini biološke organizacije (usp. Šustar i Brzović 2014; Nicholson 2020). Naposljetku, kao ilustraciju točke (ii) ističemo primjer tzv. „pčelinjeg plesa“. Funkcijski iskaz koji se odnosi na tu iznimno zanimljivu biološku pojavu može se formulirati na ovaj način: (F3) „Funkcija niza i učestalosti pokreta tipa p dijela tijela d pčele medarice jest priopćavanje informacije o udaljenosti izvora hrane drugim pčelama u košnici“. Slično kao kod funkcijskog iskaza o srčanom organu (F1) i potonji iskaz (F3) isto tako pojednostavljuje pojavu na koju se odnosi. No, čini se kako primjer pčelinjeg plesa upućuje na određene specifičnosti koje prije navedeni funkcijski iskazi ne pokazuju. Naime, razlika se tiče vrste *nositelja funkcije*: dok su to kod (F1) i (F2) točno određena morfološka fenotipska svojstva, tj., organ srca, odnosno konformacija enzima, preciznije, aktivnoga mjesta, u (F3) to je *bihevioralno* fenotipsko svojstvo, tj., pčelinji *ples*. Takav bihevioralni obrazac i njegove varijante snažno su uvjetovane većim brojem glavnih fizioloških sustava, posebice živčanog i lokomotornog, te njihovom interakcijom s ostalim sustavima. Nositelj funkcije u ovoj situaciji je na izvjestan način „raspršen“ u usporedbi sa situaci-

jama opisanima u (F1) i (F2), gdje su nositelji bioloških funkcija „na jednom mjestu“ te, konačno, s „opipljivijom“ materijalnom podlogom (srčano mišićno tkivo (F1), proteinska makromolekula (F2)). Međutim, ako i prihvatimo navedeno razlikovanje, što se onda događa sa samom biološkom funkcijom, prije svega u (F3)? Je li funkcija „priopćavanja informacije o udaljenosti izvora hrane drugim pčelama u košnici“ ipak istovrsna funkcijama u (F1) i (F2), neistovrsnom nositelju funkcije usprkos?

Status quaestionis. To je tek dio pitanja dijelom proizašlih iz standardnih filozofskih rasprava, ne isključivo u filozofiji biologije, a dijelom iz same znanstvene prakse (više o tim pitanjima u poglavlju 1). No, kada ta i druga pitanja dodatno razvrstamo dobijemo tri glavna *teoretska zahtjeva* oko čije važnosti postoji visoki stupanj suglasja u predmetnoj raspravi (usp. posebice Wright 1973; Garson 2016). Bilo koja teorija bioloških funkcija mora na njih odgovoriti ako želi uspješno konkurirati ostalim teorijama. Zajedno s prethodno istaknutim primjerima za funkcijske iskaze, teoretski zahtjevi čine jednu od temeljnih točaka knjige. Tako teoretski zahtjev (1), razlikovanje između biološke *funkcije* i *akcidentalnog učinka*, govori o tome kako fenotipska svojstva od kojih se sastoji individualni organizam najčešće imaju više učinaka. Jedan od tih učinaka je biološka funkcija. Uzmimo standardni primjer srca. Naime, srce doprinosi optoku krvi kroz naše tijelo. Međutim, srce ima i niz drugih učinaka po cjelokupni fiziološki sustav kojem pripada. Izdvojimo neke od potonjih učinaka: proizvođenje zvuka i vibracija određene frekvencije (jednostavnije, „kucanje“ srca koje može varirati ovisno o opterećenju cirkulatornog sustava). Nekako nam je samorazumljivo da potonji učinak prisutnosti srca unutar organizma, za razliku od pumpanja krvi, nije funkcija, već svojevrsni akcidentalni ili, točnije, *sekundarni* učinak. No, ako malo pažljivije promotrimo: što ako u određenim okolnostima kucanje srca postane korisno za organizam nositelja ovog učinka? Primjerice, u okolnostima kada bi, pretpostavimo za potrebe ovog argumentacijskog slijeda,

ta specifična aktivnost odbijala potencijalne predatore. Ili, manje hipotetički, kada bi odstupanje u toj aktivnosti srca sugeriralo liječniku kako je potrebna odgovarajuća terapija. Jesmo li u tim slučajevima spremni tvrditi kako je ovdje ipak riječ o funkcijama? Jesu li onda te funkcije jednako „prave“ (engl. *proper*), kao što je to učinak srca na protjecanje krvi kroz naše tijelo? Stoga, dobra teorija bioloških funkcija, sukladno teoretskom zahtjevu (1), treba pokazati gdje *točno* prolazi linija razgraničenja između gore spomenutih slučajeva.

Teoretski zahtjev (2), *eksplanatorni* doprinos funkcija u biologiji i medicini, tiče se činjenice kako funkcijski govor predstavlja svojevrsno skraćeno objašnjenje ili barem sadrži informaciju koja nam nešto objašnjava. To „nešto“ u raspravi o biološkim funkcijama uglavnom je: (1) *nazočnost*, tj., *zašto* je neko fenotipsko svojstvo uopće prisutno kod individualnih organizama određene populacije. Primjerice, *zašto* zebre imaju pruge duž tijela (za ovu studiju slučaja, koja je obilježila recentnu raspravu, kao što ćemo to vidjeti u nastavku, usp. Garson 2023; Caro i sur. 2014). Nadalje, može biti riječ o drugoj vrsti *eksplananduma*, odnosno prave eksplanatorne mete na koju cilja funkcijski govor. Ta vrsta *eksplananduma* tiče se u osnovi (2) informacija *kako* istraživano fenotipsko svojstvo doprinosi fitnessu¹ individualnog organizma. Promotrimo spomenuti primjer zebrinih pruga. Naime, pripisivanje funkcije određenoj crno-bijeloj koloraciji površine tijela tih sisavaca ujedno nam govori o tome *zašto* se ovo fenotipsko svoj-

¹ S obzirom na činjenicu da su prijevodi engleskog termina *fitness* u literaturi na hrvatskom jeziku korišteni na prilično neujednačen način (primjerice prevodi se kao spremnost ili evolucijska spremnost, osposobljenost, ili sposobnost opstanka, te kao podobnost), odlučili smo se na korištenje engleskog termina, što nije neobičajno u literaturi (usp. primjerice udžbenik *Biologija 4*, autora Čačev i sur.), no u varijanti s jednim s, što je prema Struni (terminološkoj bazi hrvatskoga strukovnog nazivlja Instituta za hrvatski jezik i jezikoslovlje) navedeno kao žargonizam, izraz koji se upotrebljava u neslužbenome razgovoru među stručnjacima. Jedan od razloga za korištenje varijante s jednim s, jest to što je engleski termin *fitness* već ušao u hrvatski jezični korpus kao oznaka za biti tjelesno spreman, utreniran i slično. Zahvaljujemo recenzentu na poticaju za korištenje ove inačice.

stvo, odnosno pripadni učinak, zadržalo kroz naraštaje u populacijama ove taksonomske skupine. Ukratko, po Carovoj (2014) hipotezi, taj učinak sastoji se u odbijanju afričkih konjskih muha od tijela zebri. Muhe su prijenosnici uzročnika više bolesti koje mogu smanjiti individualni fitness zebri u okolišu afričkih savana: npr., mogu dovesti do toga da zbog umora uslijed oboljenja sporije trče pred predatorima. Pripisivanje funkcija nam dakle donosi informacije o svemu navedenom i dobra teorija bioloških funkcija mora uvjerljivo odgovoriti na ovaj eksplanatorni zahtjev, kao što to primjerice čini teorija „selektiranih učinaka“ (usp. posebice odsječak 2.1) s obzirom na prvu vrstu eksplananduma. S druge strane, teorija „uzročnih uloga“ to postiže drugom vrstom eksplananduma, tako da odgovara na pitanje kako predmetna koloracija uzročno doprinosi širem fiziološkom sustavu i/ili konačno individualnom organizmu-nositelju tog prilično složenog fenotipskog svojstva (usp. detaljno odsječak 2.2). Vidjet ćemo u poglavlju 2 kako se s eksplanatornim zahtjevom nose stožerne suvremene filozofske teorije te, u drugom dijelu knjige, alternativne teorije i argumenti (usp. poglavlje 3) te naša teorija bioloških funkcija (usp. također poglavlje 3), a naposljetku, u poglavlju 4, njezinu primjenu na neke od studija slučaja koje su obilježile recentnu znanstvenu praksu biologije i medicine.

Teoretski zahtjev (3) odnosi se na načine na koje najbolje razumjeti specifičnu *normativnost* u ponašanju funkcionalnih svojstava, sustava i procesa u biologiji i medicini. Jednostavnije, dobra filozofska teorija trebala bi jasno razlikovati „normalno“ funkcioniranje nekog nositelja biološke funkcije od njegovog nefunkcioniranja ili određenog suboptimalnog funkcioniranja. Dakle, ovdje je riječ o svojevrsnoj niskoprofilnoj normativnosti koja se primarno odnosi na biološku domenu. Dovoljno je uzeti neki od primjera za funkcijske iskaze koje smo izdvojili na početku Uvoda: rad srca može pokazivati nepravilnosti, tj., odstupanja od norme. Tu razliku, slično kao kod zahtjeva (1), teorija-kandidat mora obrazložiti ili uzeti u obzir na dovoljno prihvatljiv na-

čin.

U posljednjem dijelu Uvoda donosimo sažete prikaze, po poglavljima, mogućih glavnih doprinosa kako samoj filozofskoj, tako i znanstvenoj raspravi na predmetnome istraživačkome području, posebice u poglavlju 4, u kojem razmatramo primjenu svoje teorije bioloških funkcija na genomiku i postgenomiku. Dodatno, vjerujemo kako će ovaj prikaz sadržaja knjige pomoći čitateljima u ciljanom korištenju pojedinih tema od posebnog interesa. Konačno, vjerujemo kako se knjiga ne obraća isključivo filozofima i biologima usmjerenim na istraživanje središnjih pojmova znanosti o živim sustavima, već i studentima te općenito čitateljima koji žele zaviriti u konceptualno *funkcioniranje* suvremene biologije i medicine.

Struktura knjige. Poglavlje 1, *Funkcije su konceptualni relikv prošlih biologija: novi eliminativizam*, istražuje određenu diskrepanciju između iznimno precizne znanstvene prakse i relaksiranijeg korištenja znanstvenog jezika. Primjerice, u molekularnoj biologiji to su pokazale rasprave o definiciji gena te navodnom metaforičkom statusu pojma biološke informacije. U ovom poglavlju razmatramo spomenutu diskrepanciju pri uporabi funkcijskog govora. U posljednje vrijeme, u filozofiji znanosti i samoj biologiji pojavile su se zanimljive teorije koje zastupaju eliminaciju i zamjenu funkcijskog govora odgovarajućim pojmovima veće preciznosti. Drugim riječima, novim pojmovima koji bi bolje uskladili znanstveni jezik sa znanstvenim praksama. Stoga, kroz poglavlje razmatramo novije varijante tzv. *eliminativizma* po pitanju bioloških i srodnih funkcija, a cilj nam je pokazati upravo suprotno – kako je ovaj pojam ipak nešto više od puke znanstvene metafore.

Poglavlje 2, *Stupovi rasprave o biološkim funkcijama: od selektiranih učinaka do uzročnih uloga*, detaljno predstavlja i vrednuje neke od glavnih filozofskih teorija o tome što su to biološke funkcije. Tako najprije razmatramo teorije *selektiranih učinaka*, pripadne tzv. „selekcijско-etiološkom“ pristupu raspravi. Ovaj

pristup i teorije izravno se pozivaju na središnje pojmove neo-darvinističke evolucijske biologije, kao što su to pojmovi prirodne selekcije i fitnesa. Ovisno o njihovoj karakterizaciji i primijeni razlikujemo teorije unutar ovog stožernog stupa cjelokupne rasprave, ali također određujemo njihovu uspješnost. Stožerna konkurentna ideja, koja na biološke funkcije gleda kao na kao *uzročne uloge*, smatra kako je spomenuta uporaba evolucijske biologije pogrešna na više načina te, sukladno tome, teorije u drugom stožernom stupu predmetne rasprave zastupaju *evolucijsku neutralnost* po tom pitanju. Naravno, i to ima poteškoća, kao što ćemo vidjeti u odsječku 2.2. Stoga se u poglavlju 2 usredotočujemo na vodeće teorije koje su presudno obilježile suvremenu raspravu o funkcijama u biologiji i medicini. Naposljetku, time ćemo pozicionirati svoju teoriju unutar ukupne rasprave te predstaviti njezinu uporabu u širem kontekstu, o čemu će biti riječi u poglavljima 3 i 4.

U knjizi zastupamo tezu kako je potrebna svojevrsna integracija evolucijskih pristupa funkcijama s pristupima funkcijama kao uzročnim ulogama. No, pokazalo se kako se jaki etiološki pristup (ili pristup funkcijama kao selektiranim učincima) susreće s velikim brojem problema. Stoga u poglavlju 3, *Alternativne etiološke teorije*, razmatramo varijante etioloških teorija koje su nastale kao odgovor na takve probleme. Teorija koju branimo, *umjerena etiološka teorija*, pripada upravo takvim alternativnim pristupima, uz *teorije nedavne prošlosti* i *slabi etiološki pristup*. S teorijama nedavne prošlosti dijelimo gledište da je upravo nedavna prošlost ono što je važno za objašnjavanje prisutnosti neke funkcionalne osobine, bez obzira na to kako je osobina prvotno nastala u dalekoj evolucijskoj prošlosti. Sa slabom etiološkom teorijom slažemo se kako je potrebno u određenoj mjeri oslabiti uvjet djelovanja prirodne selekcije, ali ga naša teorija oslabljuje u znatno manjoj mjeri. Dodatno, razrađujemo na koji način naša teorija može biti primijenjena na analizu slučajeva nastanka nove funkcije iz prethodno nefunkcionalne osobine. Ovdje važnu ulo-

gu igra gledište, karakteristično za našu teoriju, da je pripisivanje funkcionalnosti gradualna stvar.

Konačno, u poglavlju 4, *Umjerena etiološka teorija: primjena*, razmatramo kako svoju umjerenu etiološku teoriju možemo primijeniti na recentne rasprave u molekularnoj biologiji, konkretno u genomici. Razmatramo dvije studije slučaja. Prva se tiče rasprave o tome koliki je dio (ljudskog, ali i ostalih) genoma funkcionalan. Cilj nam je pokazati kako su postojeće varijante etioloških teorija u dosadašnjoj raspravi nezadovoljavajuće jer ne zahvaćaju standardno shvaćanje i pripisivanje funkcija u molekularnoj biologiji. Druga studija slučaja tiče se rasprave o tome u kojem trenutku možemo pripisati novu funkciju biološkom entitetu koji je ranije bio nefunkcionalan. Bavimo se teorijom nastanka gena *de novo* iz nekodirajućih regija genoma. Cilj nam je pojasniti u kojem trenutku, prema teoriji koju zastupamo, možemo pripisati funkcionalnost, a time i status gena, novom genomskom elementu. Branimo gledište da se radi o postupnom prijelazu te da stoga ne možemo strogo definirati trenutak u kojem element postaje u punom smislu funkcionalan, već možemo govoriti o prikupljanju određenih važnih promjena koje vode sve većem stupnju funkcionalnosti. Razmatranje takvih prijelaza iz nefunkcionalnosti u funkcionalnost novost je kojom se dosad nisu bavili autori u literaturi o biološkim funkcijama. Iz perspektive evolucijske biologije, koja se fokusira na daleku prošlost, obično se to pitanje ne uzima kao značajno, no ako se usredotočimo na perspektivu medicine, onda su vrlo recentne promjene u funkcionalnosti ljudskog genoma vrlo značajne.

Poglavlje 1:

Funkcije su konceptualni relikviti prošlih biologija: novi eliminativizam

Sažetak

Suvremena biologija i medicina pokazuju određenu diskrepanciju između iznimno precizne znanstvene prakse i relaksiranijeg korištenja znanstvenog jezika. Primjerice, u molekularnoj biologiji to su pokazale rasprave o definiciji gena te navodnom metaforičkom statusu pojma biološke informacije. U ovom poglavlju razmatramo spomenutu diskrepanciju pri uporabi funkcijskog govora. Funkcijski govor možemo ilustrirati sljedećim primjerima: „Funkcija enzima Mg-kelataze je kataliziranje umećanja Mg (2+) iona u protoporfirinski prsten tijekom biosinteze klorofila“ ili, klasičnije, „Funkcija srca je omogućavanje protjecanja krvi kod životinja“. U posljednje vrijeme, u filozofiji znanosti i samoj biologiji pojavile su se zanimljive teorije koje zastupaju eliminaciju i zamjenu funkcijskog govora odgovarajućim pojmovima veće preciznosti, drugim riječima, novim pojmovima koji bi bolje uskladili znanstveni jezik sa znanstvenim praksama. Stoga, kroz poglavlje razmatramo novije varijante tzv. *eliminativizma* po pitanju bioloških i srodnih funkcija. Cilj nam je pokazati upravo suprotno, naime kako je ovaj pojam ipak nešto više od puke znanstvene metafore.

Sadržaj

1.1 Uvod: ima li nešto sumnjivo u ontološkom statusu bioloških funkcija?

1.2 Glavni odgovori i pozicije u raspravi: objektivizam – subjek-

tivizam i realizam – antirealizam

1.2.1 Weberov argument prijelaza: od metaanalize funkcijskih predikata do uvjeta istinitosti funkcijskih iskaza

1.2.2 Temeljni pregled glavnih odgovora i pozicija u raspravi o pitanju „sumnjivog“ statusa

1.3 Kratka povijest eliminativizma o biološkim funkcijama

1.3.1 Metaforički irealizam

1.3.2 Searleov subjektivizam i eliminativizam

1.4 Novi eliminativizam

1.4.1 *Pars destruens*: biološke funkcije kao pojmovni relikv

1.4.2 *Pars construens*: Woutersova četiri pojma

1.1 Uvod: ima li nešto sumnjivo u ontološkom statusu bioloških funkcija?

Započet ćemo primjerima. Bez sumnje najuvrježeniji primjer korišten u cjelokupnoj raspravi, odnosno pripadnoj literaturi, je *funkcijski iskaz* sljedećeg sadržaja: (F1) „Funkcija srca je omogućavanje protjecanja krvi po tijelu velike većine životinja“. Naravno da se iskazom apstrahira od niza podataka, primjerice, vrste kontrakcija, taksonomske pripadnosti individualnih organizama nositelja srčanog organa i drugih brojnih i složenih bioloških detalja. No, ovdje nas više zanima dobar odgovor na drugo filozofsko pitanje: jesu li biološke funkcije, kao što je funkcija tjeranja krvi unutar našeg tijela, nešto *objektivno* pripadno srčanom organu? Nadalje, jesu li te i slične funkcije *realno* postojeće, tj., postoje li neovisno od naših spoznajnih aktivnosti? Vidjet ćemo u odsječku 1.2 razliku između ovih dvaju pitanja i glavne pozicije u raspravi, ali razmotrimo najprije standardne znanstvene odgovore, kao i moguće razloge za dodatno propitivanje takvih odgovora.

Zamislimo samo reakciju kardiologa: naravno da distribucija krvi po tijelu objektivno i realno karakterizira to što je srce prisutno unutar našeg tijela. Svaki drugi odgovor bio bi, blago rečeno, čudan. No, zašto onda postoje pozicije koje, s uvjerljivim razlozima, odstupaju u manjoj ili većoj mjeri od gornjeg odgovora. Kao što ćemo vidjeti u 1.3 i, posebice, u 1.4, eliminativizam po pitanju korištenja pojma *funkcija* u biološkim disciplinama radikalno odstupaju od odgovora kardiologa. Provjerimo nalaze li se razlozi za sumnju u gore spomenuti ontološki status bioloških funkcija možda u funkcijskim iskazima drugačijim od (F1), svojevrsnog zlatnog standarda u literaturi. Drugim riječima, možda je primjer srca posebno prijemčiv, no zasigurno postoje i slučajevi pripisivanja funkcija za koje ne bismo bili u jednakoj mjeri skloni smatrati da se referiraju na nešto objektivno i realno postojeće. Razlikovni kriteriji mogu se ticati (i) drugih razina biološke organizacije, to jest razina udaljenijih od razine organa kao što je to srce sisavaca te (ii) bioloških kategorija koje se primjerice odnose na bihevioralna fenotipska svojstva individualnih organizama, a ne isključivo na morfološka i fiziološka svojstva, kao u korištenom primjeru.

Nositelj biološke funkcije može biti i molekula, doduše biološke makromolekule ili biopolimeri, tj., nukleinske kiseline DNK i RNK, bjelančevine i šećeri ili polisaharidi.² Tako je, primjerice, enzim magnezij (Mg)-kelataza nositelj funkcije te se pojavljuje u iskazu sljedećeg sadržaja: (F2) „Funkcija Mg-kelataze je kataliziranje reakcije umetanja Mg (2+) iona u protoporfirin-

² O problematičnom odnosu između biokemijskih funkcija, odnosno, domene gdje su nositelji funkcije biološke makromolekule te standardno klasificiranih bioloških funkcija, kao što je to slučaj s korištenim funkcijskim iskazom s organom srca, i potencijalnih *kemijskih* funkcija, usp. Bellazzi (2025). Usp. dodatno Brzović i Šustar (2020) za razlikovanje određenih autora biokemijskih i bioloških funkcija unutar same skupine biopolimera. Isto gledište zastupaćemo i ovdje: drugim riječima, i biopolimeri mogu biti nositelji bioloških funkcija, kao što to vrijedi za biološke strukture na ostalim, višim, razinama organizacije. U knjizi ćemo tek mjestimično razmotriti navedenu podraspravu.

ski prsten u sklopu biosinteze klorofila“. Pojednostavljeno, spomenuti enzim ima jednu od ključnih uloga u ukupnom procesu fotosinteze. Nadalje, u stanicama neke bjelančevine mogu imati i po nekoliko odvojenih bioloških funkcija, što nije izolirana pojava na toj razini biološke organizacije (usp. Nicholson 2020). Primjerice, bjelančevina kristalin, ovisno o različitom intenzitetu ekspresije istog pripadnog gena, može obavljati strukturnu ili enzimsku funkciju.³

Naposlijetku, kao ilustraciju točke (ii) ističemo primjer tzv. pčelinjeg plesa. Funkcijski iskaz koji se odnosi na tu iznimno zanimljivu biološku pojavu može se formulirati na ovaj način: (F3) „Funkcija niza i učestalosti pokreta tipa p dijela tijela d pčele medarice jest priopćavanje informacije o udaljenosti izvora hrane drugim pčelama u košnici“. Slično kao kod funkcijskog iskaza sa srčanim organom (F1) i potonji iskaz (F3) isto tako pojednostavljuje pojavu na koju se odnosi. No, čini se kako primjer pčelinjeg plesa upućuje na određene specifičnosti koje prije navedeni funkcijski iskazi ne pokazuju. Naime, razlika se tiče vrste *nositelja funkcije*: dok su to kod (F1) i (F2) točno određena morfološka fenotipska svojstva, tj., organ srca, odnosno konformacija enzima, preciznije, aktivnoga mjesta, u (F3) je to *bihevioralno* fenotipsko svojstvo, tj., pčelinji ples. Takav bihevioralni obrazac i njegove varijante snažno su uvjetovane s više glavnih fizioloških sustava, posebice, živčanog i lokomotornog, te njihovom interakcijom s ostalim sustavima. Nositelj funkcije u ovoj situaciji je na izvjestan način raspršen u usporedbi sa situacijama opisanima u (F1) i (F2), u kojima su nositelji bioloških funkcija „na jednom

³ Neovisno od teme o mono- ili polifunkcionalnosti biopolimera, prije svega proteina u stanici, dodatno je pitanje razlikovanja tzv. *aktivnih mjesta* enzima te njegovih ostalih strukturnih podjedinica. Naime, postavlja se pitanje: možemo li opravdano tvrditi da i neaktivna mjesta, iako ne sudjeluju izravno u samom kataliziranju, ali ipak dio ukupne konformacije enzima, koja, onda, obavlja odgovarajuću biološku funkciju? Štoviše, vrijedi li time da i neaktivna mjesta enzima, barem u nekoj mjeri, sudjeluju u obavljanju te funkcije ili je ovakvo zaključivanje neopravdano? Detaljnije o tim i srodnim pitanjima unutar rasprave o biološkim funkcijama, usp. Šustar i Brzović 2014; 2016.

mjestu“, jasnije razgraničeni na susjedna fenotipska svojstva individualnog organizma te, konačno, s opipljivijom materijalnom podlogom (srčano mišićno tkivo (F1), proteinska makromolekula (F2)). Međutim, ako i prihvatimo navedeno razlikovanje, što se onda događa sa samom *biološkom funkcijom*, prije svega u (F3)? Je li funkcija „priopćavanja informacije o udaljenosti izvora hrane drugim pčelama u košnici“ ipak istovrsna funkcijama u (F1) i (F2), neistovrsnom nositelju funkcije usprkos? Primjerice, istovrsne u smislu da su (F1) – (F3) funkcije *pozitivno selektirani učinci*.⁴

Naši odgovori su: ne, ništa se ne mijenja u tom smislu i da, navedene su funkcije istovrsne, barem sukladno gornjem pristupu cjelokupnoj raspravi. Stoga, bez obzira na značajne razlike u točkama (i) i (ii), nema *kvalitativne* razlike između korištenih funkcijskih iskaza. Nadalje, kao što ćemo vidjeti u nastavku ovog poglavlja te u poglavljima u kojima zastupamo svoju teoriju, smatramo da su biološke funkcije objektivne i podržavaju realističko gledište.⁵ Drugim riječima, izgleda kako gore spomenuta zdravorazumska pozicija kardiologa, zajedno s upravo istaknutom etiološkom pozicijom u filozofskom dijelu rasprave, premoćno pobjeđuju, gotovo do kraja umanjujući šanse protivničkih tabora, antirealističkom te, još radikalnijem taboru koji nas ovdje najviše zanima, onom eliminativističkom. No, imamo li baš takav omjer snaga, posebice u novijoj literaturi, ili je taj odnos ipak

4 O ovom temeljnom, *etiološkom*, definiranju bioloških funkcija, detaljno u idućem poglavlju 2.

5 Ostavit ćemo po strani pitanje koje se specifično tiče (F2), tj., činjenice da je u ovom iskazu zapravo riječ o *teorijskom entitetu*. Ukratko, entitetu, ovdje enzim Mg-kelatazi, koji nam nije izravno vidljiv, uključujući sva suvremena tehnička pomagala, nego je konstrukt unutar odgovarajućih znanstvenih teorija. U tom pogledu, situacija opisana s (F2) potpada pod opću raspravu između znanstvenog realizma i antirealizma. No, u ovom poglavlju primarno se usredotočujemo na pitanje postoje li biološke funkcije „vani u svijetu“ ili su tek specifično naše *subjektivno* i *pomoćno epistemičko sredstvo* za empirijsko istraživanje bioloških pojava, koje može biti korisno, ali i štetno. Odsjecci 1.3 i, posebice, 1.4 pokazuju kako potonje motivira eliminativističke teorije u novijoj literaturi.

bliže određenoj ravnoteži? Funkcijski iskaz (F3) ukazao je na poteškoću zdravorazumskog realizma s utvrđivanjem komponente *nositelja funkcije* u iskazu. Novija rasprava o ontološkom statusu bioloških funkcija cilja i na ostale komponente u sklopu funkcijskih iskaza, specifičnije, funkcijskih predikata (usp. Weber 2017). Štoviše, u nekim od radikalnijih pristupa, poput eliminativizma, ne samo da nastoji odmjeriti potanko razrađene suparničke filozofske pristupe i njima pripadne teorije funkcija, nego, na neki način, „resetirati“ cjelokupnu raspravu (usp. Ratti i Germain 2022). Stoga, kako bismo utvrdili koji je odnos snaga, posebice između etiološkog pristupa čiju ćemo varijantu zastupati, i eliminativizma u idućem odsječku najprije ćemo predstaviti sve najznačajnije sudionike u raspravi.

1.2 Glavni odgovori i pozicije u raspravi: objektivizam – subjektivizam i realizam – antirealizam

1.2.1 Weberov argument prijelaza: od metaanalize funkcijskih predikata do uvjeta istinitosti funkcijskih iskaza

Prethodno smo istaknuli poteškoće kod jedne od komponenti funkcijskih iskaza, tj., *nositelja funkcije*, kao što je to posebice bio slučaj s primjerom (F3). Međutim, funkcijski iskazi u biologiji sadrže i neke druge komponente ili članove. Tradicionalno, za ovu skupinu iskaza smatra se da posjeduju tročlanu *relaciju* i to između (1) već spomenutog *nositelja funkcije* (npr., organ srca u standardnom primjeru (F1)), (2) same *funkcije*, odnosno odgovarajuće aktivnosti koju nositelj funkcije može obavljati (sukladno (F1), tjeranje ili „pumpanje“ krvi po tijelu nekog životinjskog individualnog organizma) te, konačno, (3) biološkog *sustava* unutar kojeg se nalazi nositelj funkcije (u gornjem primjeru, to bi odgovaralo srčano-žilnom (kardiovaskularnom) sustavu ili, u krajnjoj liniji, individualnom organizmu u cjelini). Recentna literatura o biološkim funkcijama ponudila je pak četveročlanu

(engl. *quaternary*) relaciju, kojom se nadopunjuje prijašnja metaanaliza funkcijskih iskaza, odnosno funkcijskih predikata novim članom. To je, po teoriji Marcela Webera (usp. Weber 2017) tzv. „ciljno stanje“ (engl. *goal state*). Ovaj član odnosi se, u gore korištenom primjeru, na *krvni optok*. Općenito, pojam „ciljnog stanja“ ključan je za razumijevanje novog pristupa predmetnoj raspravi: ne samo o značajkama koje specifično karakteriziraju funkcijske iskaze u biologiji i s biologijom povezanih disciplina, već i o podjeli objektivizam/subjektivizam po pitanju ontološkog statusa bioloških funkcija. Posljedično, kako slijedi iz Weberove nove metaanalize, obranom objektivizma funkcijskih predikata od barem nekih varijanti subjektivizma, blokira se eliminativizam, kao najradikalnija implikacija subjektivizma (usp. detaljnije odsječak 1.3). No, krenimo redom. Najprije, nešto više o Weberovoj metaanalizi četveročlane relacije, tj., više o ulozi pridodanog člana „ciljnog stanja“.

Prva formula kojom se definira funkcijski predikat u konkretnom znanstvenom kontekstu glasi (Weber 2017, 4745):

Funkcija srca (X) s obzirom na krvni optok (C) u srčano-žilnom sustavu (S) jest pumpanje krvi (ϕ).

Nekoliko napomena o ovoj formuli, poglavito, o novouvedenom pojmu „ciljnog stanja“ (C): *prvo*, iako to sam naziv implicira te se tradicionalno takvo se značenje najčešće pronalazi u biološkoj teleologiji, „ciljno stanje“ ne mora nužno biti *statični* ishod neke aktivnosti. Tako je u gornjem primjeru (C), u ontološkom pogledu, *aktivnost*. Naime, aktivnost krvnog optoka. No, novi član relacije funkcijskog predikata, u nekim drugim slučajevima, može biti *dispozicija* ili *sposobnost*, a ne sama aktivnost. Primjerice, ako se „ciljno stanje“ odnosi na individualni organizam u cjelini, u smislu člana (S) unutar formule, onda je (C), u krajnjoj liniji, *fitnes organizma* (detaljno o uporabi ovog pojma iz evolucijske biologije u raspravi o tome što su to zapravo biološke funkcije, usp. poglavlja 3 i 4). *Drugo*, iako, s jedne strane, „ciljno stanje“ znatno varira u navedenom ontološkom pogledu, ipak, s

druge strane, svi ovi slučajevi pokazuju nešto zajedničko: (C) treba biti ontološki „stabilno“ svojstvo pripadnog biološkog sustava (S) (usp. Weber 2017, 4745). To jest, ako je, npr., riječ o krvnom optoku, onda to vrijedi na isti način i u sličnoj mjeri, sinkrono i dijakrono, za određenu populaciju organizama. U protivnom, ne bi bilo moguće pripisati odgovarajuću funkciju u tako varijabilnoj relaciji između članova funkcijskog predikata, odnosno funkcijskog iskaza. *Treće*, formula na jasan način definira pristup raspravi o funkcijama temeljen na odrednici tzv. „uzročnih uloga“ (engl. *causal roles*), koji uz spomenuti etiološki, još općenitije evolucijski pristup, dominira na ovom istraživačkom području.⁶ Ovdje valja dodatno napomenuti kako se pristup definiran gornjom formulom razlikuje od iduće formule o kojoj će biti riječ u nastavku upravo s obzirom na karakteriziranje novog člana, „ciljnog stanja“ (C), u funkcijskome predikatu.

Pogledajmo kako se četiri člana odnose u drugoj formuli Weberove metaanalize funkcijskih predikata (usp. Weber 2017, 4746):

Funkcija srca (X) u organizmu sisavaca (S) s obzirom na fitness (C) koji je uzrokovao da se srca pozitivno selektiraju kod predaka sisavaca jest pumpanje krvi (ϕ).

Također, kao kod prve formule nekoliko kratkih napomena prije nego utvrdimo kako ova metaanaliza vodi dalje k Weberovom objektivizmu i, završno, antieliminativizmu po pitanju ontološkog i, djelimice, epistemičkog statusa bioloških funkcija. *Prvo*, prva formula definira vodeći konkurentski pristup, tj., filo-

⁶ Stoga, smatramo kako je gornja formula, upravo zbog svoje preciznosti prikladna najava poglavlja 2, u kojem će biti više govora o ovom, *evolucijski neutralnom*, generalnom pristupu i pripadnim pojedinačnim teorijama. Inače, Weberova teorija bioloških funkcija potpada pod spomenuti pristup s jednom značajnom razlikom. Naime, kao što ćemo ubrzo vidjeti, Weberova teorija jasno je na strani objektivizma, odnosno realizma, po pitanju kojim se bavimo kroz poglavlje 1, što je zanimljivo jer je pristup temeljen na „uzročnim ulogama“, barem u osnovi (usp. izvorno Cummins 1975), antirealistički. No, bez eliminativizma kao krajnje konzekvence, što je naprotiv slučaj kod nekih drugih pristupa, odnosno teorija (usp. odsječke 1.3 i 1.4).

zofske teorije koje pristupaju funkcijama kao „uzročnim uloga-
ma“. Za razliku od tog pristupa i teorija, druga formula donosi
više ključnih evolucijskih pojmova, prije svega, uz već istaknuti
pojam fitnesa i sam pojam prirodne selekcije koji ima temeljnu
ulogu u najutjecajnijoj skupini teorija unutar evolucijskog-etio-
loškog pristupa, a to su teorije bioloških funkcija kao tzv. „selek-
tiranih učinaka“ (engl. *selected effects*). Međutim, o tome ćemo
detaljno u idućem poglavlju. *Drugo*, ovdje želimo skrenuti po-
zornost na to kako su dodatno varirajući članovi u funkcijskim
predikatima, što je razvidno iz prve i druge formule, ciljno stanje
(C) i biološki sustav (S). Tako, primjerice, (C) je u prvoj formuli
aktivnost (krvni optok) podsustava (srčano-žilnog *sustava*), dok
je u drugoj formuli *fitnes* (dakle, ne više ontološka kategorija
aktivnosti, već primjerice određeno *dispozicijsko* svojstvo) indi-
vidualnog organizma nekog sisavca ili cijele skupine sisavaca *u*
cjelini. Vidjet ćemo ubrzo, u razmatranju prijelaza u Weberovoj
teoriji od gornje metaanalize funkcijskih predikata u biologiji na
problem ontološke objektivnosti/subjektivnosti funkcija, ima li
ovo niže- ili višerazinsko specificiranje članova predikata utjeca-
ja na određivanje *istinosne vrijednosti* odgovarajućih funkcijskih
iskaza. No, najprije završna, opća, formula funkcijskih predikata.

Kao posljedica prethodne Weberove metaanalize, ova for-
mula iskazuje se na sljedeći način (usp. Weber 2017, 4748):

Za bilo koji funkcijski predikat $F: \langle X, C, S, \phi \rangle : F$ je zadovo-
ljen akko S-ovo imanje C zavisi o X-ovom ϕ -anju.

Naravno, bez ulaženja u pojedinačne napomene, kao kod
gornjih formula, završna formula predstavlja isto tako idealizaciju te apstrahira od još legitimnih članova, primjerice, člana koji bi se odnosio na ulogu okoliša u funkcijskim predikatima (sjetimo se samo primjera s bjelančevinom kristalinom, uz primjer funkcijskog iskaza (F2)). Naposljetku, formula daje svojevrsnu zajedničku osnovicu pomoću koje se mogu definirati barem najutjecajniji pristupi i teorije bioloških funkcija. No, ovdje nas ipak zanima nešto drugo: kako je gornja metaanaliza povezana s

ontološkom objektivnošću funkcija koju zagovara Weberova inovativna teorija?

Glavni korak prijelaza odnosi se na *uvjete istinitosti* prije navedenih funkcijskih predikata, tj., funkcijskih iskaza koji su dobiveni njihovom primjenom (usp. bilo koji od korištenih primjera (F1) – (F3) u odsječku 1.1 kao ilustraciju gornjih formula).⁷ No, prije tog završnog koraka u argumentiranju u prilog Weberove pozicije objektivizma,⁸ još jednom se ističe značaj cilnog stanja (C) te razlog zašto je pridodan tradicionalnoj trodijelnoj, definiciji funkcijskih predikata. Naime, sukladno novom shvaćanju, odgovarajući funkcijski iskaz nema istinosne vrijednosti bez specifikacije cilnog stanja (C) (usp. Weber 2017, 4746). Weber dalje zaključuje kako su funkcijski iskazi „savršeno *objektivni*, pod uvjetom da X-ovo ϕ -anje u S može stajati u prikladnoj relaciji s ciljnim stanjem C i da ovo ciljno stanje postoji“ (Weber 2017, 4747; kurziv dodan; prijevod notacije prilagođen hrvatskom jeziku). Za ilustraciju ovog dijela prijelaza od metaanalize funkcijskih predikata na uvjete istinitosti funkcijskih iskaza vratimo se, primjerice, na prvu formulu: ‘Funkcija srca (X) s obzirom na krvni optok (C) u srčano-žilnom sustavu (S) je pumpanje krvi (ϕ)’. Drugim riječima, srčano tjeranje krvi u srčano-žilnom sustavu može stajati u prikladnoj relaciji s krvnim optokom. Nadalje, ova relacija s (C) razlikuje se od relacije s tim istim (C) koja stoji između tog cilnog stanja i tjeranja krvi, primjerice, *krvnim žilama* u istom biološkom sustavu. I složit ćemo se, navedeno ciljno stanje nije neka neodređena teleološka kategorija, već ne-

⁷ Nešto eksplicitnije o odnosu između funkcijskih predikata i njima odgovarajućih funkcijskih iskaza, usp., primjerice, Weber 2017, 4746.

⁸ Za eliminativizam kao dodatni i najradikalniji korak u ovoj konkretnoj raspravi, pod uvjetom da prihvatimo subjektivizam funkcijskih iskaza, ili, tome nasuprot, „blokiramo“ eliminativizam prethodno usvojenim objektivizmom, usp. idući odsječak 1.3. Time smo također željeli naglasiti podrijetlo i, još više, jasnu razdvojenost eliminativizma kao pozicije od osnovne podjele objektivizam – subjektivizam, odnosno, realizam – antirealizam. Na tu argumentacijsku liniju nadovezuje se odsječak 1.4, u kojem razmatramo recentni eliminativizam.

što jasno mjerljivo i postojeće neovisno od naših bilo vrijednosnih, spoznajnih i/ili metodoloških intervencija u nekoj biološkoj disciplini (više o ovim pozicijama u nastavku odsječka).

No, ovo još nije kraj prijelaza i argumentiranja u prilog objektivizmu. Vidjeli smo u prethodnom odlomku na koji način, po Weberu, ontološka objektivnost funkcija ovisi o uvjetima istinitosti pod kojima se funkcijski iskaz *objektivno* odnosi na relaciju između članova funkcijskog predikata, kao u gornjim primjerima. Također, istaknuto je da središnju ulogu u toj relaciji ima *relatum* (C). Međutim, kako bi se završno eksplicirali uvjeti istinitosti funkcijskih iskaza treba još razmotriti što je sama *funkcijska relacija*. Tu ima nekoliko potencijalnih kandidata za ekspliciranje funkcijske relacije kao *relacije zavisnosti* (engl. *dependence relation*) određene vrste i to između ciljnog stanja i ostalih članova funkcijske relacije. Kandidati su: (1) supervenijencija, (2) uzročnost, (3) relacije „dio – cjelina“, (4) mehanistička konstitutivna relevantnost (*mechanistic constitutive relevance*) i (5) metafizičko utemeljenje (*grounding*). Kandidati nisu u jednakoj poziciji, tj., od navedenih, po Weberovom argumentu za poziciju objektivnosti, najbolje kotira kandidat (4). Međutim, to ne isključuje određenu ulogu drugih kandidata, primjerice (3) i (5).⁹

Sukladno navedenom, razmatrani *prijelaz* između opće metaanalize funkcijskih predikata i, u konačnici, uvjeta istinitosti odgovarajućih funkcijskih iskaza, putem teza o ontološkoj objektivnosti bioloških funkcija, odnosno glavna argumentacijska linija Weberove teorije može se stoga sažeti na sljedeći način: *funkcijske istine* su onoliko *objektivne* ili onoliko *neovisne* o

⁹ Nećemo ulaziti u detalje spomenutih vrsta funkcijskih relacija zavisnosti. Nas primarno zanima dovršetak Weberovog argumenta, kojim bi se u potpunosti trebali utvrditi uvjeti istinitosti funkcijskih iskaza. Što se tiče zasebne rasprave, koja se dodatno bavi kandidatom (4), usp., posebice, Garson 2019, poglavlje 10. S obzirom na teoriju bioloških funkcija koju mi zastupamo, Garsonov temeljni pristup je najbliži našem, s napomenom da, za razliku od Weberovog vrednovanja kandidata, više uzima u obzir kandidata (2), uzročnost, a manje kandidata (5), metafizičko utemeljenje.

umu (engl. *mind-independent*), koliko su objektivne ili neovisne o *umu* gore spomenute vrste relacija zavisnosti. Zaključno, što se tiče povezanosti svih koraka u prijelazu: „funkcijski predikati sadrže ove relacije uz ciljno stanje“ (Weber 2017, 4751). Vidjet ćemo kako ovakvo pozivanje na pojam „ciljnog stanja“ stvara probleme evolucijski neutralnim pristupima u raspravi. Mi ćemo se na taj problem podrobnije osvrnuti u svojoj teoriji unutar etiološskog pristupa (usp. također Šustar 2007). Međutim, bez obzira na taj „izlazni“ problem, Weberov argument predstavlja inovativan prilog novijoj filozofskoj raspravi o navodnom „sumnjivom“ (engl. *shady*) ontološkom statusu bioloških funkcija (usp. Weber 2017, 4742). Sada slijedi cjeloviti prikaz glavnih pozicija, kako na tragu gornjeg objektivizma (i realizma), tako i protiv njega. Na posljetku, u drugoj polovici poglavlja, sučelit ćemo se s izazovima eliminativizma.

1.2.2 Temeljni pregled glavnih odgovora i pozicija u raspravi o pitanju „sumnjivog“ statusa

Justin Garson, trenutno najkompletniji autor u raspravi o biološkim funkcijama (usp. posebice Garson 2016), kao i predstavnik novog etiološskog pristupa (usp. Garson 2019), smatra kako je u temelju razdjelnice odgovora i pozicija po pitanju „sumnjivog“ ontološkog statusa tzv. *funkcijskog govora* (engl. *function talk*) u biologiji svojevrsna *dilema* (usp. Garson 2014, 77).¹⁰ Naime, dilema nastaje zbog, s jedne strane, činjenice kako suvremena biologija nastavlja naširoko i, još značajnije, sustavno koristiti spomenuti funkcijski govor (prisjetimo se primjera (F1) – (F3) za funkcijske iskaze), kao što je to prije činila novovjekovna te prije

¹⁰ Zbog dobre preglednosti i jednostavnosti, u nastavku ovog odsječka usredotočit ćemo se na Garsonov (2014) prikaz glavnih pozicija u predmetnoj raspravi. U odsječcima 1.3 i 1.4 istaknut ćemo kako naša neslaganja s nekim aspektima Garsonove klasifikacije pozicija, tako i razlike unutar etiološskog pristupa. Potonje razlike bit će detaljno razmatrane u drugom dijelu knjige, kada budemo govorili o svojoj teoriji.

nje Aristotelova biologija (usp. Garson 2014; Šustar 2001; 2003). No, s druge strane, s obzirom na to da funkcijski govor u biologiji stoji u uskoj vezi s teleološkim tipom objašnjenja, kao što ćemo to ilustrirati standardnim primjerom (F1), ima isti problem koji karakterizira ovu specifičnu vrstu objašnjenja. Ukratko, izgleda da teleološko objašnjenje izvrće uvriježeni *eksplanatorni redoslijed* kod ove uporabe uzročnih odnosa: to da nam uzrok objašnjava odgovarajući učinak ili posljedicu, a ne obrnuto. Ovakvo čudno izvrtnje upravo kao da je svojstveno dobrom teleološkom objašnjenju. Ilustrirat ćemo to na korištenom primjeru (F1): potencijalni učinak toga da imamo srce, tj., učinak tjeranja krvi po tijelu, objašnjava zašto uopće imamo taj organ. No, srce je jedan od uzroka, možemo reći glavni, tjeranja ili pumpanja krvi kroz pripadni sustav. Nešto je tu doista problematično kod teleološkog objašnjenja te, posljedično, biološkog funkcijskog govora: osim same inverzije eksplanatornog redoslijeda, odnosno tako da se pozivamo na određene učinke kako bismo objasnili nazočnost odgovarajućeg organa ili, općenito, biološke strukture u nekom sustavu ili individualnom organizmu. Naime, ova vrsta objašnjenja i govora izgleda *cirkularno*.¹¹

Stoga, ovaj dio rasprave o biološkim funkcijama kao da se nalazi „između čekića i nakovnja“: sve biološke znanosti se *de facto* obilato služe funkcijskim govorom, a taj isti govor, čini se, pokazuje barem dva ozbiljna konceptualna problema naslijeđena od teleološkog objašnjenja. Po Garsonu (2014) suočavamo se sa sljedećom dilemom: ili treba ukloniti funkcijski govor iz biologije ili ovom govoru treba dati odgovarajuće *naturalističko* utemeljenje

11 Za jednu od najpoznatijih raščlambi potencijalne cirkularnosti u ovoj domeni filozofije biologije, valja se prisjetiti Kantove karakterizacije u *Kritici moći suđenja* (1790), po kojoj „neka stvar egzistira kao prirodna svrha, ako je sama od sebe (premda u dvostrukom smislu) *uzrok i učinak*“ (Kant 1976 (1790), 208. – 209). Ovime smo isključivo željeli istaknuti podudarnost između suvremene i Kantove analize funkcijskoga govora. Međutim, Kantova gornja karakterizacija sadrži i neke dodatne poveznice koje se tiču drugih dijelova njegova filozofskog sustava koje izlaze iz tematskog okvira knjige (detaljno o tome, usp., primjerice, Goy i Watkins 2014).

(usp. Garson 2014, 77). Temeljem navedene dileme, *prvo*, dobivamo osnovnu podjelu pozicija na eliminativističke i sve one pozicije koje nastoje zadržati funkcijski govor, uz prihvatljivo opravdanje (primjerice, usp. poglavlje 2, pomoću ključnih pojmova iz suvremene varijante darvinističke evolucijske biologije, prije svega pojma prirodne selekcije i/ili pojma fitnesa). *Drugo*, dobivamo isto tako i osnovnu podjelu pozicija unutar antieliminativističkog tabora, posebice onu na funkcijske realiste i antirealiste, s time da potonji ipak ne moraju nužno završiti u eliminativizmu. Dakle, prije završnog obračuna s eliminativističkim teorijama, pogledajmo u dovršetku ovog odsječka kako izgleda Garsonov svojevrsni panoramski pregled rasprave o pitanju „sumnjivog“ ontološkog statusa funkcija u biologiji.

Osim eliminativizma, koji ne razmatra, Garson smatra da filozofija biologije razlikuje sljedeće tri glavne točke gledišta o gornjem pitanju: *realizam*, *konvencionalizam* te *irealizam* (*irrealism*). Navest ćemo samo osnovne odrednice svih triju pozicija, s naglaskom na prve dvije kao poveznicu s iduća dva poglavlja. Funkcijski irealizam predstavlja po Garsonu poziciju po kojoj dijelovi individualnih organizama, sjetimo se korištenih primjera, *zapravo* nemaju funkciju, nego je ovaj pojam određena vrsta znanstvene metafore. Tako određeni pojam biološke funkcije primarno ima heurističku ulogu.¹² Realizam pak nastoji dati odgovarajuće biološko *utemeljenje* funkcijskom govoru i na taj način razriješiti predmetnu dilemu. Tako je, pojednostavljeno, funkcija srca tjeranje krvi, a nije proizvođenje zvuka određene frekvencije upravo zbog toga što je prva vrsta učinka bila pozi-

12 O ovoj poziciji bit će više riječi u odsječku 1.3, gdje ćemo također istaknuti odstupanja od Garsonovog shvaćanja irealizma, posebice kada je u pitanju Ruseova teorija (usp. Ruse 2002). Što se tiče recentno obnovljene rasprave o znanstvenim metaforama, usp. Levy 2020, rad u kojem se autor bavi metaforom biološke informacije. Međutim, po Levyju, biološka informacija, primjerice u molekularnoj i staničnoj biologiji, nema tek *heurističku*, već i *eksplanatornu* ulogu, što predstavlja značajno odstupanje od tradicionalnih pozicija unutar ove specifične rasprave (usp. također Veit i Ney 2021).

tivno selekcionirana u nekoj fazi evolucijske povijesti životinja. Stoga, ključno za naše središnje pitanje u poglavlju 1, ako je prirodna selekcija nešto objektivno, štoviše postoji, rečeno prigodnim filozofskim žargonom, *vani* u svijetu, onda to isto vrijedi i za biološke funkcije. Znanstveno istraživanje se u stvari sastoji u otkrivanju funkcija. Dakle, prirodna selekcija ili selekcijski procesi općenito (usp. Garson 2019) su svojevrsno „ontološko sidro“ pomoću kojeg utemeljujemo funkcijski govor u svim biološkim znanostima (usp. Brzović i Šustar 2020). Ovdje još treba istaknuti kako funkcijski realizam etiološke provenijencije, u odnosu na ostale pozicije, daje najizravniji odgovor na postavljenu dilemu. Time se ujedno najjače suprotstavlja eliminativizmu. Konačno, funkcijski konvencionalizam zastupa izvjesnu *hibridnu* tezu po kojoj su biološke funkcije nešto objektivno i realno (usp. prethodno analizirani Weberov objektivizam koji bi potpao pod ovo gledište), ali imaju takav status *primarno* na temelju naših epistemičkih praksi (usp. Garson 2014, 78. – 79).¹³ Dakle, izgleda kako kod ove pozicije ipak preteže standardna antirealistička odrednica *zavisnosti* o našem umu (*mind-dependence*), tj., o odgovarajućim rješenjima i/ili odlukama relevantne znanstvene zajednice. No, te su odluke na određeni način i barem u nekoj mjeri uvjetovane prikupljenim podacima koji se tiču istraživanih nositelja potencijalnih funkcija i pripadnih relacija prema sustavu, ciljnom stanju te drugim čimbenicima, ili njihovim varijantama, iz prijašnjeg razmatranja u odsječku. Stoga, smatramo kako je ispravnije eksplicirati funkcijski konvencionalizam kao poziciju po kojoj su biološke funkcije konvencije, odnosno znanstveno-teorijski konstrukti, ali konvencije uvjetovane *vanjskim* svijetom (usp. posebice Garson 2014, 79). Zato je ova pozicija u raspravi o ontološkom statusu funkcija „hibridna“. U protivnom, po našem shvaćanju, ne bi bilo razlike između funkcijskog kon-

13 Međutim, ima i dodatnih kombinacija: primjerice, Cumminsova (usp. poglavlje 2), koja istodobno zastupa objektivizam, ali i antirealizam (nastavno, usp. također napomenu 13).

vencionalizma i irealizma.¹⁴

Vidjeli smo kako se svaka od tri glavne pozicije postavlja prema dilemi i koje izlazne strategije biraju u tom pogledu. U drugom dijelu poglavlja 1 vidjet ćemo kako to radi eliminativizam. Najprije dvije reprezentativne, starije teorije (odsječak 1.3), a onda recentna teorija koja brani posvemašnji eliminativizam funkcijskoga govora u biologiji (odsječak 1.4).

1.3 Kratka povijest eliminativizma o biološkim funkcijama

1.3.1 Metaforički irealizam

Michael Ruse, jedan od veterana i utemeljitelja filozofije biologije kao zasebne istraživačke discipline, započinje svoje pozicioniranje u predmetnoj raspravi detaljnim razmatranjem dvije vrste primjera. Prva vrsta primjera odnosi se na uporabu teleološkog jezika u biologiji, koja, barem na prvi pogled, izgleda smisljena. Primjerice, „Koja je svrha crvuljka (engl. *appendix*), kod slijepog crijeva u ljudskom biću?“ (Ruse 2002, 33, prijevod djelomično dopunjen). Druga vrsta primjera tiče se činjenice da takav jezik nema smisla u fizikalnim i kemijskim znanostima. Kao dobra ilustracija može poslužiti sljedeći primjer: „Vodik se doista kombinira s kisikom u proizvodnji vode, ali to ne čini ‘*kako bi proizveo*’ vodu“ (Ruse 2002, 33; kurziv dodan). Ako izuzmemo Aristotelovu globalnu teleologiju prirodnih procesa po kojoj bi i proces iz druge vrste primjera mogao biti opravdano iskazan teleološkim jezikom (usp. Losee 2001; Šustar 2019), tj., prihva-

14 Nećemo dodatno ulaziti u detalje klasifikacije predmetnih pozicija. Jedino ćemo još dometnuti kako Weberova teorija, iako pripada pristupu „uzročnih uloga“ (usp. poglavlje 2), čiji je glavni predstavnik Cummins (1975; 2002) koji zagovara funkcijski konvencionalizam, ipak zastupa funkcijski realizam po pitanju ontološkog statusa. No, to ne znači da subjektivizam nestaje iz njegove teorije bioloških funkcija. Samo se ne tiče ontološkog statusa, nego *znanstvene signifikantnosti* ili *značaja* (eng. *significance*) (više o tom razlikovanju aspekata funkcijskih iskaza, usp. Weber 2017, posebice, 4753).

timo eventualnu smislenost (ili, općenitije, opravdanost) korištenja teleološkog jezika (ili, što je za Rusea isto, funkcijskog govora) samo u prvoj vrsti primjera iz prirodnih znanosti, postavlja se pitanje: kako onda opravdati regionalnu uporabu teleologijskog jezika i/ili razmišljanja (engl. *teleological thinking*) u doslovce svim biološkim znanostima? Drugim riječima, tu se lome koplja između eliminativizma i još uvijek većinske antieliminativističke skupine filozofa i teoretičara biologije. Ruseova prethodno spomenuta pozicija *irealizma* jasno odbacuje svaki pokušaj eliminacije teleologijskog razmišljanja, posebice, iz evolucijske biologije, pokušaja koji se periodično pojavljuju u literaturi (upravo je članak autora Rattija i Germaina (2022) najnoviji u nizu ozbiljnih izazova za antieliminativiste). Dakle, eliminativizam naprosto nije nezaobilazna opcija za irealizam (ili neku srodnu poziciju u raspravi o biološkim funkcijama). Ni daljnje napredovanje u konceptualnom izoštravanju teorijskih elemenata neće biti od značajnije pomoći. Štoviše, po Ruseu, bez uporabe teleologijskog razmišljanja (i jezika) biološko istraživanje ne može ni krenuti (za primjer iz entomologije, specifično, istraživanja tzv. „kastinskog“ sustava socijalnih insekata usp. Ruse 2002, 47). Čini se kako je teleologijsko razmišljanje sastavni dio uspješne znanstvene prakse u svim biološkim disciplinama te bi stoga, kada bi pokušali odstraniti predmetni funkcijski govor, u začetku zakočili i eksperimentalni dio biologije. No, na koji *točno* način Ruseova teorija funkcija brani ovu smjelu poziciju? Dodatno, hoće li to biti dovoljno da tako shvaćen irealizam naposljetku ipak ne završi kao tek privremeno odgođeni eliminativizam. Slijedi detaljniji prikaz tog dijela rasprave.

U *prvoj* točki, teleologijski ili funkcijski govor, posebice evolucijske biologije, određuje se kao *metaforički*.¹⁵ Ruse po ovom pi-

15 Osnovne informacije o raspravi koja se trenutno fokusira na strukturu i spoznajne, ali također i nespoznajne, uloge metafora kao tzv. „zamjenskih“ (*surrogate*) predodžbi u znanstvenoj praksi te u usporedbi s uporabom znanstvenih modela, usp. fusnotu 11, ovo poglavlje. Mi ćemo se u 1.3 usredotočiti

tanju izdvaja „metaforu dizajna“ (engl. *the metaphor of design*), odnosno temeljnu predodžbu po kojoj razmatramo individualne organizme kao da su dizajnirani predmeti (usp. Ruse 2002, 40), tj., predstavljaju specifičnu podskupinu artefakata. Naime, biologija „posuđuje“ pojam „artefakt-dizajna“ iz nama poznatije domene te ga primjenjuje na istraživački primarnu domenu. U našem slučaju, strukturu i, posebice, funkciju/e nekog biološkog entiteta, primjerice, crvuljka iz gornje Ruseove teleologijske pozicije ili primjera za funkcijske iskaze koje smo uveli na početku poglavlja. Takvo imaginativno i nearbitrarno (usp. Levy 2020) povezivanje dviju domena jedna je od osnovnih karakteristika metafora općenito, tako da Ruse ima dobar razlog za metaforičko određenje bioloških funkcija. No, ovaj argument ima nastavak koji bi mogao dodatno otvoriti bokove irealizma prigovorima eliminativista.¹⁶

Tako *druga* točka, možemo ga sada nazvati, metaforičkog irealizma nastoji pobliže odrediti učinak metafore na domenu koju istražujemo (npr., karakteristični obrazac u ponašanju spomenutog enzima Mg-kelataze, preciznije njegovog „aktivnog“ dijela naspram odgovarajućeg supstrata kroz zamjensku predodžbu, bilo metafore, bilo modela „ključa i brave“). Takav učinak Ruse te recentna rasprava o znanstvenim metaforama nazivaju „učinak uokvirivanja“ (engl. *framing effect*, usp. Camp 2020) pojma preuzetog iz poznate domene na naše temeljno razumijevanje istraživane domene, kao što bi to bilo u Ruseovoj teoriji s pojmom artefakt-dizajna i rezultirajućem funkcijskom govoru evolucijske biologije. „Uokvirivanje“ (engl. *framing*) putem specifičnih zamjenskih predodžbi kao što su to metafore ima konkret-

na Ruseovo određenje bioloških funkcija kao metafora. Drugim riječima, temeljem navedene odrednice odnosit ćemo se, u odgovarajućoj mjeri, na opću razinu suvremene rasprave o znanstvenim metaforama (usp. isto tako fusnotu 11 za najnoviju literaturu na ovom području).

¹⁶ Upravo je *metafora dizajna* predmet najjačih napada recentnog eliminativizma (usp. Ratti i Germain 2022), kao što ćemo to detaljno moći vidjeti u idućem odsječku.

nu ulogu u znanstvenoj praksi biologije. Neprijeporno je da, oko toga postoji konsenzus u filozofiji znanosti, metafore imaju minimalno *heurističku* ulogu, odnosno posjeduju „heurističke vrline“ (engl. *heuristic virtues*), tj., omogućuju formiranje provjerljivih (znanstvenih) hipoteza. No, kako izgleda ta uloga i, još važnije za naš zadatak u poglavlju 1, kako je to sve povezano sa statusom funkcijskog govora u biologiji i prijetnjom eliminativizma? Odgovor na ovo pitanje vodi do posljednje, *treće*, točke koja karakterizira Ruseovu poziciju u predmetnoj raspravi.

Ova točka predstavlja izravan obračun s eliminativistima, koji su meta Ruseovog odgovora bez obzira prihvaćao netko njegov irealizam ili neku drugu poziciju u raspravi o statusu teleologijskog jezika i mišljenja u evolucijskoj biologiji. Ukratko, svojevrsna posljednja brana pred periodičnim purističkim stremljenjima eliminativista (usp. Ruse 2002, 46) spram funkcijskog govora jest nezaobilazna heuristička uloga funkcija.¹⁷ Slično Kantovoj tvrdnji iz *treće Kritike*, Ruse naglašava: „Bez teleologijskog jezika, bez razmišljanja o organizmima kao da su dizajnirani [„metafora dizajna“; op.a.], puno evolucijske biologije bi jednostavno prestalo funkcionirati“ (Ruse 2002, 46). Evo kako zapravo dolazi do izražaja heuristička vrijednost teleologijskog ili, u užem smislu, funkcijskog govora u evolucijskoj biologiji.

¹⁷ Ruseova pozicija pokazuje velike sličnosti s Kantovom filozofijom biologije, posebice uzimajući u obzir Kritiku teleologijske moći suđenja unutar *treće Kritike*. Međutim, Kantova pozicija dodatno je povezana s njegovom filozofijom uma, specifično, *modus operandi* koji karakterizira ljudski razum. Naime, mi kao da smo spoznajno „prisiljeni“ razmišljati o biološkim entitetima, njihovoj anatomiji i fiziologiji u teleologijskim terminima. Ti termini, ili njihovo ishodište, najčešće su metafore, kao što je to Ruseova „metafora dizajna“ za teleologijski jezik evolucijske biologije. Ovom napomenom željeli smo istaknuti osnovne sličnosti, ali i razliku između ovih dviju varijanti metaforičkih irealizama. Isto tako, zanimljivo je kako se oba irealizma oštro opiru eliminativizmu. Tako Kant u *Kritici moći suđenja* apostrofira čuvenu apsolutnu nemogućnost pojavljivanja „nekeg Newtona“ koji bi pristupio istraživanju „makar samo i jedne vlati trave“ bez uporabe teleologijskog razmišljanja i jezika (usp. Kant (1976 [1790], § 75, 238). Za prikladno cjelovito razmatranje ovog dijela Kantove filozofije biologije, kao i šireg konteksta, usp. Goy i Watkins 2014, Šustar 2019.

Drugim riječima, na koji način „uokviruje“ pripadnu istraživačku domenu (to je već ranije ilustrirano na primjeru istraživanja kastinske diferencijacije kod mrava; no, po našem mišljenju, još je jednostavnije ilustrirati na primjerima iz fiziologije i srodnih znanosti, kao što to čini Kantov metaforički irealizam). Heuristička vrijednost ili vrline temeljne metafore dizajna, odnosno pripadnog funkcijskog govora manifestiraju se u dvije vremenski odvojene faze.

U *prvoj*, evulucijski biolozi zahvaljujući metafori dizajna započinju istraživanje „pitajući kako stvari rade u sadašnjem trenutku“ (Ruse 2002, 47). Dakle, ne postavljaju najprije pitanja o tome kako je prirodna selekcija djelovala u dalekoj prošlosti. Time se bavi *druga* faza koju su ipak omogućile heurističke vrline ili uloga metaforičkog funkcijskog govora. Taj govor jest irealan, ali ne može biti eliminiran iz evulucijske biologije ili biologije općenito. Ruse, u osnovi, argumentira protiv eliminativista nužno povezujući drugu fazu, možemo je nazvati evolucionističkom u užem smislu, s prvom u kojoj primjenjujemo funkcijski govor izveden iz temeljne zamjenske predodžbe metafore dizajna. Naime, potonja metafora omogućuje postavljanju relevantnih pitanja o funkcijama istraživanih entiteta. Zaključno, u formi svojevrsne metodološke maksime za evulucijsku biologiju, ali *mutatis mutandis* za biologiju uopće, prvo pitaj što neki nositelj funkcije može napraviti sada ili u budućnosti unutar pripadnog individualnog organizma. Drugim riječima, postavi pitanje u vezi biološke funkcije, a time će se onda otkrivati najvjerojatniji scenariji djelovanja prirodne selekcije u udaljenijim razdobljima evulucijske prošlosti.¹⁸

¹⁸ Što se tiče pripadnosti same Ruseove teorije bioloških funkcija glavnim taborima u cjelokupnoj raspravi, ona će biti jasnija nakon što potonje predstavimo u poglavlju 2. Dodatno, s obzirom na to da Ruseov metaforički irealizam kombinira elemente oba glavna tabora, pojednostavljeno, uzročnih uloga i selektiranih učinaka, bit će ga zanimljivo usporediti s našom teorijom koju predstavljamo kroz drugi dio knjige, a koja na jedan drugi način dovodi u vezu te elemente. Međutim, svrstavajući se uz realizam.

Izgleda da je metaforički irealizam uspio navesti barem neke od dobrih razloga protiv eliminativizma u predmetnoj raspravi. No, eliminativizam je dovodio u pitanje opravdanost uporabe funkcijskog govora u suvremenoj biologiji i na druge načine. Jedan od najpoticajnih za raspravu je svakako Searlova eliminativistička argumentacijska linija (usp. Searle 1995). Ta linija prisutna je i u najnovijem eliminativističkom argumentu (usp. Ratti i Germain 2022), ali krenimo redom: Searlov eliminativizam te diskusija koja je uslijedila.

1.3.2 Searleov subjektivizam i eliminativizam

Najprije, Searlov argument o biološkim funkcijama:

Otkriće prirodne funkcije može se dogoditi samo unutar skupa prethodnih dodjeljivanja vrijednosti (uključujući svrhe, teleologiju i druge funkcije). Stoga, s obzirom na to da mi već prihvaćamo da za organizme postoji vrijednost u opstanku i razmnožavanju i da za vrstu postoji vrijednost u kontinuiranoj opstojnosti, možemo *otkriti* da je funkcija srca pumpati krv [...]. Kada otkrijemo takvu prirodnu funkciju, ne postoje prirodne činjenice koje su otkrivene povrh uzročnih činjenica. Dio toga što vokabular 'funkcija' dodaje vokabularu 'uzroka' je skup vrijednosti (uključujući svrhe i teleologiju općenito). Upravo zato što u biologiji uzimamo zdravo za gotovo da život i opstanak jesu vrijednosti možemo otkriti kako je funkcija srca pumpati krv. [...] Kada bismo vrednovali smrt i izumiranje iznad svega, onda bismo mogli reći kako je funkcija raka (engl. *cancer*) ubrzati smrt (Searle 1995, 15).

Smatramo kako treba izdvojiti i tematizirati nekoliko točaka u citiranom argumentu. *Prvo*, moglo bi se u formi slogana reći kako, po Searlu, „u početku bijahu vrijednosti“. Naime, ako se usredotočimo na funkcioniranje individualnih organizama, onda je njihov opstanak ili preživljavanje, a slijedom toga i raz-

množavanje, intrinzična vrijednost/i.¹⁹ Ako pak uzmemo biološku vrstu, onda je pripadna vrijednost „kontinuirana opstojnost“ populacija individualnih organizama koji nisu reproduktivno izolirani kod spolnog razmnožavanja te imaju zdrave potomke. *Drugo*, temeljem takve inicijalne vrijednosne atribucije biološkim entitetima, uvodimo funkcijski govor u biologiju. Searlov argument prilično jasno sugerira kako su ovako dodijeljene vrijednosti ujedno i heurističko sredstvo za uvođenje bioloških funkcija. No, iako je ova situacija slična Ruseovom korištenju metafore dizajna u svezi s daljnjim uvođenjem bioloških funkcija, kao što smo to vidjeli u prethodnom odsječku, kod Rusea je ta točka ipak razrađenija nego što je to slučaj u gore citiranom Searlovom argumentu. Za raspravu o eliminativizmu je međutim posebno zanimljiva iduća točka. *Treće*, ako je vrijednosni govor u biologiji *subjektivnog* podrijetla, a to smo mogli vidjeti u Weberovom razmatranju,²⁰ onda se na objektivnoj razini funkcijski govor svodi zapravo na spomenute „uzročne činjenice“ ili „uzročni vokabular“ (govor). Tako se u paradigmatičkom primjeru s funkcijom srca radi o kontrakcijama srčanog mišićja koje *uzrokuje* optok krvi kroz naše tijelo. Dakle, u funkcijskom govoru nema ničeg što već nije sadržano u uzročnom govoru. Drugim riječima, po Searlu, funkcijski govor ne dodaje ništa relevantno samom uzročnom govoru. Konačno, točno iz ove točke slijedi Searlov eliminativizam. Ova točka potaknula je iznimno zanimljivu raspravu kojom ćemo ujedno i zaključiti ovaj, ali i dobrim

19 Nećemo ovdje dalje ulaziti u opću raspravu o vrijednostima. Kao što je dobro poznato, riječ je o iznimno širokoj i gotovo sveprisutnoj raspravi, uključujući i suvremenu znanstvenu praksu (za potonji aspekt, usp. primjerice Gorham 2009).

20 Dodatno, to također slijedi iz korištenog primjera raka. No, takva subjektivnost u atribuciji vrijednosti ipak je upitna. Kod Searlovog primjera raka: barem do neke faze, stanične linije proizašle iz maligne stanice opstaju i reproduciraju se *bolje* od ostalih stanica unutar organizma nositelja. Tako da tu imamo iznova vrijednosti opstanka i razmnožavanja kao intrinzične, ali i *objektivne* vrijednosti u biologiji. Naravno, iz perspektive samog individualnog organizma to svakako nije slučaj, ali to ne ovisi o *našoj* točki gledišta, koju možemo proizvoljno mijenjati, kao što se tvrdi u Searlovom argumentu.

dijelom idući, završni odsječak poglavlja 1.

Prikazat ćemo najprije dio rasprave koji se tiče Weberovog objektivizma, odnosno njegovu kritiku kako Searlovog subjektivizma po pitanju ontološkog statusa bioloških funkcija, tako i, još važnije za raspravu, dodatni korak koji Searle čini svojim gornjim argumentom tako da izravno povezuje subjektivizam s eliminativizmom. Naime, upravo taj posljednji korak kod Searlea dodatno je apostrofirani u Weberovom argumentu, koji smo najvećim dijelom razmotrili u prethodnom odsječku. U osnovi, Weber smatra kako se nešto slično onome što Searle tvrdi o mogućnosti eliminacije bioloških funkcija može isto tako tvrditi o uzročnim istinama, kao temeljnijem vokabularu. Međutim, rijetko će koja pozicija iz toga onda izvesti eliminativizam po pitanju uzročnog govora (usp. Weber 2017, 4743). Pogledajmo detaljnije ovu kritiku.

Vidjeli smo da su po Searlu funkcijski iskazi zapravo uzročni iskazi *plus* još nešto. U njegovom argumentu taj se dodatak zasniva na vrijednosnom tipu govora. Dakle, *objektivno* funkcijski govor ne dodaje ništa povrh samog uzročnog govora te ga mirne duše možemo eliminirati iz uporabe u biološkim znanostima.²¹ No, gdje se tu otvara mjesto za Weberovu kritiku?

Prvo, sukladno našem prethodnom razmatranju Weberovog objektivizma slijedi kako se biološki iskazi koji koriste funkcijski predikat ne odnose isključivo na uzročni tip relacija zavisnosti, nego iznad svega na relaciju zavisnosti kao što je to „mehanička konstitutivna relevantnost“, relaciju „dio – cjelina“ te „metafizičko utemeljenje“ (usp. 1.2.1). Međutim, Searle bi na ovaj manevar mogao odgovoriti na sljedeći način: „U redu, na objektivnoj razini sada imamo više od jedne vrste relacije zavisnosti, tj., ne

²¹ Searle to tvrdi za biologiju u cjelini. Nadalje, za razliku od Rattija i Germaina (2022), Searle (1995) smatra da uporaba funkcijskog govora u biologiji nije štetna, nego je prije svega suvišna. To ujedno predstavlja jednu od razlika između ove dvije eliminativističke teorije funkcija (za ostale razlike, usp. odsječak 1.4).

samo relaciju uzročnosti, na koje se referira funkcijski predikat, ali i takav funkcijski govor ne dodaje ništa *povrh* navedenih relacija zavisnosti“. Stoga, vraćamo se na početno stanje: u biologiji možemo bez funkcijskog govora, odnosno zaključujemo ponovno na eliminativizam. Weber odgovara na ovaj složeni izazov Searlovog eliminativizma pozivajući se na određeni paralelizam između korištenja funkcijskog predikata onako kako ga je definirao u svojoj teoriji i, što je ključno za njegovu kritiku eliminativizma u raspravi o biološkim funkcijama, slične probleme uzročnog govora. Tako u *drugoj* točki možemo razabrati nekoliko odvojenih podtočaka: (i) u suvremenoj literaturi prevladava mišljenje kako uzročni govor pokazuje zanimljive podudarnosti s obzirom na izazove eliminativizma sa statusom funkcijskog govora u biologiji, no sa zamjetnom razlikom što se tiče ishoda. Naime, „uzročnih eliminativista“ u suvremenim raspravama gotovo da i nema, dok to nije slučaj, kao što možemo vidjeti, s „funkcijskim eliminativistima“, koji pružaju konstantni otpor svim važnijim teorijama bioloških funkcija (usp. Ruse 2002); (ii) *uzročni pluralizam* danas predstavlja vodeće gledište, odnosno gledište po kojem „istinočinitelji“ (engl. *truth-makers*) uzročnih iskaza nisu jednovrsni, primjerice, imamo pravi uzročni proces, a ne pseudouzročni, ako postoji prijenos neke određene kvantitete (engl. *conserved quantity*), npr., energije (specifično, količine gibanja), električnog naboja ili sl. Drugim riječima, ne postoji nešto što je zajedničko svim vrstama „istinočinitelja“ za uzročne iskaze. U pripremi završnog odgovora Searlovom eliminativizmu, Weber čini još nekoliko koraka. Posebno je zanimljivo pozivanje na pozicije koje ni u kojem slučaju ne zaključuju na uzročni eliminativizam. Razmotrit ćemo onu koja je, po nama, izvršila najveći utjecaj na Weberov „funkcijski“ antieliminativizam; (iii) varijanta uzročnog pluralizma koju u svojoj općoj filozofiji znanosti zastupa Stathis Psillos najprihvatljivija je u tom smislu. Kako općenito, tako i specifično za Weberovu teoriju bioloških funkcija. Po ovoj varijanti, uzročni iskazi nemaju neki zasebni

„predodžbeni“ (engl. *representational*) karakter, tj., ne predočavaju ništa što već nije iskazano uporabom specifičnijih glagola od samog glagola „uzrokovati“. Primjerice, glagola „gurnuti“, „ugrijati“ (ili brojnih glagola koji na određeni način instanciraju opću uzročnu relaciju na molekularno-biološkoj razini; tu mislimo prije svega na biomakromolekularne interakcije između DNK-a, RNK-a i proteina, npr., prethodno spomenuta enzim-supstrat interakcija). Drugim riječima, ništa se ne dodaje sadržaju iskaza s nekim specifičnijim glagolom ako se ovaj glagol zamijeni samim glagolom „uzrokovati“. Potonji temeljni glagol krajnje je apstraktan i, posebno zanimljivo, nema nikakvog „neovisnog predodžbenog sadržaja“ (Weber 2017, 4752). Usprkos tome, uzročni iskazi mogu biti istiniti, na način opisan u gornjoj podtočki (ii). Nadalje, uzročni vokabular ipak ne podliježe eliminativizmu iako nema vlastitog „predodžbenog sadržaja“, kao što to Psillos i Weber ističu, na tragu filozofkinje G. E. M. Anscombe, tj., njezinih poznatih razmatranja razina uzročnog govora (usp. Weber 2017, 4752). Nameće se pitanje: ali što ga onda brani od eliminativizma? Po Psillosu, uloga koju uzročni govora ima u formuliranju generalizacija. Konačno i najvažnije za našu raspravu u poglavlju 1: je li to dovoljno i, još važnije, od kakve je koristi ovaj odgovor za Weberovu kritiku Searlovog eliminativizma? Ovo nas dovodi do *treće* točke.

Sličnost između rasprave o novom uzročnom pluralizmu te njegovim implikacijama i sprječavanju eliminativizma u raspravi o funkcijama temelji se na iznimnoj *fleksibilnosti* kako uzročnog vokabulara, tako i funkcijskog predikata, barem onako kako potonjeg definira Weberova teorija. Fleksibilnost funkcijskog predikata ogleda se, primjerice, u različitim vrstama nositelja funkcija (od molekula do sustava organa). Nadalje, funkcijski predikat odnosi se, kao što smo mogli vidjeti, na različite relacije zavisnosti. Upravo temeljem takve fleksibilnosti funkcijski vokabular koji se koristi u znanstvenoj praksi omogućuje formuliranje generalizacija o ponašanju entiteta u vrlo različitim biološ-

kim domenama. Dakle, zaključuje Weber, funkcijski predikat ne može se ukloniti iz biologije zbog svojih višestrukih *epistemičkih* uloga (ne isključivo eksplanatornih), kao što je to slučaj s uzročnim vokabularom.

No, pozivanje na uzročni pluralizam nije zaustavilo napade eliminativista. Štoviše, dobili smo najnoviju sustavnu teoriju o cjelovitom eliminiranju funkcijskog govora iz recentne biologije. Započet ćemo njezin prikaz i razmatranje osvrtom na prethodnu raspravu.

1.4 Novi eliminativizam

Ratti i Germain promiču najnoviju verziju „funkcijskog eliminativizma“ (za uporabu ovog termina, usp. posebice Ratti i Germain 2022, 23. – 24), koja je cjelovita i, možemo reći, programatska, kako za samu filozofsku raspravu o biološkim funkcijama, tako i u širem smislu problema povezanih s korištenjem znanstvenog jezika te, još općenitije, dinamike promjena u recentnoj biologiji. Prije prikaza i razmatranja ove eliminativističke teorije i spomenutih širih implikacija, njezin osvrt na prethodnu raspravu, to jest, pokušaj obrane Searlovog eliminativizma od Weberove teorije funkcijskih predikata.

Prva linija obrane gornjeg funkcijskog eliminativizma zasniva se na tome da ako utvrdimo da neki skup svojstava kod više bioloških vrsta ispunjava istu funkciju, sukladno onome što zastupa Weberov argument, on se može zapravo koristiti ili kao eksplanatorno pojednostavljenje ili kao heuristika. Međutim, na taj način biološke funkcije nemaju objektivni status, što je suprotno Weberovom objektivizmu po ovom temeljnom pitanju u ovom poglavlju. *Druga* linija obrane pretpostavlja da čak ako i prihvatimo znanstvenu korisnost grupiranja iz prethodne linije obrane, zaključuju Ratti i Germain, isti se rezultat može postići bez uporabe funkcijskog govora (usp. Ratti i Germain 2022, 23). Drugim riječima, slijedi funkcijski eliminativizam, barem što se

tiče Weberove pozicije, ne nužno i teorija koje se pozivaju na odgovarajuće pojmove evolucijske biologije, kao što ćemo to nastojati pokazati u drugom dijelu knjige.²² Krenimo redom: uz gornje specifične razloge za odbacivanje biološkog funkcijskog govora sada slijedi prikaz temeljnih razloga.

1.4.1 *Pars destruens: biološke funkcije kao pojmovni relikv*

Slijedi početni odlomak predmetnog programatskog članka koji ima ambiciju dobro prodrmati cjelokupnu suvremenu raspravu o biološkim funkcijama:

Biološke funkcije nameću sljedeću *paradoksalnu situaciju*: odnose se na nešto prožeto teleologijom u kontekstu koji je prethodno očišćen od bilo kakve svrhe. Kako mi to vidimo, *središnji filozofski problem* jest artikulirati iznimno uspješnu praksu pripisivanja funkcija u fiziologiji (koja, čini se, istražuje organizme *kao da* su projektirani (engl. *engineered*)) s teoretskim okvirom evolucijske biologije (za koji se pretpostavlja da eliminira svaki ostatak govorenja koje se poziva na svrhe) (Ratti i Germain 2022, 1; kurziv dodan).

Izdvajamo dvije točke. *Prvom* se naglašava barem prividni paradoks koji nastaje spajanjem dvaju trendova. S jedne strane, nastavka korištenja funkcijskog vokabulara unutar diskursa ili jezika moderne i suvremene biologije i, s druge strane, izravne i oštre eliminacije takvog vokabulara iz prirodnih znanosti općenito (dovoljno se prisjetiti općih mjesta iz Prve znanstvene revolucije; usp. primjerice (Godfrey-Smith 2003, poglavlje 1). Dodatno, i sama evolucijska biologija odriče se bilo kakve sup-

²² Vidjet ćemo kasnije u nastavku, *pars construens*, na koji način i kojim pojmovima novi funkcijski eliminativizam zamjenjuje jednom eliminirani funkcijski govor, tradicionalno korišten u *svim* biološkim disciplinama. No, prije tog prijedloga rješenja, *pars destruens*, odnosno, dio eliminativističke teorije koji odbacuje razloge za nastavak uporabe funkcijskog jezika u modernoj biologiji.

stancijalne spoznajne uloge „govora o svrhama“ kako u jeziku koji koristi, tako i, posebice, u znanstvenoj *praksi*. Ovdje valja apostrofirati razlikovanje, na kojem višekratno inzistiraju autori kroz razmatrani članak (sličnu opasku donosi Okasha (2019, 19) što se tiče rasprave o uporabi pojma informacije u molekularnoj genetici), između *de facto* korištenog znanstvenoga jezika i znanstvene (specifično, eksperimentalne) prakse. Po spomenutoj literaturi, ova razlika može rezultirati ozbiljnom diskrepancijom, kako je istaknuto u gornjem citatu, tako da u biologiji imamo najčešće iznimno sofisticiranu, preciznu eksperimentalnu praksu i, u pravilu, relativno neprecizan jezik.

Upravo to pokazuju rasprave o genetičkoj i općenito biološkoj informaciji te, u našem slučaju, o statusu funkcijskog govora. Naravno, postavlja se pitanje o usklađivanju ove dvije sastavnice suvremene biologije (ili takve potrebe uopće). Jedan od izlaza, ako se opredijelimo za usklađivanje, nudi eliminativizam: presjeći svojevrсни gordijski čvor, tako da se eliminira funkcijski jezik, tj., da ga se zamijeni s preciznijim vokabularom i time razriješi diskrepancija (usp. *pars construens*, u nastavku odsječka 1.4). No, čvor se može i razmrsiti. To će biti naša strategija, slično nekim drugim evolucionističkim teorijama bioloških funkcija. U osnovi, te filozofske teorije i strategija ili, jednostavnije, temeljni pristup na kojem se baziraju, odnosno *naturalizacija* funkcijskoga govora pozivanjem na odgovarajuće pojmove evolucijske biologije, u prvom redu, prirodnu selekciju, predstavljaju glavnu metu napada neoeliminativista. To nas vodi *drugoj* točki koju izdvajamo iz gore citiranog odlomka.

U ovoj točki, neoeliminativisti naglašavaju tzv. „središnji filozofski problem“, koji se, po njima, nametnuo u suvremenoj raspravi, posebice kod filozofskih teorija koje nastoje zadržati funkcijski vokabular biologije. Naime, „središnji problem“ sastoji se u tome kako *unificirati* te *naturalizirati* funkcijski govor korišten, prije svega, u fiziologiji i srodnim biološkim disciplinama (prisjetimo se samo paradigmatskog funkcijskog iskaza s aktiv-

nošću srca), s odgovarajućom ažuriranom verzijom teorije evolucije putem prirodne selekcije (usp. Ratti i Germain 2022, 2). To je ujedno najizglednija izlazna strategija iz gore citirane „paradoksalne situacije“. Naravno, ako ste na strani antieliminativizma. Nadalje, ovako postavljen problem kao da je adresiran na etiološki evolucijski pristup, posebice, teoriju bioloških funkcija kao *selektiranih učinaka*. Ona, čini se, u najvećoj mjeri ispunjava spomenute ciljeve unifikacije i naturalizacije funkcijskoga vokabulara na kojeg se primarno poziva jezik fiziologije. Međutim, Ratti i Germain smatraju kako ni ova strategija, tako ni postojeće teorije selektiranih učinaka ne uspijevaju riješiti „središnji filozofski problem“ biološkog funkcijskoga govora.

Autori navode više razloga za taj neuspjeh (što se tiče intrateorijskih poteškoća, usp. Ratti i Germain 2022, 17-20; više o tome u poglavlju 2 te drugom dijelu knjige). No, izvor cjelokupnog problema je nešto drugo. Iako se taj izvor nekoliko puta spominje u neoeeliminativističkoj teoriji, sljedeći ga citat, po našoj procjeni, možda najpreciznije locira:

„Biološke funkcije relik su vremena kada su se organizmi shvaćali kao projektirani strojevi. Darwinov *tour de force* bio je koristiti metaforu prirodne selekcije kao čimbenika kako bi se riješio inženjera (*engineer*), ali smo zaglavili s tom metaforom [metafora ili „analogija dizajna“ (*the design analogy*); op.a.] i funkcijskim govorom. Možda je vrijeme da se proces dovrši“ (Ratti i Germain 2022, 24).

Prvo, izgleda da je u podlozi funkcijskog govora temeljno *razumijevanje* individualnih organizama kao „dizajniranih ili projektiranih strojeva“, i to razumijevanje koje je primarno utjecalo na fiziologiju i srodne discipline u središtu biologije, u razdoblju koje je prethodilo Darwinovoj izvornoj verziji teorije evolucije putem prirodne selekcije te, nakon toga, neodarvinizmu ili „modernoj sintezi“ (za kratki uvod u ovaj dio povijesti biologije, usp.,

primjerice, Godfrey-Smith (2014). Drugim riječima, po neeliminativistima, koji samo preuzimaju i dodatno jačaju standardni narativ o potpunom programatskom funkcijskom eliminativizmu prve znanstvene revolucije (usp. Garson 2023), funkcijski vokabular fiziologije isključivo je metaforička izvedenica „analogije dizajna“. Upravo ta analogija iskazuje temeljno razumijevanje individualnih organizama kao svojevrsnih „inženjerskih“ rješenja za probleme koje postavljaju fluktuirajući parametri okoliša. Dakle, analogija dizajna i metaforički pojam bioloških funkcija oblikuju konceptualni okvir u koji onda intervenira Darwinova teorija. *Drugo*, što zapravo, po neeliminativističkoj globalnoj interpretaciji povijesti uporabe funkcijskog govora biologije, postiže Darwinova teoretska intervencija? Kako se to reflektira na sam status funkcijskog govora i koji je doseg intervencije? Po gornjem citatu, autori smatraju kako je Darwinov *tour de force* uklonio „inženjera“ iz analogije. Međutim, konceptualni okvir analogije, zajedno s metaforičkim funkcijskim govorom ostao je neizmijenjen. Ostalo je ipak njihovo osnovno uokvirivanje istraživanih domena u biologiji. Tu ujedno treba tražiti odgovore na prije postavljena pitanja: darvinizam nije zasjekao dovoljno duboko, smatraju neeliminativisti i nude „dovršavanje (započetog) posla“. Slijedi njihova ideja „eliminacije i zamjene“ tradicionalnog konceptualnog okvira funkcijskim pojmovima „veće preciznosti“ (Ratti i Germain 2022). To nas dovodi do neeliminativističkog *pars construensa* u raspravi o biološkim funkcijama. Vidjet ćemo kako je predložena „zamjena“ stupnjevita, odnosno manje radikalna nego što se to na prvi pogled čini.

1.4.2 *Pars construens: Woutersova četiri pojma*

Kao prvi korak neeliminativističke strategije „eliminacije i zamjene“, u nekoj budućoj sveobuhvatnoj radikalnoj reformi tradicionalnog funkcijskog govora biologije, ističe se Woutersova (2003a) teorija po kojoj biološke znanosti karakterizira uporaba

četiriju različitih pojmova biološke funkcije. Naravno, Woutersova lista pojmova ne iscrpljuje sve predmetne pojmove, ali to ipak čini što se tiče onih pojmova bioloških funkcija koji su najzastupljeniji u suvremenoj znanstvenoj praksi (za sličan pristup, usp. posebice Keeling *et al.* (2019)). Tako se *prvi pojam* funkcije kao „biološke aktivnosti“ odnosi na to „što neki organizam, dio, organ ili tvar sama čini ili je u mogućnosti činiti“ (Wouters 2003a, 636). Ovo je vrlo zanimljiv pojam, koji se najčešće negativno karakterizira jer se poistovjećuje s preširokom primjenom funkcijskoga jezika. Naime, i proizvodnja zvukova određene frekvencije je isto tako tipična biološka aktivnost organa srca, no barem u velikoj većini slučajeva nećemo smatrati da je ta biološka aktivnost, koliko god bila učestala, pravilna i svojstvena ovom organu, ujedno i njegova *funkcija*.

Pojednostavljeno, kao da je biološka funkcija navedena aktivnost plus još nešto, neko dodatno svojstvo (upravo se po tome ističu preostala tri Woutersova pojma, o čemu više u nastavku). Drugim riječima, prije spomenutu *aktivnost* proizvodjenja specifičnih zvukova smatrat ćemo tek *nuspojavom* koja je puka popratna aktivnost biološke *funkcije* u pravom smislu riječi, a to je omogućavanje protjecanja krvi kroz tijelo. Doduše, možemo lako zamisliti scenarije u kojima se aktivnost proizvodjenja specifičnih zvukova odmiče od puke nuspojave te se približava funkcijskoj aktivnosti, to jest, situacijama u kojima spomenuta aktivnost donosi svojevrsnu *prigodnu* ili *slučajnu korist* nositeljima srčanog organa, dakle nije neutralna biološka aktivnost u smislu bilo smanjenja ili povećanja individualnog fitnesa tijela organizma nositelja. Naime, u izvjesnim okolišnim uvjetima, to što rad srca prati aktivnost proizvodjenja specifičnoga zvuka, to jest, odstupanja od istog, može nam liječničkim pregledom očuvati dobro zdravlje. Ili, ako želimo izbjeći bilo kakvo pozivanje na artefakte, kao što je to, primjerice, stetoskop ili slično u prethodnom primjeru, možemo zamisliti da u nekom hipotetičkom okolišnom scenariju, spomenuta ili druga aktivnost srčanog

organa štiti naše tijelo od potencijalne opasnosti, npr., od zmija otrovnica kojima smetaju takve vibracije, pa se stoga udaljavaju od našeg organizma (općenito o filogenetskoj „ukorijenjenosti“ tzv. „detektora zmija“ kod ljudske vrste te dokaznoj građi u neurobiologiji po tom zanimljivom pitanju, usp. Garson 2022, posebice, poglavlje 4). Zaključno, prvi pojam biološke funkcije stavlja u prvi plan temeljniji pojam *biološke aktivnosti*, koja čak može pokazivati određeno „standardizirano“ ili „tipično“ ponašanje kroz duže trajanje, kao u opisanom primjerom sa zvukom koji proizvodi rad srčanog organa te, ovisno o okolnostima, uvećavati fitnes individualnog organizma nositelja. No, svejedno nećemo prihvatiti takve biološke aktivnosti kao biološke funkcije u pravom smislu riječi.²³

Drugim riječima, s obzirom na temeljni prigovor o preliberalnom karakteru prvog pojma bioloških funkcija koji naime dopušta neprihvatljive ili čak netočne funkcijske iskaze gornja opaska po kojoj se biološka funkcija pripadna nekom nositelju u stvari svodi na „aktivnost plus x “ dodatno dobiva na značaju. Pritom, pod varijablom x možemo imati različite opcije: primjerice, navedeni „plus x “ može ponajprije stajati za „uzročnu ulogu“, tj., određene aktivnosti nositelja u odgovarajućem biološkom sustavu ili, s druge strane, za „selektirani učinak“, kao što to slijedi iz drugog, odnosno trećeg po redu pojma biološke funkcije u Woutersovoj klasifikaciji. Konačno, četvrti Woutersov pojam biološke funkcije zasniva se na elementu „fitnes-do-

23 Slično razlučivanje između bioloških funkcija, u užem, ili točnije pravom, smislu te pukih bioloških aktivnosti, bez obzira na prije istaknute dodatne karakteristike koje bi ih mogle približiti funkcijama pojavljuje se također u recentnoj „kontroverzi ENCODE-a“ koja je obilježila molekularnu biologiju, odnosno genomiku i posebice, postgenomiku. Naime, ova znanstvena kontroverza s izravnim doticajem tradicionalne filozofske rasprave o biološkim i srodnim funkcijama koristi pojam „biokemijskih aktivnosti“ i/ili „biokemijskih funkcija“ svojstvenih pripadnih nositelja, a u ovoj domeni to su genomske segmenti. Ovisno o razlučivanju između dvaju gornjih pojmova značajno varira procjena postotka funkcionalnosti ljudskoga genoma (više o primjeni tradicionalne rasprave o biološkim funkcijama na predmetnu znanstvenu kontroverzu, to jest, njezine rezultate i šire odjeke, usp. detaljnije poglavlje 4).

prinosâ same biološke aktivnosti (usp. Ratti i Germain 2022, 3). Time bi se trebalo *eliminirati*, ali također i do kraja *zamijeniti*, po neoeliminativistima, posebice pojmom uzročnih uloga (usp. Germain, Ratti i Boem 2014), neraščišćene konceptualne relikte iz preddarvinističke biologije. U sljedećem poglavlju usredotočit ćemo se prije svega na drugi i treći Woutersov pojam bioloških funkcija. Dodatno, vidjet ćemo koliko je dobro utemeljena neoeliminativistička prevaga dodijeljena pojmu bioloških funkcija kao uzročnih uloga. U konačnici, bez obzira na prethodno istaknutu karakteristiku novog eliminativizma, pokušat ćemo doraditi po nama glavnu poruku *pars construensa* ove pozicije unutar suvremene rasprave o funkcijama, a to je ponuditi čim precizniju eksplikaciju te primjenu „biološka aktivnost plus x “ formule (usp. poglavlja 3 i 4).

No, prije toga, o „dvama stupovima“ suvremene rasprave, a to su funkcije kao selektirani učinci i kao uzročne uloge, odnosno o njihovim pripadnim i vodećim filozofskim teorijama.

Poglavlje 2:

Stupovi rasprave o biološkim funkcijama: od *selektiranih učinaka do uzročnih uloga*

Sažetak

Nakon što smo u prethodnom poglavlju pokazali kako eliminativizam zapravo ne postiže temeljni cilj koji si je postavio, naime „eliminaciju i zamjenu“ tradicionalnog funkcijskog govora u biologiji i medicini „preciznijim“ i jasnije definiranim pojmovima funkcije, u ovom poglavlju detaljno ćemo razmotriti neke od tih ključnih zamjenskih pojmova. U konačnici, poglavlje 2 dodatno će pokazati kako eliminativizam, tradicionalni ili recentni, zapravo iznova potvrđuje značaj funkcijskoga govora. *Prvi* od tih pojmova, biološke funkcije kao *selektirani učinci*, nalazi se u osnovi tzv. „seleksijsko-etiološkog“ pristupa raspravi. Ovaj pristup s pripadnim vodećim teorijama koje ćemo razmotriti u odsječku 2.1 izravno se poziva na središnje pojmove neodarvinističke evolucijske biologije, kao što su to posebice pojmovi prirodne selekcije i fitnesa. Ovisno o njihovoj karakterizaciji i primijeni razlikujemo teorije bioloških funkcija unutar ove skupine, ali određujemo također njihovu uspješnost. *Drugi* stožerni pojam, biološke funkcije kao *uzročne uloge*, smatra kako je prije spomenuta uporaba pogrešna na više načina, kao što ćemo detaljno pokazati u odsječku 2.2 te, sukladno tome, pripadne teorije zastupaju *evolucijsku neutralnost* po tom pitanju. No, naravno, i to ima svojih problema. U ovom poglavlju se stoga usredotočujemo na vodeće teorije u oba pristupa koji su presudno obilježili cijelu suvremenu raspravu o funkcijama u biologiji i medicini. Naposljetku, time ćemo pozicionirati svoju teoriju unutar ukupne rasprave te staviti njezinu uporabu u širi pripadni kontekst, o čemu će biti riječi u preostalim poglavljima 3, odnosno 4.

Sadržaj

2.1 Biološke funkcije kao selektirani učinci

2.1.1 Wrightove funkcije

2.1.1.1 *Status quaestionis*: kako su se promišljale funkcije prije Wrightovog obrata

2.1.1.2 Wrightov obrat

2.1.2 Zlatno doba jakog etiološkog pristupa: teorija selektiranih učinaka prema Neander (1991)

2.1.3 Garsonov recentni jaki etiološki pristup funkcijama: teorija poopćenih selektiranih učinaka (PSU)

2.2 Evolucijski neutralan pristup i teorije bioloških funkcija kao uzročnih uloga

2.2.1 Prigovori etiološkom pristupu

2.2.2 Teorije bioloških funkcija kao uzročnih uloga

2.2.2.1 Pretpostavke

Kad smo razmotrili kako se, barem u osnovi, mogu ušutkati eliminativizam i njegove teorije u generalnoj raspravi o biološkim funkcijama predstoji nam utvrditi kako se pak teorije koje još uvijek zagovaraju korisnost funkcijskog govora u suvremenoj biologiji i medicini nose sa *zahtjevima* koji se pred njih postavljaju. Obično se u raspravi (usp. Garson 2016; Davini 2021) ističu tri zahtjeva. No, njihov broj može varirati, kao i broj zahtjeva koje neka teorija bioloških funkcija mora ispuniti kako bi opravdala status *epistemički dobre* teorije (o širem problemu izbora, posebice znanstvenih teorija, usp. Godfrey-Smith (2003); usp. također Lipton (2009)). Bez obzira na to koliko zahtjeva mora ispuniti neka teorija u ovoj raspravi te treba li stupnjevati zahtjeve po važnosti, ovo su tri glavna zahtjeva u literaturi: (1) razlikovanje

između biološke *funkcije* i *akcidentalnog učinka*, (2) *eksplanatorni* doprinos funkcija u biologiji i medicini te (3) *normativni* karakter bioloških funkcija.

Krenimo redom. (1) Fenotipska svojstva od kojih se sastoji individualni organizam najčešće imaju više učinaka. Jedan od tih učinaka je biološka funkcija ili joj barem biološke znanosti pripisuju *funkcionalni učinak*. Sjetimo se ovom prigodom korištenih primjera funkcijskih iskaza iz prethodnog poglavlja. Uzimimo standardni primjer srca. Naime, srce doprinosi optoku krvi kroz naše tijelo. Međutim, srce ima i niz drugih učinaka po cjelokupni fiziološki sustav kojem pripada, u krajnjoj liniji pravilno uzročno utječe na sam individualni fitnes organizma. Izdvojimo neke od potonjih učinaka: proizvođenje zvuka i vibracija određene frekvencije (jednostavnije, kucanje srca koje može varirati ovisno o opterećenju cirkulatornog sustava). Nadalje, organ srca ima određenu masu kojom doprinosi ukupnoj masi našeg tijela itd. Nekako nam je samorazumljivo da potonja dva učinka prisutnosti srca unutar organizma, za razliku od pumpanja krvi nisu funkcije, već svojevrsni *sekundarni* učinci (za ovdje predloženu distinkciju, usp. isto tako Davini 2021). No, ako malo pažljivije promotrimo cijeli primjer: što ako u određenim okolnostima kucanje srca postane korisno za organizam nositelja ovog učinka? Primjerice, u okolnostima kada bi, pretpostavimo za potrebe ovog argumentacijskog slijeda, ta specifična aktivnost odbijala potencijalne predatore. Ili, manje hipotetički, kada bi odstupanje u toj aktivnosti srca sugeriralo liječniku kako je potrebna odgovarajuća terapija. Jesmo li u tim slučajevima spremni tvrditi kako je ovdje ipak riječ o funkcijama? Jesu li onda te funkcije jednako „prave“ (engl. *proper*) kao što je to učinak srca na protjecanje krvi kroz naše tijelo? U literaturi međutim prevladava stav kako je riječ tek o tzv. „slučajnim koristima“ (engl. *fortuitous benefits*, usp. Šustar i Brzović 2014), a ne o biološkim funkcijama, bilo pravim ili u nekom drugom smislu. Stoga, dobra teorija bioloških funkcija, sukladno zahtjevu (1) treba pokazati gdje točno

prolazi linija razgraničenja između gore spomenutih slučajeva. Vidjet ćemo kako ovaj zahtjev za eksplikacijom vrijedi i za ostale biološke domene, odnosno vrste funkcijskih iskaza iz prethodnoga poglavlja. Zaključno u vezi ovog zahtjeva, kao što smo prije naznačili, predmetno razlikovanje je ipak složenije nego što to može izgledati kako općenito, tako i unutar znanstvene prakse (usp., primjerice, „kontroverzu ENCODE-a“ i pripadnu raspravu u poglavlju 4).

Zahtjev (2), tj., *eksplanatorni* doprinos funkcija u biologiji i medicini. Funkcije predstavljaju svojevrstna skraćena objašnjenja ili barem sadrže informaciju koja nam nešto objašnjava. To „nešto“ u raspravi o biološkim funkcijama uglavnom je: (1) *nazočnost*, tj., *zašto* je neko fenotipsko svojstvo uopće prisutno kod individualnih organizama. Primjerice, zašto zebre imaju pruge duž tijela (za ovu studiju slučaja, koja je obilježila posebice recentnu raspravu, usp. Garson 2019; izvorno Caro *et al.* 2014). Nadalje, može biti riječ o drugoj vrsti eksplananduma, odnosno prave eksplanatorne mete na koju cilja funkcijsko pripisivanje. Ta vrsta eksplananduma tiče se u osnovi (2) informacija *kako* istraživano fenotipsko svojstvo doprinosi fitnessu individualnog organizma. Promotrimo spomenuti primjer zebrih pruga. Naime, pripisivanje funkcije određenoj crno-bijeloj koloraciji površine tijela tih sisavaca ujedno nam govori o tome zašto se ovo fenotipsko svojstvo, tj., pripadni učinak, zadržalo kroz naraštaje u populacijama ove taksonomske skupine. Ukratko, po Carovoj (2014) hipotezi, taj učinak sastoji se u odbijanju afričkih konjskih muha od tijela zebri. Muhe su prijenosnici uzročnika više bolesti koje mogu smanjiti individualni fitness zebri u okolišu afričkih savana: npr., da zbog umora uslijed oboljenja sporije trče pred predatorima ili sl. Pripisivanje funkcija nam dakle donosi informacije o svemu navedenom i dobra teorija bioloških funkcija mora uvjerljivo odgovoriti na eksplanatorni zahtjev, kao što to primjerice čini teorija „selektiranih učinaka“ s obzirom na prvu vrstu eksplananduma. S druge strane, teorija „uzročnih uloga“ to postiže drugom

vrstom eksplananduma tako da odgovara na pitanje kako predmetna koloracija uzročno doprinosi širem fiziološkom sustavu i/ili konačno individualnom organizmu-nositelju tog priličnog složenog fenotipskog svojstva. Vidjet ćemo detaljnije u nastavku ovog poglavlja kako se s eksplanatornim zahtjevom nose gore navedene stožerne filozofske teorije te, u drugom dijelu knjige, alternativne i naša teorija bioloških funkcija.

Zahtjev (3) za teorije koje se natječu u ovoj raspravi: odnosi se na načine kako najbolje razumjeti specifičnu *normativnost* u ponašanju funkcionalnih svojstava, sustava i procesa u biologiji i medicini. Jednostavnije, dobra filozofska teorija trebala bi jasno razlikovati „normalno“ funkcioniranje nekog nositelja biološke funkcije od njegovog nefunkcioniranja ili određenog suboptimalnog funkcioniranja. Dakle, ovdje je riječ o svojevrsnoj niskoprofilnoj normativnosti koja se primarno odnosi na biološku domenu, a ne, barem ne izravno, na domenu koja se tiče našeg moralnog ponašanja, odnosno pripadnih normi. Dovoljno je uzeti neki od primjera za funkcijske iskaze koje smo prije koristili: rad srca može pokazivati nepravilnosti, tj., odstupanje od norme. Tu razliku, slično kao kod zahtjeva (1), odgovarajuća teorija mora obrazložiti ili uzeti u obzir.

Krećemo u ispitivanje u kojoj mjeri filozofske teorije ispunjavaju gore navedene zahtjeve. Prva na redu je ujedno i jedna od dvaju stožernih teorija bioloških funkcija, teorija *selektiranih učinaka*, koja generalno potpada pod etiološki pristup raspravi.

2.1 Biološke funkcije kao selektirani učinci

Filozofska teorija selektiranih učinaka još se standardno klasificira i kao teorija bioloških funkcija koja zagovara „jaki etiološki“ pristup unutar rasprave. „Jaki“, za razliku od etiološkog pristupa koji elaboriraju „slaba“ (usp. Buller 1998), odnosno „umjerena“ teorija (usp. Brzović i Šustar 2020 te Šustar i Brzović, ovdje, poglavlja 3 i 4), o kojima će biti riječi u drugom dijelu knji-

ge. Otvorit ćemo predstavljanje i vrednovanje teorije selektiranih učinaka konkretnim primjerom koji je posebice prisutan u najnovijoj raspravi o tome kako obraniti teoriju selektiranih učinaka od realnih protuprimjera i misaonih eksperimenata te kako se ova teorija nosi s ubrzanim razvojem novih disciplina bioloških i medicinskih znanosti (usp. ponajviše Garson 2019; usp. također Kingma 2020). Evo središnjeg primjera za selektirani učinak:

Funkcija pruga duž tijela individualnih organizama, pripadnika triju vrsta zebri u staništu afričkih savana, je odbijanje konjskih muha, prijenosnika bolesti uzrokovanih ektoparazitima. Nadalje, iako se s obzirom na strukturu populacija zebri, ali i pratećih drugih bioloških vrsta te njihov okoliš, tj., nazočnost predatorskih vrsta u savanama, smatralo kako bi karakteristični crno-bijeli raster pruga duž tijela zebri potencijalno mogao barem u nekom opsegu imati i neke sekundarne učinke, poput: (i) kamuflaže pred grabežljivcima, (ii) prepoznavanja između bližih srodnika, (iii) termoregulacije na pripadnom staništu, dokazna građa (usp. Caro *et al.* 2014) daje značajnu prednost pretpostavci o učinku odbijanja konjskih muha u odnosu na sve ostale konkurentske pretpostavke. Dakle, upravo je taj učinak „prava“ funkcija pripadnog kompleksnog fenotipskog svojstva zebri. Konačno, kod zebri se razvilo to fenotipsko svojstvo jer je njegov primarni učinak odbijanja afričkih konjskih muha bio pozitivno selektiran u određenom razdoblju evolucijske povijesti ove taksonomske skupine sisavaca. Jaki etiološki pristup, tj., pripadna teorija selektiranih učinaka, stavlja u prvi plan to da je prirodna selekcija utjecala na razvoj i širenje navedene koloracije kroz naraštaje populacija zebri upravo uslijed opisanog učinka odbijanja muha (usp. Garson 2016; Davini 2021).

Tako bi nekako trebala, u osnovi te *in concreto*, izgledati teorija bioloških funkcija kao selektiranih učinaka. Pogledajmo najprije izbliza spomenute temeljne teorijske odrednice ilustrirane u gornjem primjeru da utvrdimo na koji način, ako uopće, predmetna stožerna teorija ispunjava tri glavna zahtjeva za epistemički dobru teoriju bioloških funkcija:

1. Čini se da teorija selektiranih učinaka uspješno razlikuje *prave funkcije* od pukih *sekundarnih učinaka*, posebice onih učinaka fenotipa koji mogu donijeti i slučajnu korist organizmu nositelju tog fenotipa (primjerice, kod zebri da pruge duž tijela izazivaju pozitivne reakcije kod ljudi, a onda posljedično to rezultira većom brigom za zaštitom tih sisavaca ili nekom sličnom slučajnom korišću razmatranog fenotipskog svojstva crno-bijelih pruga.²⁴Ako je, sukladno temeljnoj ideji teorije selektiranih učinaka, prava biološka funkcija nekog fenotipskog svojstva individualnog organizma unutar pripadne populacije učinak aktivnosti tog fenotipa koji je pozitivno selektiran u određenoj fazi evolucijske povijesti te taksonomske skupine, onda se relativno lako može povući granica između učinka odbijanja afričkih konjskih muha kod više naraštaja zebri (prava biološka funkcija) i, s druge strane, svih ostalih učinaka crno-bijelog rastera pruga;
2. Kada konstatiramo, temeljem relevantne dokazne građe, kako je prava funkcija pruga zaštita zebri od uboda afričkih konjskih muha, a time od vrlo štetnih bolesti, tada ujedno govorimo o vjerojatnoj uzročnoj putanji ili etiologiji koja nam objašnjava zašto se to fenotipsko svojstvo moglo razviti i biti fiksirano unutar populacija zebri kroz više naraštaja. Drugim riječima, na ovaj način teorija selektiranih učinaka smatra kako može najbolje eksplicirati eksplanatorni doprinos funkcijskih iskaza koji zamjećujemo kod ove vrste iskaza u biologiji i medicini;
3. Konačno, što se tiče trećeg zahtjeva, tj., normativne dimenzije bioloških funkcija, teorija selektiranih učinaka isto tako smatra da ima dobar odgovor. Naime, ako je prava funkcija učinak fiksiran prirodnom selekcijom kroz populacije neke biološke vrste, ili pak šire kao u primjeru sa zebra, onda se čini jasnom granica između takve biološke funkcije i suboptimalnog funkcioniranja predmetnog fenotipa. Npr., kada bi pruge duž tijela zebre samo parcijalno odbijale konjske muhe ili, u tradicionalnom primjeru srca, kada bi rad srca koji dovodi do učinka pumpanja krvi u periferne dijelove našeg tijela bio otežan, onda bismo rekli da se radi o izvjesnoj

²⁴ Za fenomen slučajne koristi na biomolekularnoj razini biološke organizacije, prije svega učinaka nekog proteina u staničnim procesima, u kojima, primjerice, neki enzim može imati korisni slučajni sekundarni učinak pored onog funkcionalnog, tj., specifičnog enzimatskog, usp. Šustar i Brzović 2014).

disfunkcionalnosti. Naposljetku, gore navedeni primjeri za funkcijske iskaze također se mogu izraziti tako da se upotrijebe normativni oblik: „Crno-bijeli raster pruga po tijelu zebre *trebao* bi odbijati afričke konjske muhe“ i „Srce bi *trebalo* pumpati krv kroz ljudsko tijelo“. Teorija „selektiranih učinaka“ nastoji pokazati kako ima konceptualnih resursa za ovaj zahtjev. Međutim, prije nego što razmotrimo koliko se zaista uspješno teorija selektiranih učinaka nosi s ovim i prethodnim dvama zahtjevima te kako bi se upućeni prigovori teoriji mogli neutralizirati i eventualno iskoristiti za novu verziju teorije, također u okvirima jakog etiološkog pristupa raspravi, analizirat ćemo glavne etape u razvoju teorijskih doprinosa ideje selektiranih učinaka ukupnoj raspravi.

2.1.1 Wrightove funkcije

Kao što to obično biva sa značajnim doprinosima nekoj filozofskoj raspravi, teorije koje su se pokazale razdjelnicom u povijesti rasprave znaju se, u izvjesnoj mjeri, uzeti zdravo za gotovo ili se njihovo značenje preuzima iz druge ruke, tj., ne više iz izvorno zamišljene verzije. Slična sudbina vrijedi za sada već ključni tekst „Functions“ (1973) Larryja Wrighta, koji, kao što ćemo vidjeti u nastavku, predstavlja jasnu razdjelnicu između prethodne rasprave o funkcijama te nove rasprave o biološkim funkcijama za koju možemo slobodno reći da traje sa srodnim karakteristikama do danas. Naime, tzv. „Wrightove funkcije“ utemeljuju jaki etiološki pristup i ujedno daju prvu integralnu verziju teorije selektiranih učinaka (usp. također Millikan 1989 i, posebice, Neander 1991). Bit će zanimljivo vidjeti kako Wrightova teorija konstatira isto „zamućeno“ (engl. *murky*) stanje filozofske rasprave na ovom području kao što istu frustraciju možemo primijetiti i kod recentnih teorija (usp., izvorno, Wright 1973, 139). Nadalje, najnovije jake etiološke teorije bioloških funkcija, koje nastoje biti obuhvatnije od inicijalne Wrightove, imaju svoje polazište u njegovom raskidu s prethodnom tradicijom (usp. Garson (2019); najnovije, (2023)). Konačno, gore istaknuta tri zahtjeva koja se

postavljaju pred kandidatske teorije isto tako imaju svoju prvu sustavnu i eksplicitnu formulaciju u Wrightovim glavnim radovima o funkcijama i funkcijskom objašnjenju (usp. Wright 1973; 1976). Dodatno je po ovom pitanju zanimljivo njegovo vrednovanje tri zahtjeva, po kojem je zahtjev (1), odnosno razlikovanje između prave funkcije i sekundarnog učinka, ipak značajniji za raspravu od ostalih dvaju zahtjeva (usp. Wright 1973, 142).

Mi ćemo razmotriti temelje ovog prvog stupa rasprave tako da se najprije usredotočimo na Wrightov obračun s tradicijom koja mu je prethodila. Nakon toga, te prije usporedbe te teorije s novijim i najnovijim verzijama jakog etiološkog pristupa (usp. Neander 1991; Garson 2016; 2019), analizirat ćemo detaljnije Wrightove funkcije te koliko su uspješne spram postavljena tri zahtjeva.

2.1.1.1 Status quaestionis: kako su se promišljale funkcije prije Wrightovog obrata

Nakon nekoliko temeljnih razlikovanja pojmova unutar rasprave, koja će, kako smo vidjeli, oblikovati nadmetanje između teorija, Wright rekonstruira i vrednuje najbolje strukturirane pristupe i argumente koji su obilježili razdoblje rasprave prije sedamdesetih godina prošlog stoljeća (za detaljniji prikaz tog razdoblja, usp. posebice Garson 2016, poglavlje 2). Mi ćemo se ovdje zadržati na teoriji, tj., njezinoj glavnoj formulaciji, Mortona Becknera (1969) zato što se jasno izdvaja po važnosti za Wrightov obrat u raspravi o funkcijama uopće, dakle ne samo za biološke funkcije, nego i one koje se tiču artefakata. Dodatno, Becknera i Wrighta povezuju istraživački ciljevi *unifikacije* rasprave o funkcijama u biologiji i funkcija artefakata te cilj koji ističe *primat* prvog gore spomenutog zahtjeva za razlikovanjem između prave funkcija i sekundarnog učinka. Mišljenja smo kako su potonji ciljevi zanimljivi i s aspekta najnovije rasprave o funkcijama, kao što ćemo to naglasiti i u drugom dijelu knjige.

Evo precizne središnje formulacije Becknerove teorije na koju se usredotočuje nova Wrightova teorija selektiranih učinaka (usp. Wright 1973, 150):

P ima funkciju *F* u *S*-u ako i samo ako:

1. *P* je dio *S*-a.
2. *P* doprinosi *F*-u. (To što je *P* dio *S*-a čini pojavljivanje *F*-a vjerojatnijim.)
3. *F* je aktivnost u, ili pripadna, sustavu *S*.
4. *S* je strukturiran na takav način da značajan broj njegovih dijelova doprinosi aktivnostima ostalih dijelova i samog sustava.
5. Dijelovi *S*-a i njihovi međusobni doprinosi identificiraju se pomoću iste pojmovne sheme koja se koristi u iskazu da *P* ima funkciju *F* u sustavu *S*.
6. Značajan broj kritičnih dijelova (*S*-a) i njihove aktivnosti po definiciji doprinose jednoj ili više aktivnosti cijelog sustava *S*.
7. *F* je ili doprinosi aktivnosti *A* cijelog sustava *S*.
8. *A* je jedna od onih aktivnosti *S*-a kojoj značajan broj kritičnih dijelova i njihovih aktivnosti po definiciji doprinosi.

Nećemo ovdje ulaziti u pojedinačne prigovore koje Wright upućuje ili koje, općenito, možemo uputiti Becknerovoj gornjoj formulaciji, odnosno prigovorima tvrdnjama 1. – 8. za nužne i dovoljne uvjete za „*P* ima funkciju *F* u *S*-u“. Značajnije za vrednovanje Becknerove teorije funkcija, kao i za način na koji se razvijala rasprava o biološkim funkcijama, posebice nakon Wrighta, formuliranje je protuprimjera. Wrightov protuprimjer je sljedeći: uzmimo kao primjer za sustav *S* motor s unutarnjim sagorijevanjem. Sad, ako se neka omanja matica otpusti s određenog mjesta u motoru te padne na vijak koji onda uspostavi pravilno reguliranje aktivnosti ventila, ova će matica time slučajno doprinijeti i dobrom funkcioniranju motora i/ili odgovarajućeg nositelja mo-

tora. Postavlja se standardno pitanje: je li gore opisani doprinos matice njezina prava *funkcija* u sustavu motor-vozilo?

Teško. Iako ima i suprotnih mišljenja, kao što ćemo vidjeti u nastavku ovog poglavlja. Ako ipak pretpostavimo da to nije funkcija matice u sustavu, već je to neka druga aktivnost ili učinak koji je izvorno zamislio inženjer, onda treba utvrditi kako na ovaj protuprimjer odgovara Becknerova formulacija. To što se dogodilo s maticom u zamišljenom Wrightovom protuprimjeru prisiljeni smo okarakterizirati kao pravu funkciju temeljem uvjeta navedenih u tvrdnjama 1. – 8. središnje formulacije. Pojednostavljeno, Becknerova formulacija je „preširoka“ ili suviše „liberalna“, tj., klasificira aktivnost ili učinak nekog biološkog predmeta kao pravu funkciju usprkos tome što nam se takva klasifikacija čini teško prihvatljivom, i to ne samo *prima facie*. Zato je protuprimjer s neplaniranom ulogom matice u sustavu motora-vozila izazovan za Becknerovu cjelokupnu teoriju funkcija te će se pokazati nezaobilaznim u dobrom dijelu rasprave koja je uslijedila (usp., primjerice Kitcher 1993).

Kako se sad postaviti: prihvatiti naposljetku da je uloga matice, ako ne prava funkcija, onda neka izvjesna funkcija ili barem u nekoj mjeri funkcija ili, naprotiv, učiniti definiciju ili karakterizaciju pojma funkcije „nepropusnom“ za opisani i srodne protuprimjere unutar predmetne rasprave? Slijedi Wrightov obrat, odnosno svojevrsni manifest jakog etiološkog pristupa funkcijama, s naglaskom na biološke i susjedne znanosti.

2.1.1.2 Wrightov obrat

Postbecknerovski pristup koji zaključno predlaže Wright izrazito je ambiciozan. Naime, namjerava riješiti gotovo sve nedostatke, previde i općenito slabe strane prijašnjih doprinosa raspravi o funkcijama. Tako Wright naglašava, osim prethodno protuprimjerom istaknutog nedostatka u razgraničavanju pravih funkcija od ostalih aktivnosti ili učinaka nekog dijela-kompo-

nente te, nadalje, nedovoljne eksplikacije pripadnog pojma sustava unutar kojeg bi taj dio-komponenta trebao imati odgovarajuću ulogu, dva posebno značajna nedostatka: (i) neuzimanje u obzir uloge koju pojam „dizajna“ (engl. *design*) obavlja kod pripisivanja funkcija, specifično u biologiji. Konkretno, dizajn koji je prisutan u pripisivanju funkcije zebrinim prugama ili, općenito, funkcijskih iskaza koje smo tijekom prethodnog poglavlja navodili za najzastupljenije razine biološke organizacije. Pokazat će se da je upravo rješavanje ovog problema bilo značajno za širenje utjecaja jakog etiološkog pristupa, odnosno njegovom razlikovanju naspram srodnih evolucionih pristupa raspravi. Stoga ga valja posebno upamtiti za drugi dio naše knjige, kada budemo govorili o umjerenijim etiološkim teorijama bioloških funkcija (usp. Brzović i Šustar 2020, usp. još Buller 1998). (ii) Propuste prethodnih pristupa i pripadnih teorija povezanih s drugim zahtjevom, tj., eksplanatornom dimenzijom funkcijskih iskaza. S tim u svezi navodimo posebno značajnu dodatnu eksplikaciju (Wright 1973, 154; kurziv dodan):

Pristupi koje smo do sada uzeli u obzir previdjeli su, ignorirali ili u svakom slučaju propustili napraviti važnu opservaciju: da su funkcijska pripisivanja – *intrinzično*, ako hoćete – *eksplanatorna*. Već kazivanje o nekom *X*-u, kako ima izvjesnu funkciju znači ponuditi važnu vrstu objašnjenja *X*-a. Smatram da je propust da se to razmotri, ili barem uzme ozbiljno u obzir, odgovoran za sustavni neuspjeh ovih analiza u formuliranju točne teorije funkcija.

Krenut ćemo od Wrightovog pokušaja rješavanja propusta (ii) i vidjeti kako je, ako uopće, ponuđeno rješenje povezano s (i), odnosno problemom funkcijskog dizajna. Zaključno, razmotrit ćemo kako Wrightov obrat, posebice po pitanju eksplanatornog zahtjeva, utječe na rješavanje ostalih uočenih nedostataka, prije svega, prvog gore spomenutog zahtjeva, „prava funkcija – (akcidentalno koristan) sekundaran učinak“, za epistemički dobre te-

orije bioloških funkcija.

Vratimo se još jednom na standardne primjere za funkcijske iskaze, skraćeno: „Funkcija srca je pumpanje krvi“ i „Funkcija pruga kod zebri je odbijanje muha“. Intuitivno, ili na nekoj implicitnoj razini razumijevanja, navedeni funkcijski iskazi imaju ekplanatornu ulogu. No, kako eksplicirati tu, na izvjestan način, specifičnu *ekspanatornu ulogu* ili *doprinos* koji ova vrsta iskaza manifestira općenito i u znanostima? Kao što smo naglasili na početku poglavlja, ovo je jedan od triju temeljnih zahtjeva te će se, po našoj interpretaciji, pokazati ključnim korakom u Wrightovom pristupu u pogledu ostala dvaju zahtjeva. Tako Wrightova teorija funkcija u prvom koraku naznačuje jednu moguću ekplanatornu ulogu funkcijskih iskaza koju Wright karakterizira kao „slabu“ ili „anemičnu“ (Wright 1973, 155). Takvo shvaćanje karakterizira prijašnje pokušaje eksplikacije ekplanatorne uloge. Primjerice, Becknerovu formulaciju, odnosno pripadnu teoriju (sličan pristup u spomenutom slabom smislu bit će korišten u Cummins (1975), polazišnom radu za drugi glavni stup rasprave o biološkim funkcijama; više o tome u drugom dijelu poglavlja). Slabi ili anemični smisao tiče se sljedećeg pitanja: čemu služi određeni nositelj funkcije?, primjerice, srce služi tome da pumpa krv kroz tijelo životinja. Drugim riječima, naglasak je na samoj aktivnosti srčanog organa u odgovarajućem sustavu. Međutim, Wrightov obrat znatno više zanima drugi, *jači*, smisao kako eksplicirati nedvojbenu ekplanatornu ulogu funkcijskih iskaza. U tom pogledu, Wright na početku izlaganja novog pristupa i filozofske teorije funkcija najprije daje sljedeću iznimno značajnu opasku: „Ako specificirati funkciju bodlji znači objasniti zašto ih dikobrazi *imaju*, onda funkcija mora biti razlog (engl. *reason*) da ih oni *imaju*. To jest, pripisivanje neke funkcije mora biti ekplanatorno u dosta jakom smislu“ (Wright 1973, 155; kurziv u izvorniku).

Nekoliko pojašnjenja. *Prvo*, radi uniformnosti razmatranja jakog etiološkog pristupa, posebice najnovijih doprinosa

raspravi (usp. Garsonovu „poopćenu teoriju selektiranih učinaka“, *Generalized Selected Effects* (GSE), u nastavku poglavlja) zamijenimo Wrightove dikobraze recentnim istraživanjem prave funkciji pruga kod zebri. Nastavno na gornju opasku, funkcija pruga predstavlja eksplanatorni odgovor na pitanje „Zašto ih zebre imaju?“. Drugim riječima, po Wrightovoj novoj općoj teoriji, funkcija je upravo *razlog* zašto zebre imaju pruge. Slažemo se s Wrightom da je takva eksplicacija eksplanatorne uloge pripisivanja funkcije nekom predmetu ili, potpunije, funkcijskog iskaza doista „supstancijalnija“ ili „dosta jačeg smisla“ od prije spomenutog „anemičnog“ smisla. Vidjet ćemo u završnom dijelu analize Wrightove teorije kako se konačno eksplicira jači smisao kroz etiološko-seleksijski pristup. Nadalje, smatramo kako je Wrightovo korištenje termina „razlog“ izraz cilja *unifikacije* teorije sukladno kojem se nastoji obuhvatiti ne samo biološke funkcije, nego i one artefakata. Otuda ta ponešto zbunjujuća definicija koja izjednačava funkcije s razlozima (kako se u knjizi bavimo *biološkim* funkcijama nećemo ulaziti u daljnje razmatranje ovog, ni sličnih, izjednačavanja). *Drugo* pojašnjenje citirane opaske tiče se sljedeće opcije: što ako prihvatimo slabiju eksplicaciju? Koje su posljedice? Naime, čini se uvjerljivom interpretacija eksplanatorne uloge funkcijskog iskaza kao svojevrsne „uzročne uloge“ unutar pripadnog sustava. No, smatra Wright, posljedica prihvatanja ovakve eksplicacije stvorit će nam probleme u ispunjavanju prvog od triju temeljnih zahtjeva koji se postavljaju pred kandidat-ske teorije: gubimo kriterij razlikovanja između pravih funkcija i (akcidentalno korisnih) sekundarnih učinaka nekog predmeta-nositelja unutar sustava. Primjerice, pozivajući se na prethodni pristup i teorije (po Wrightovom izboru to su Becknerova i srodne Canfieldove teorije), ako pitanje „Zašto životinje imaju jetru?“ pretpostavlja pojam (biološke) funkcije ne može ga se reducirati na pitanje „Čemu jetra služi?“. Odnosno, jetra može poslužiti za puno različitih stvari, no te uzročne uloge, barem većina njih, nisu njezine funkcije. U tradicionalnom primjeru ljudskog

nosa on definitivno može poslužiti u uspješnom nošenju naočala koje povećava naš individualni fitness, ali nećemo zbog toga za tu ulogu reći kako je njegova *funkcija*, već koristan akcidentalan sekundarni učinak. Stoga, zaključno što se tiče drugog pojašnjenja prije citirane Wrightove opaske, „razlog“ kojim se objašnjava zašto životinje imaju jetru ili, u našem slučaju, zašto zebre imaju opisani raster pruga duž tijela ujedno izdvaja upravo taj specifični učinak kao funkciju, za razliku od svih ostalih sekundarnih učinaka. Ukratko, rješavanje drugog, eksplanatornog zahtjeva u jakom smislu, rješava također i prvi zahtjev za epistemički dobru teoriju funkcija.

Idući korak Wrightove nove teorije tiče se eksplikacije termina „etiološki“. To jest, u kojem se specifičnom smislu treba koristiti ova terminološka odrednica nakon što smo pojasnili eksplanatornu ulogu-doprinos funkcijskih iskaza te precizirali odnos između prvih dvaju temeljnih zahtjeva. Naposljetku, ovaj korak je nezaobilazan prije no što završno odredimo u kojem smislu Wrightova teorija promovira prvi sustavni jaki etiološko-selekcijski pristup biološkim funkcijama. To će se pokazati presudnim u formuliranju sljedećih teorija funkcija unutar evolucijskog tabora (usp. posebice Neander 1991; Garson 2023) te za našu umjerenu etiološku teoriju funkcija u genomskoj biologiji (usp. Brzović i Šustar 2020) i, konačno, opću teoriju bioloških funkcija koju razmatramo u drugom dijelu knjige.

Evo jednog od glavnih momenata Wrightova obrata. Po našem shvaćanju, time se cilja kako na pojašnjenje termina „etiološki“ u raspravi o funkcijama, tako i na poveznicu s prethodno ekspliciranim *jakim* eksplanatornim smislom funkcijskih iskaza. Wright to pojašnjava na sljedeći način (1973, 156; kurziv u izvorniku):

[...] funkcijska pripisivanja-objašnjenja (engl. *functional ascription-explanations*) su u nekom smislu etiološka, tiču se uzročne pozadine pojave koju razmatramo. I to je zapravo ono što želim

pokazati: funkcijska objašnjenja, iako očito neuzročna u uobičajenom, užem smislu, ipak se tiču toga kako je nešto s funkcijom *došlo tamo gdje se sada nalazi*. Stoga, ona *jesu* etiološka, što će reći “uzročna” u nekom proširenom smislu.

Prvo, Wright, sukladno svojevrsnom konsenzusu kroz povijest filozofije biologije, ponavlja kako su funkcijski iskazi ujedno i izvjesna objašnjenja (od klasika prisjetimo se ovdje samo Kanta; usp. primjerice Goy i Watkins 2014, Šustar 2019). Međutim, pitanje je kako se manifestira na neki način *komprimirani* eksplanatorni karakter funkcijskih iskaza. Drugim riječima, kako izgleda prijelaz tog eksplanatornog „potencijala“ u efektivno objašnjenje. To nas isto tako vodi do Wrightovog etiološkog obrata. Naime, *drugo* što treba izdvojiti iz citiranog ulomka odnosi se na Wrightovu karakterizaciju etiološke vrste objašnjenja koju potencijalno sadrži funkcijski iskaz. Etiološki karakter funkcijske vrste objašnjenja tiče se „uzročne pozadine“ promatrane pojave: u središnjem primjeru ovog dijela poglavlja ova pojava bi odgovarala, ukratko, učinku pruga kod zebri. No, spomenuta „uzročna pozadina“, u smislu temeljne odrednice etiološkog karaktera funkcijskog pripisivanja-objašnjenja, može biti *sinkronijska*, tj., tiče se popratnih uvjeta koji moraju biti ispunjeni kako bi navedeni raster pruga imao pozitivan učinak na fitnes zebri. Očekivano, s obzirom na jaki etiološki pristup, Wright ipak zagovara *dijakronijsku* interpretaciju „uzročne pozadine“. Zaključno, *treće*, dijakronijsko se interpretira na evolucijsko-seleksijski način, odnosno „uzročna pozadina“ bi bila određeni „seleksijski režim“ koji je stabilan kroz evolucijsku povijest populacije i unutar kojeg prirodna selekcija zadržava te promovira, primjerice, opisani raster pruga kod zebri. To se događa zbog učinka tog fenotipskog svojstva, tj., odbijanja afričkih konjskih muha i opasnih parazita čiji su prijenosnici. Stoga, etiološki karakter ovakvog pripisivanja/objašnjenja je *uzročan*, ali u nekom „složenijem“ ili, po Wrightu „proširenom“, smislu jer funkcijski iskazi sadrže eksplanatorne

informacije o tome „kako je nešto s funkcijom došlo tamo gdje se sada nalazi“, npr., specifični crno-bijeli raster pruga duž tijela zebri. Konačno, što se tiče prvog zahtjeva, odnosno načina na koji drugi, eksplanatorni zahtjev priprema rješenje za razlikovanje prave funkcije od pseudofunkcija, upravo „uzročna pozadina“ shvaćena na gore opisani način omogućuje izdvajanje pravih funkcija (vidjet ćemo u nastavku kako najnovija jaka etiološka teorija bioloških funkcija Justina Garsona preuzima ovaj aspekt i dodatno poopćuje povijesni karakter ne samo funkcija, već i susjednih pojmova u biologiji i medicini, primjerice, pojma biološkog mehanizma; usp. Garson 2023).

Sada slijedi poznata Wrightova formulacija, koja donosi sažeti prikaz svih glavnih odrednica njegove teorije funkcija, odnosno obrata s obzirom na dotadašnju raspravu (još ostaje za pojasniti ulogu selekcije općenito, tj., posebice prirodne selekcije u domeni bioloških ili „prirodnih“ funkcija). Wrightova glavna formulacija glasi (1973, 161; kurziv u izvorniku):

Funkcija X -a je Z što znači

(a) X je nazočan zato što obavlja Z ,

(b) Z je posljedica (ili rezultat) X -ove nazočnosti.

Međutim, prije zaključenja razmatranja Wrightove „prevratničke“ teorije, uključujući dio koji se odnosi na ulogu pojma selekcije unutar „objedinjene“ teorije, tj., kako samih „prirodnih“ funkcija, tako i onih „svjesnih“ (engl. *conscious*), posebice funkcije artefakata, nekoliko pojašnjenja gornje formulacije. *Prvo*, (a) govori o etiološkom karakteru funkcijskih pripisivanja-objašnjenja, o čemu je već bilo riječi. Tvrdnja (b) pak govori o razlici između *funcijskih* i ostalih etiologija. U potonjem slučaju prisjetimo se brojnih primjera putem kojih smo nastojali ilustrirati prvi zahtjev koji se postavlja pred epistemički dobre teorije funkcija,

to jest, razlike između prave funkcije pumpanja krvi i sekundarnog učinka nazočnosti srca u našem tijelu – proizvođenja zvuka određene frekvencije, u tradicionalnom primjeru srca. Ukratko, poznata Wrightova formulacija povezuje prethodno razmatrane elemente nove teorije funkcija. No, kako se u ovu formulaciju uklapaju selekcijski procesi i, posebno značajno za naše istraživanje, prirodna selekcija kod „prirodnih“ odnosno bioloških funkcija?

Drugo pojašnjenje tiče se Wrightovog razlikovanja između tzv. „nekvalificiranog“ (engl. *unqualified*) općeg ili polazišnog pojma selekcije i pojma *prirodne selekcije* (oba imaju jednu od ključnih uloga u nadmetanju između „dvaju glavnih stupova“ rasprave; detaljno o tome u nastavku te u drugom dijelu knjige). Paradigmatski slučajevi „nekvalificiranog“ pojma selekcije tiču se, po Wrightu, „svjesnog izbora“, a onda se iz ovog pojma izvode ostali, uključujući, što je posebno značajno za daljnji tijek rasprave, također i „kvalificirani“ pojam prirodne selekcije (usp. Wright 1973, 162. – 164). No, ostanimo najprije na polazišnom, „nekvalificiranom“, pojmu: po ovom pojmu, selekcija se može odvijati *bez* i *s razlogom*. To je najznačajnija razlika kod ovog pojma selekcije, koji se, podsjećamo, izjednačava sa „svjesnim izborom“. Kada imamo selekciju *bez razloga*, ili *s nepunim razlogom*, tada je riječ o „pukoj diskriminirajućoj“ (engl. *mere discrimination*) selekciji (primjerice, kada izabiremo između različitih biljarskih kugli i kada to činimo bez jasnog razloga). Međutim, „nekvalificirana“ selekcija može se zasnivati na nekom *određenom* razlogu: kada izabiremo neki *X* zbog toga što obavlja *Z*, gdje *Z* povećava naš individualni fitness (ovdje se već može u nekoj mjeri nazrijeti Wrightova, na prvi pogled neobična, ideja o izvođenju pojma prirodne selekcije iz pojma selekcije koji je modeliran po selekciji „svjesnog izbora“). U svakom slučaju, *X* se izabire na temelju određene prednosti koju donosi nositelju. Drugim riječima, postoji evidentan razlog za predmetni izbor, što predstavlja temeljnu razliku u odnosu na „puko diskriminirajuću“ selekciju.

Ovakvu vrstu selekcije Wright naziva „selekcija temeljem posljedice“ (engl. *consequence-selection*) i ona je siguran kandidat za definiranje „svjesnih funkcija“, sukladno Wrightovoj središnjoj formulaciji unificirane teorije funkcija. Naime, jedan od rezultata ovog pojašnjenja bila bi sljedeća značajna tvrdnja za daljnji tijek rasprave: „posljedica je funkcija“ (Wright 1973, 163; kurziv u izvorniku).

Upravo zbog prethodnog rezultata izgleda, po Wrightu, kako je prirodna selekcija svojevrsno „proširenje“ navedene vrste „nekvalificiranog“ pojma selekcije. I na tom paralelizmu Wrightova teorija funkcija otvoreno inzistira, što je samo po sebi dosta značajno, zbog temeljne uloge pojma prirodne selekcije u nadmetanju dva stožerna teorijska tabora unutar suvremene rasprave: evolucijskog i evolucijski neutralnog. Međutim, postoje i zamjetne razlike između prije istaknutih pojmova selekcije. Tako, između ostalog, kod prirodne selekcije nema *selektora*, kao što to vrijedi kod „svjesne selekcije temeljem posljedice“. Kod potonje vrste selekcije možemo naime jasnije pripisati tko ili što obavlja selekciju: npr. zamislimo kako izabirem biljarsku kuglu plave boje jer to u pravilu izaziva glasno odobravanje publike. To jest, kod prirodne selekcije, X je, sukladno navedenoj formulaciji, selektiran zbog posljedice Z , s obzirom na određeni okolišni režim. Primjerice, primjer zebrinih pruga u okolišu s afričkim konjskim muhama kao prijenosnicima opasnih bolesti. Dakle, u bitnome nema personaliziranog izabiranja, nego je zapravo riječ o „samoselekciji“ (engl. *self-selection*), odnosno nositelj funkcije X „automatski“ je selektiran u određenim uvjetima okoliša (Wright 1973, 164; kurziv u izvorniku). No, usprkos ovakvim razlikama, Wrightova objedinjena teorija funkcija i dalje ističe sličnosti između prirodne selekcije i prethodno opisane vrste selekcije. U osnovi, iste karakteristike koje vrijede za prirodnu selekciju, netom istaknute „samoselekcija“ i „automatski odabir“, također se mogu primijeniti i u situacijama „svjesne selekcije temeljem posljedice“, što dodatno zamagľjuje tradicionalno gledište o potre-

bi oštrog razgraničenja između vrsta selekcije, uključujući samu prirodnu selekciju.

To svakako ide u prilog Wrightovom inzistiranju na „objedinjenoj“ teoriji bioloških funkcija i, posebno, funkcija artefakata. Time se, vjerojatno, čini dodatno opravdanom uloga pojma dizajna kod specifično bioloških funkcija, na čemu također inzistira Wright u kritici prethodnih teorija unutar predmetne rasprave. Međutim, usprkos svemu tome ostaje nedorečena uloga prirodne selekcije kako kod samog uvođenja pojma dizajna, tako i kod definiranja jakog etiološkog pristupa, barem kod ovako zamišljenog pristupa, odnosno teorije kod Wrightovog značajnog obrata cjelokupne rasprave.

U nastavku slijede prikaz i razmatranje dviju teorija funkcija koje isto tako pripadaju jakom etiološkom pristupu: najprije, teorija selektiranih učinaka u pravom smislu riječi, formulirana u „zlatno doba“ ovog pristupa, to jest, teorija Karen Neander (usp. posebice Neander 1991). Zaključno, kod evolucijsko-seleksijskog pristupa, Garsonova „poopćena“ teorija selektiranih učinaka (izvorno, engl. *Generalized Selected Effects*), koja je u posljednje vrijeme obilježila ovaj pristup, ali i širu raspravu o funkcijama (usp. posebice Garson 2023). Obje teorije izravno se nadovezuju na prije rekonstruirani Wrightov obrat, nastojeći također odgovoriti na protuprimjere te prigovore koji su se u međuvremenu pojavili kod konkurentskih pristupa i teorija. Stoga, prije no što prikažemo i razmotrimo „drugi stup“ suvremene rasprave, tj., onaj koji zagovara ideju *uzročnih uloga*, bit će zanimljivo vidjeti kako spomenute nove teorije pokušavaju nastaviti Wrightov obrat. Primjerice, u dijelu teorija koji se tiče uloge prirodne selekcije ili seleksijskih procesa općenito u načinu na koji ove teorije funkcija rješavaju tri zahtjeva. No, krenimo redom: najprije, teorija bioloških funkcija kao selektiranih učinaka australske filozofkinje K. Neander.

2.1.2 Zlatno doba jakog etiološkog pristupa: teorija selektiranih učinaka prema Neander (1991)

Neander ulazi u raspravu na vrlo zanimljiv način: ponovnim formuliranjem problema, tj., njegovog najznačajnijeg dijela. U osnovi, problem, poglavito bioloških funkcija, sastoji se u otkrivanju što se *točno* pripisuje kada pripisujemo „pravu“ ili, naprosto, funkciju u iskazima koje smo uveli posebice u poglavlju 1, odnosno funkcijskim iskazima forme „Funkcija, ili jedna od funkcija, X-a je Z“ (usp. Neander 1991, 173). Jedna od stvari koje možemo odmah zapaziti je da Neander odbija eliminativizam po kojem pripisivanje funkcije nekom biološkom predmetu jest, u najboljem slučaju, korisna znanstvena metafora. Naime, po jakom etiološkom pristupu i pripadnoj teoriji selektiranih učinaka, pripisivanje funkcije nekom nositelju donosi određeni sadržaj koji ima uporište „vani u svijetu“. Drugim riječima, osim jasnog antieliminativizma, koristeći terminologiju prethodnog poglavlja, teorija selektiranih učinaka također jasno zagovara objektivizam i/ili realizam po pitanju bioloških funkcija. Međutim, ključni je zadatak nove teorije pojašnjenje toga što se *točno* pripisuje kada se u različitim biološkim znanostima pripisuje kako je funkcija nekog nositelja upravo određena *aktivnost* ili pak izvjesni *učinak* te aktivnosti za razliku od ostalih aktivnosti koje isto tako ovaj nositelj može obavljati. Prisjetimo se samo funkcijskog iskaza s ponašanjem enzima Mg-kelataze u biosintetskom uzročnom putu dobivanja klorofila za potrebe fotosinteze u stanicama zelenih biljaka. Naime, upravo je točno određeno *umetanje* Mg (2+) iona u protoporfirinski prsten „prava“ (najvjerojatnije i jedina) funkcija ovog enzima. Tome nasuprot bi stajale svojevrzne pseudofunkcije ili puke sekundarne aktivnosti ili učinci, koji i ne moraju biti prigodice korisni za pripadni biološki sustav. Prije navedenim žargonom, sve su to također Z-ovi, sukladno Wrightovoj najpoznatijoj formulaciji, koji mogu pravilno i redovito proizlaziti iz nazočnosti X-a unutar nekog sustava, ali njih ipak

nećemo klasificirati kao *biološku funkciju*. Zašto je tome *točno* tako? Drugim riječima, treba odgovoriti na prvi teoretski zahtjev, bez obzira koju razinu biološke organizacije uzeli u obzir, tj., odgovarajuće funkcijske iskaze (kao što smo to naglasili u sadašnjem tijeku razmatranja).

Evo kako na to sljedećom formulacijom pokušava odgovoriti postwrightovska, nova teorija selektiranih učinaka Karen Neander (1991, 174):

Prava (engl. *proper*) funkcija, ili funkcije, predmeta (*X*) organizma (*O*) jest činiti to što su predmeti tipa *X* činili tako da doprinese inkluzivnom fitnessu (engl. *inclusive fitness*) predaka *O*-a i što je uzrokovalo da je genotip, čiji je *X* fenotipski izraz (engl. *expression*), selektiran prirodnom selekcijom.

Prvo, genotip dakle kombinacija gena koji zajednički kontroliraju odgovarajuće fenotipsko svojstvo je jedinica ili „meta“ prirodne selekcije, a ne sam pojedinačni gen ili genski²⁵ alelomorf na određenom kromosomskom lokusu (za prikaz potonje, tzv. „gene-based“ definicije pojma biološke evolucije, kao i glavnih kritika koje se najčešće u suvremenoj literaturi upućuju takvoj, užoj ili redukcionističkoj definiciji, usp. posebice Sober 2000, 1. – 5). Drugim riječima, u svojoj središnjoj formulaciji pojma biološke funkcije, Neander koristi definiciju biološke evolucije koja je manje redukcionistička: naime, zasniva se na statističkom izračunu zastupljenosti određenog *genotipa* unutar neke populacije, a ne zastupljenosti *gena*, kada je riječ o evoluciji bioloških predmeta kojima pripisujemo funkciju ili funkcije. Za nas je ova napomena važna jer nam detaljnije govori kako se nova teorija selektiranih učinaka, temeljno u svezi bioloških funkcija, uklapa u znatno širi kontekst neodarvinističke teorije evolucije pu-

25 U tekstu pridjev *genski* podrazumijeva značenje koji se tiče gena, a *genetički* značenje koje se tiče genetike kao discipline.

tem prirodne selekcije. *Drugo*, čini se kako nova teorija ima opću primjenu u biologiji, tj., primjenjuje se na predmete koji mogu biti biološki dijelovi i biološki procesi na svim razinama biološke organizacije (za sličan etiološki monizam unutar rasprave, usp. Brzović i Šustar 2020). Za ilustraciju takve uniformne primjene teorije bioloških funkcija kao selektiranih učinaka, Neander se poziva na podatke o ljudskoj evoluciji, odnosno odgovarajućim znanstvenim područjima, primjerice, na fenomen „nasuprotnog palca“ kod naše vrste. Sukladno gornjoj središnjoj formulaciji vrijedi kako je funkcija nasuprotnog palca kod ljudi pomaganje u hvatanju predmeta, a ne neka druga aktivnost ili učinak zato što je upravo to doprinijelo inkluzivnom fitnessu naših predaka te je uzrokovalo da se pripadni genotip, čiji je fenomen nasuprotnog palca fenotipski izraz, proširi unutar populacije i naslijedi kroz naraštaje. To je, terminologijom teorije evolucije putem prirodne selekcije, u konačnici dovelo do razmjernog povećanja zastupljenosti obje vrste svojstava u pripadnim populacijama (slično kao u klasičnom primjeru fluktuacije svijetlog i tamnog varijeteta leptira brezove grbice (*Biston betularia*)). Stoga, što se tiče same definicije bioloških funkcija, *hvatanje* predmeta je upravo ona aktivnost i/ili učinak zbog kojega je to fenotipsko svojstvo bilo selektirano. Zato je funkcija našeg palca pomoć u hvatanju predmeta, a nije funkcija ili, dodatno naglašeno, *prava* funkcija, npr., vizualni znak odobravanja (ili neodobravanja) našim sugovornicima. Isto bi po ovoj formulaciji selektiranih učinaka trebalo vrijediti i za razinu biološke organizacije kojoj pripada spominjani enzim Mg-kelataze. *Treće*, bez obzira na mjestimične napomene o drugačijim vrstama selekcijskih procesa, primjerice kod definiranja funkcija artefakata, Neander se primarno koncentrira na samu prirodnu selekciju, kao što to jasno sugerira citirana formulacija. Također, u formulaciji se ne spominju ostale vrste selekcijskih procesa u biološkim znanostima, npr., u neurobiologiji, kao što to u najnovijem jakom etiološkom pristupu ističe Garsonova poopćena teorija selektiranih učinaka. Nadalje, pojam

prirodne selekcije koristi se u novoj teoriji selektiranih učinaka „nekvalificirano“, odnosno u izvjesnoj mjeri nije razvidno koja podvrsta prirodne selekcije („negativna“ ili pak „pozitivna darvinistička“) te u kojoj kombinaciji utemeljuje pripisivanje funkcija odgovarajućim nositeljima. Dovoljno se na ovom mjestu prisjetiti gornjeg primjera s nasuprotnim palcem kod ljudske vrste ili pruga kod zebri. Po svemu sudeći, za pretpostaviti je da jaki etiološki pristup unutar rasprave o biološkim funkcijama – Wright-Neander-Garson – daje primat pozitivnoj podvrsti prirodne selekcije, kojom se naglašava „inkrementalni“ aspekt prirodne selekcije u evoluciji nositelja određene biološke funkcije (za konkretnu ilustraciju ovog aspekta, usp. iznova prethodno spomenute primjere funkcijskih iskaza). No, kako će pokazati recentna rasprava između *jakog* i *umjerenog* (usp. Brzović i Šustar 2020; Šustar i Brzović, ovdje, poglavlja 3 i 4; Buller 1998) etiološkog pristupa te pripadnih teorija, pojam prirodne selekcije ne može ostati „nekvalificiran“ kao u gornjim formulacijama. Drugim riječima, kao što ćemo to elaborirati u drugom dijelu knjige, uloga podvrsta prirodne selekcije, kao i susjednih pojmova evolucijske biologije, napose pojma fitnesa, treba biti jasnije specificirana, nego što je to bio slučaj kod do sada razmatranih teorija *jakog* etiološkog pristupa (o ovom značajnom odjeljku rasprave, usp. također nastavak poglavlja 2, konkretno dio posvećen Cumminsovoj (2002) kritici tzv. „neoteleologije“ te, u najvećoj mjeri poglavlje 3, u kojem predstavljamo svoju teoriju bioloških funkcija, odnosno umjereni etiološki pristup).

Nakon središnje formulacije kojom se karakteriziraju biološke funkcije, Neander dodatno pojašnjava sam *etiološki* aspekt na koji se temeljno poziva njezina teorija. Ukratko, taj aspekt tiče se odgovarajuće *uzročne povijesti* nekog biološkog predmeta, posebice nositelja biološke funkcije kod individualnog organizma, sukladno prije razmatranoj formulaciji. Nova teorija selektiranih učinaka, kao i Garsonova recentna teorija, pažljivo eksplicira *povijesni* aspekt *jakog* etiološkog pristupa. Pri tome koristi metodu,

inače vrlo čestu u filozofskoj literaturi o funkcijama, živopisnih, ali raspravno iznimno korisnih „hipotetičkih primjera“. Tako ovdje, kako bi precizirala povijesni aspekt, odnosno njegovo značenje za novu teoriju, Neander elaborira hipotetički primjer „lavljih ‘krila’“ kod tzv. „instant-lavova“ (Neander 1991, 179. – 180). Naime, zamislimo najprije da nema lavova. Nakon toga, zamislimo kako se nekoliko lavova stvorilo niotkuda i kako ne znamo kako se to dogodilo. Nadalje, primjećujemo kako na svakom boku „instant-lavovi“ imaju izbočine u obliku krila. Konačno, očekivano adaptacionističko pitanje koje si tada možemo postaviti je: imaju li te izbočine na tijelu lavova funkciju letenja? Međutim, kada empirijskim putem ustanovimo kako te strukture ipak nemaju funkciju letenja jer ta „krila“ nisu dovoljno snažna za predmetni zadatak, možemo nastaviti s adaptacionističkim pretpostavkama (za izvrstan kratak pregled rasprave o glavnim vrstama i kritikama koje se u suvremenoj literaturi upućuju adaptacionizmu, usp. Okasha 2019, 39. – 44; za utjecaj potonje rasprave specifično na raspravu između različitih etioloških pristupa problemu bioloških funkcija, usp. Brzović i Šustar 2020 te drugi dio knjige). Sukladno tome, možemo pretpostaviti da izbočine, tj., udovi u obliku krila kod novonastalih lavova zapravo imaju funkciju letenja, ali u *dispozicijskom* smislu. Dakle, ako se ostvare određene okolnosti, dispozicijsko svojstvo će se manifestirati, kao što se prstohvat kuhinjske soli otopi u tanjuru vruće juhe. No, uslijed izvjesnih okolnosti – anatomskih deformacija, bolesti, atrofije zbog nekorištenja ili zbog toga što su novonastale lavlje „kreature“ (doslovce) izmještene iz svojeg prirodnog staništa ili slične zapreke za manifestiranje dispozicijskog fenotipskog svojstva – lavlja „krila“ *aktualno* ne obavljaju pripadnu funkciju. Međutim, ako uklonimo zapreke, rehabilitirat će se funkcija letenja. Tako bi nekako govorio adaptacionist. Pogledajmo ipak i druge opcije te kako tretirati ovaj hipotetički primjer s pozicije rasprave o tri glavna zahtjeva za teorije bioloških funkcija.

Naposljetku, možemo pretpostaviti kako „krila“ iz razmatranog hipotetičkog primjera nemaju funkciju, odnosno kako je više nemaju, to jest, za razliku od prije opisane opcije, kako je prethodna biološka funkcija najvjerojatnije nepovratno izgubljena. Ovu opciju može se dodatno potkrijepiti realnim primjerima, naime postoje složene biološke strukture poput zakržljalih krila kod emua, australskih ptica trkačica ili, nama još poznatiji primjer, biološke strukture slijepog crijeva, specifično crvuljka (*appendix*) kod ljudske vrste.²⁶ Spomenuti primjeri ilustriraju složene biološke strukture ili, općenito predmete, ali bez (prave) biološke funkcije u prije navedenom smislu. I sad se nameće pitanje: pod koju od svih navedenih opcija treba podvesti primjer krila kod „instant-lavova“ (usp. Neander 1991, 180)? Međutim, usko povezano pitanje je kako, odnosno temeljem čega odgovoriti na to pitanje? Zaključno: koji bi odgovori na prethodna pitanja pomogli u ekspliciranju povijesnog aspekta jakog etiološkog pristupa te kako je sve to povezano s rješenjima koja nova teorija selektiranih učinaka daje na glavne teoretske zahtjeve, posebice na *normativni* zahtjev?

Tu teorija bioloških funkcija Karen Neander pokazuje značajne pomake u odnosu na Wrightovu polazišnu teoriju. Drugim riječima, kako bismo uopće došli do dobrog odgovora na gornja pitanja trebamo posegnuti za povijesnim aspektom. Ukratko, trebali bismo raspolagati dobrim znanjem o povijesti taksonomske skupine lavova ili biti u poziciji zaključivati o tome. Narav-

²⁶ Iako kod primjera s ljudskim crvuljkom situacija nije sasvim jasna. Tako se u novije vrijeme pretpostavlja da bi crvuljak mogao ipak imati pravu biološku funkciju skladištenja korisnih bakterija za ukupno metaboličko funkcioniranje našeg organizama (usp. Okasha 2019, 31). No, ta promjena u gledištu otvorena je za daljnju raspravu. Što se tiče same rasprave o biološkim funkcijama, čak i ako u potpunosti prihvatimo spomenuto novo gledište, postavlja se sljedeće pitanje: je li aktivnost i/ili učinak skladištenja prava biološka funkcija ili ju je ispravnije kategorizirati ili klasificirati kao svojevrsnu nuspojavu, odnosno nedvojbeno korisni, ali ipak sekundarni, učinak ili akcidentalni rezultat postojeće anatomske strukture slijepog, odnosno, debelog crijeva. Stoga, po ovom pitanju ćemo se ipak držati tradicionalnog gledišta kako crvuljak nema (pravu) funkciju.

no, da brojnost i kvaliteta dokazne građe na ovom znanstvenom području variraju po oba kriterija. Međutim, već za izrazito kompleksne adaptacije dokazna građa može biti dovoljno dobra. Primjerice, kao što je to slučaj s psihološkim adaptacijama poput detektora zmija kod ljudske vrste (za razgranatu tipologiju dokazne građe na potonjem i srodnim područjima, usp. Garson (2022)). Dakle, kada bismo imali određene vrste znanja o evolucijskoj povijesti lavova, tada bismo strukturu lavljih krila mogli svrstati pod neku od navedenih opcija koje se tiču prvog teoretskog zahtjeva za teorije bioloških funkcija za razlikovanje između funkcije i slučajnog doprinosa. Bez tog znanja nema ni odgovarajuće klasifikacije ili kategorizacije. No, povijest igra značajnu ulogu na još jedan način. U svezi s time, kao krajnji scenarij pretpostavimo da tih nekoliko lavova iz hipotetičkoga primjera nema odgovarajuću biološku (uzročnu) povijest, to jest, da nema odgovarajuću etiologiju. Konkretnije, da su nastali „iznebuha“, odnosno da su „rezultat slučajnog i čudljivog (engl. *freak*) sraza atoma“ (Neander 1991, 180). U tom slučaju, fenotipsko svojstvo „lavljih ‘krila’“ po novoj teoriji selektiranih učinaka isto tako ne bi se moglo klasificirati ni pod jednu od gore navedenih funkcijskih opcija ili kategorija pripadnih prvom teoretskom zahtjevu. Za takvu klasifikaciju potrebna je odgovarajuća evolucijska povijest, kako za samu biološku funkciju kao „selektirani učinak“, tako i za različita odstupanja od ove uzročne povijesti (različite vrste i stupnjevi disfunkcije).²⁷

²⁷ Međutim, na koji način onda klasificirati aktivnost ili učinak fenotipskog svojstva koje jasno pozitivno i stabilno uzročno doprinosi individualnom organizmu nositelju ovog svojstva-učinka? Primjerice, brzina trčanja instant-lavova ili manje kompleksna svojstva-učinci njihovog lokomotornog sustava. Barem *prima facie* mogli bismo tvrditi da je ovdje riječ o funkcijama. No, s druge strane, to fenotipsko svojstvo zajedno i lavlji organizam su instant-produkti bez povijesti. Kako sada pomiriti snažnu intuiciju da je ovdje ipak riječ o pravoj, „punokrvnoj“, biološkoj funkciji, dok to ne vrijedi po teorijama selektiranih učinaka, uključujući Garsonovu poopćenu teoriju? Vidjet ćemo u nastavku kako poopćena teorija selektiranih učinaka pokušava razriješiti potonje pitanje, u osnovi nastavljajući argumentacijski slijed teorija selektiranih učinaka. Na ovom mjestu vrijedi još istaknuti izravnu poveznicu, po Neander,

Razmotrimo nekoliko zaključnih napomena u teoriji Karen Neander. *Prva napomena* stavlja u središte pozornosti normativnu dimenziju bioloških funkcija, posebice kako se ta dimenzija ili karakter funkcijskih iskaza povezuje s temeljnom idejom jakog etiološkog pristupa. Pogledajmo još jednom sljedeće česte primjere iz literature: (1) funkcija tumora nije *pritiskanje* arterija koje vode u mozak (usp. Neander 1991; Kitcher 1993); (2) funkcija bubrega (kako zdravih, tako i disfunkcionalnih) jest *filtriranje* krvi kako bi se mokraćom uklonile štetne tvari iz organizma kralježnjaka (usp. Neander 1991; Okasha 2019). No, što točno ilustriraju navedeni primjeri, uzimajući u obzir novu teoriju selektiranih učinaka? Iz gore razmotrenog moglo bi se odgovoriti kako ilustriraju da (1) nije ispravan funkcijski iskaz jer istaknuta aktivnost i/ili učinak „pritiskanja“ nije pozitivno selektiran tijekom evolucijske prošlosti te isto selekcijsko stanje traje barem do trenutka koji je opisan funkcijskim iskazom (1). Naprotiv, (2) je ispravan funkcijski iskaz upravo zbog toga što je učinak aktivnosti filtriranja svojstven bubrezima kralježnjaka u skladu s odgovarajućim selekcijskim stanjem, koje, drugim riječima, ima povijest. Nadalje, navedeni primjeri ilustriraju, posebice funkcijski iskaz (2), da se naša očekivanja kako bi bubrezi *trebali* filtrirati krv na opisani način, odnosno disfunkcijska odstupanja od toga učinka, temelje na odgovarajućem selekcijskom stanju ili „režimu“. Time se dakle ilustrira pristup nove teorije selektiranih učinaka rješavanju trećeg, normativnog, teoretskog zahtjeva: „svojstvo treba napraviti to poradi čega je bilo selektirano pri-

između prethodne rasprave i trećeg teoretskog zahtjeva – normativne dimenzije bioloških funkcija (usp. Neander 1991, 180. – 182; usp. također Millikan (1989), čiji rad donosi dodatnu metafizofsku raspravu između metode „pojmovne analize“ koju primjenjuje Neander i alternativnih metoda čiju plauzibilnost u općoj raspravi o funkcijama želi ojačati Millikan (više o tome, usp. Brzović, Garson i Šustar 2025). Ovdje ćemo se ipak usredotočiti na filozofsku i znanstveno-teoretsku dimenziju rasprave o biološkim funkcijama te smo u prvi plan stavili teorije selektiranih učinaka K. Neander i Garsonovu najnoviju teoriju unutar tog pristupa zbog njihovog istaknutog utjecaja na recentnu filozofiju bioloških i biomedicinskih znanosti.

rodnom selekcijom“ (Neander 1991, 183). *Druga zaključna napomena*, njome se još jednom naglašava povijesni karakter, etiološko-seleksijski, kod teorija selektiranih učinaka, tj., pojma „prave funkcije“. Po tom pitanju, prirodna selekcija igra ključnu ulogu u jakom etiološkom pristupu i pripadnim vodećim teorijama.

Međutim, „drugi stup“ rasprave o biološkim funkcijama, Cumminsov i postcumminsovski, izravno dovodi u pitanje tu ulogu, a time i cijeli prvi, etiološki stup rasprave. Prije tog razmatranja, najnovija etiološka teorija: poopćena teorija selektiranih učinaka.

2.1.3 Garsonov recentni jaki etiološki pristup funkcijama: teorija poopćenih selektiranih učinaka

Najnovija teorija funkcija, iz etiološkog stupa rasprave, drugačije promišlja ulogu pojma prirodne selekcije u rješavanju triju temeljnih teoretskih zahtjeva. Naime, za razliku od prethodno razmotrene teorije Karen Neander, kao i prethodnih srodnih teorija (usp. Wright 1973; Ruth Garret Millikan 1986), uvodi u raspravu i druge vrste seleksijskih procesa osim same prirodne selekcije u striktnom značenju unutar evolucijske biologije. Prije nego što utvrdimo kako to pobliže zamišlja Garsonova recentna teorija te kojim primjerima instancira nove vrste seleksijskih procesa slijedi glavna formulacija kojom se pokušava čim preciznije karakterizirati što bi to po ovoj teoriji bila funkcija.

Evo reprezentativne formulacije (Garson 2016, 58; kurziv u izvorniku):

Funkcija nekog fenotipskog svojstva (engl. *trait*) sastoji se u aktivnosti koja je vodila k diferencijalnom *učvršćivanju* (engl. *reinforcement*) ili k diferencijalnoj *reprodukciji* tog svojstva u biološkoj populaciji.

Kao u prijašnjim razmatranjima središnjih formulacija koje najpreciznije predstavljaju odgovarajuću teoriju (bioloških) funkcija i ovdje slijedi nekoliko točaka koje treba naglasiti te dodatno interpretirati u gornjoj Garsonovoj karakterizaciji pojma funkcije. *Prva*, funkcija je aktivnost. Naravno, ne bilo kakva, kao što ćemo vidjeti u nastavku, ali biološka funkcija je, u ontološkom smislu, određena vrsta *aktivnosti* koja na neki način proizlazi i pripada nekom biološkom nositelju. Taj nositelj je fenotipsko svojstvo, koje može biti morfološko, fiziološko ili bihevioralno, sjetimo se glavnih primjera funkcijskih iskaza iz poglavlja 1 te ovog poglavlja. Ovdje ćemo izdvojiti funkcijski iskaz s Mg-kelatazom: ovaj enzim, kao biološki entitet, izvodi više različitih aktivnosti, no samo je jedna od tih aktivnosti njegova *funkcija*, tj., kao što smo vidjeli, *aktivnost umetanja* Mg (2+) iona u protoporfirinski prsten tijekom biosintetskog puta za klorofil. Naravno, postavlja se pitanje postojanja više funkcija koje možemo pripisati istom nositelju. Međutim, u korištenim primjerima za funkcijske iskaze pretpostavlja se kako je najvjerojatnije riječ o jednoj biološkoj funkciji (za zasebno pitanje o pripisivanju jedne ili više funkcija istom biološkom entitetu, usp. raspravu i studije slučaja u Šustar i Brzović 2014; Wright 1973). Zaključno, ovo pojašnjenje povezuje Garsonovu formulaciju s većinom prethodno razmatranih teorija te precizira, barem u ontološkom smislu, što je točno biološka funkcija. Konačno, zajedno s prevladavajućim gledištem unutar prvog stupa suvremene rasprave, nećemo posebno tematizirati eventualnu razliku između „funkcija kao aktivnosti“ i „funkcija kao učinka“ (po ovom pitanju, usp. recentno, primjeric, Bellazzi 2025). *Druga* točka, Garsonova formulacija ističe također do čega sve može dovesti spomenuta funkcijska aktivnost fenotipskog svojstva. Po ovom pitanju, citirana formulacija razlikuje dva dijela: dio koji se tiče tzv. „diferencijalnog učvršćivanja“ svojstva unutar pripadne biološke populacije. Upravo se ovaj pojam odnosi na nove vrste selekcijskih procesa koji time, po našem mišljenju, u određenoj mjeri nadovezujući se na Wri-

ghtovu (1973) izvornu ideju, „poopćuje“ prethodno razmotrenu teoriju bioloških funkcija kao selektiranih učinaka. Tim potezom ova teorija značajno osvježava najnoviju raspravu unutar filozofije biologije i medicine. Primjerice, dobra ilustracija ovakvog „poopćavanja“ je vidljiva kod *selekcije sinapsi* u neurobiologiji. To jest, kod ovog tipa selekcijskog procesa nemamo situaciju kao kod klasičnog primjera za samu prirodnu selekciju, odnosno „diferencijalnu reprodukciju“ svojstva koloracije, svijetle i tamne, u populaciji leptira brezove grbice s obzirom na relevantni parametar okoliša, naime boju podloge, tj., kore stabla na kojem leptir obitava. To potpada pod drugi dio Garsonove formulacije. No, što se tiče sinaptičke selekcije, kao što je poznato, sinapse su kontaktna područja između živčanih stanica ili neurona. Ova vrsta selekcijskoga procesa, koji dakle ne potpada pod prirodnu selekciju jer se ne događa „diferencijalna reprodukcija“ određenog svojstva u populaciji započinje kada dva ili više neurona ulaze u selekcijske odnose s obzirom na povezivanje s nekom „trećom stranom“ koja može biti ciljana susjedna živčana stanica ili pak mišićno vlakno. Kroz takve selekcijske odnose počinju se manifestirati individualne razlike između živčanih stanica. Drugim riječima, neke sinapse neurona bit će sačuvane, odnosno dodatno „učvršćene“ (engl. *reinforced*), a neke sinapse eliminirane. Dakle, imamo prisutne neke od glavnih odrednica, koje vrijede i za prirodnu selekciju, međutim bez „diferencijalne reprodukcije“ fenotipskog svojstva u pripadnoj populaciji, gdje potonji aspekt predstavlja drugi dio Garsonove formulacije. Taj je dio, u osnovi, istovjetan samoj teoriji selektiranih učinaka, odnosno načinu na koji ova teorija unutar jakog etiološkog pristupa koristi selekcijske procese za karakterizaciju bioloških funkcija. Konačno, upravo ona *aktivnost* sinapse živčane stanice koja je u opisanoj situaciji dovela do „učvršćivanja“ jest *funkcija*.

Postavlja se pitanje: što se dobilo dodavanjem prvog dijela gornje formulacije naspram prethodno razmotrene teorije selektiranih učinaka?

Prije svega, Garsonova poopćena selekcijska teorija dijeli sudbinu s teorijom selektiranih učinaka po pitanju odgovora na tri glavna zahtjeva za epistemički dobre teorije (bioloških) funkcija. Štoviše, Garsonova teorija obuhvaća većinu slučajeva, poput gore spomenute sinaptičke selekcije, u kojima je učinak određene aktivnosti nekog fenotipskog svojstva selektiran, ali ne kroz proces prirodne selekcije. Drugim riječima, iako pripada etiološkom pristupu, ova teorija funkcija manje je zahtjevna od, primjerice, teorije selektiranih učinaka upravo zbog toga što prirodna selekcija, u striktnom smislu riječi (usp. Godfrey-Smith 2014; 2007), nije jedina vrsta na koju se poziva etiološki pristup, već je u igri više vrsta selekcijskih procesa. Takvo stavljanje u širi kontekst uloge prirodne selekcije u cjelokupnoj raspravi primjetno je ne samo u dva glavna stupa suvremene rasprave, već i kod drugih, umjerenijih evulucijskih pristupa, odnosno teorija (usp. posebice Buller 1998; u manjoj mjeri Brzović i Šustar 2020). Stoga, bit će zanimljivo u nastavku pratiti ovaj aspekt rasprave. No, Garsonova teorija dobila je i značajne prigovore, uglavnom putem protuprimjera. Pogledat ćemo sad u nastavku jesu li ti prigovori dali prednost teoriji selektiranih učinaka u odnosu na Garsonovu unutar evulucijsko-etiolološkog pristupa.²⁸

Protuprimjer koji se u diskusiji prometnuo u primarni izazov za najnoviju teoriju funkcija možemo sažeti na sljedeći način: zamislimo uređenu hrpu kamenja različitih težina lociranu na obali mora. Zamislimo dalje kako more putem plime i oseke

²⁸ Kao što je dobro poznato, uz evulucijsko-etiolološki pristup i pripadne teorije također je značajan evulucijski pristup problemu bioloških funkcija, tj., trima teoretskim zahtjevima, koji ne gleda na etiologiju – uzročnu *povijest* – u pripisivanju funkcije nekom nositelju, već na *sadašnju* aktivnost biološkog predmeta ili pak njegovu *dispoziciju* za aktivnost koja pozitivno djeluje na individualni i/ili inkluzivni *fitnes* organizma nositelja tog biološkog predmeta (usp. posebice Bigelow i Pargetter 1987; Wouters 2003). Mi ćemo se u knjizi samo mjestimice doticati ovog dijela rasprave. Jedan od glavnih razloga za to je naš fokus na etiološke teorije, u čiju skupini pripada i naša teorija (za najnoviji sustavan pogled na ovaj evulucijski pristup, čiji naziv znatno varira u literaturi, usp. Garson 2016, poglavlje 4).

te abrazijskim djelovanjem valova utječe na ponašanje opisane „populacije“ kamenja, naravno ako se ovdje može govoriti u tim terminima o odnosu između različitih individualnih kamenja unutar te uređene hrpe. Iako je jedan krak kritika upućivanih poopćenoj teoriji selektiranih učinaka ciljao na nedovoljnu pozornost u eksplikaciji pojma *biološke* populacije (za cjeloviti prikaz ovog dijela recentne rasprave, usp. Garson 2019) – korištenu u gore citiranoj formulaciji – mi ćemo se u protuprimjeru ipak koncentrirati na krak kritike koji propituje prvi dio Garsonove formulacije, tj., dio kojim se etiološki pristup širi na nove vrste selekcijskih procesa. Konkretno, protuprimjer cilja na plauzibilnost i primjenu novouvedenog pojma „diferencijalnog učvršćivanja“ nekog fenotipskog svojstva u definiranju određene aktivnosti kao funkcije, a ne tek kao nuspojave. Naime, djelovanjem okolišnih uvjeta uređena hrpa kamenja početak će se najvjerojatnije osipati. Najprije će se otkotrljati lakše kamenje, a ono teže, bez obzira na konačan ishod, *kasnije od* ostalih. Drugim riječima, na snazi je „diferencijalno učvršćivanje“, na temelju kojeg se, kako smo već vidjeli, isto tako može pripisati funkcija nekom nositelju, uz „diferencijalnu reprodukciju“ kod teorije Karen Neander. Međutim, svakako ćemo nevoljko, ako uopće, zbog prvog razloga karakterizirati aktivnost težeg kamenja kao *funkciju*. Stoga, čini se kako je rezultat ovog prigovora Garsonovoj teoriji taj da vraća primat teoriji selektiranih učinaka jer još uvijek vrijedi drugi dio formulacije zasnovan na standardnom pojmu prirodne selekcije. Konačno, tim dijelom formulacije odbija se prigovor putem gornjeg protuprimjera: naime, teško je pripisivati „diferencijalnu reprodukciju“ kamenju, bilo ono više ili manje teško.

No, prije samog dovršetka prvog glavnog stupa novije rasprave o biološkim funkcijama, kao i dijela poglavlja 2 u kojem ćemo govoriti o daljnjim prigovorima koje možemo općenito uputiti jakom etiološkom pristupu, pogledajmo što poopćena teorija selektiranih učinaka ima još za ponuditi trenutnoj raspravi.

Po Garsonu, teorija može reagirati na protuprimjer „kamenja na obali“ (bilo u verziji s njihovom aktivnosti težine spram podloge te u odnosu na okolišne uvjete ili u verziji s njihovom tvrdoćom u istim uvjetima) na sljedeća tri načina: (1) ipak priznati kako su navedene aktivnosti funkcije kamenja, međutim to je teško prihvatiti; (2) čak i da naposljetku to i prihvatimo, teško ćemo prihvatiti kako je riječ o *biološkoj* funkciji (eventualno nekoj drugoj vrsti funkcije). No, kojoj zapravo od postojećih vrsta funkcija ili možda nekoj novoj, potencijalnoj vrsti se može pripisati? Drugim riječima, ova izlazna strategija iz protuprimjera također nije najsretnije rješenje (usp. posebice Garson 2016, 60). Konačno, sagledajmo (3) kao strategiju koja nudi bolji odgovor opisanom protuprimjeru. Naime, iako individualni kamen u uređenoj hrpi promovira vlastito „diferencijalno učvršćivanje“ s obzirom na ostalo kamenje ne čini to tako da doprinosi fitnessu nekog većeg sustava unutar kojeg je smješten (usp. Garson 2016, 60), kao što smo vidjeli da to naprotiv vrijedi kod naših glavnih primjera za funkcijske iskaze u različitim biološkim znanostima: srce u krvožilnom sustavu, enzim Mg-kelatazu u biosintetskom putu klorofila ili ples pčela medarica u pripadnoj košnici. Stoga, istaknuta odrednica *doprinosa fitnessu većeg sustava* razlikuje aktivnost koja je prava funkcija od ostalih aktivnosti koje nismo spremni tako klasificirati. Vidjet ćemo u nastavku iznimni značaj te odrednice u daljnjoj raspravi, kako u drugom stupu temeljenom na ideji funkcije kao „uzročnog doprinosa“, tako i u našoj umjerenoj etiološkoj teoriji. No, što se tiče vrednovanja same popćene teorije, izlazna strategija (3) zasniva se na gore istaknutoj odrednici koja znatno jasnije povlači granicu između *prave* biološke populacije i *pseudopopulacije*, kao što je to uređena hrpa kamenja (za daljnje razmatranje ovog smjera rasprave, usp. Matthewson 2015). Naposljetku, (3) isto tako rehabilitira prvi dio Garsonove formulacije, tj., šire shvaćenih selekcijskih procesa u pripisivanju funkcija, kao što je to između ostalog slučaj sa sinaptičkom selekcijom (za detaljan prikaz ostalih vrsta selekcij-

skih procesa, odnosno, njihovih instancijacija, usp. više Garson 2019). Time bi se ujedno vratio primat ovoj teoriji funkcija naspram tradicionalne teorije selektiranih učinaka, barem što se tiče prvog stupa rasprave ili evolucijsko-seleksijskog stupa. Međutim, što je s drugim prigovorima, specifično onima koji dolaze „izvana“, to jest, s gledišta evolucijski neutralnog drugog stupa suvremene rasprave? U drugom dijelu poglavlja slijede odgovor, njegova detaljna razrada te razmatranje.

2.2 Evolucijski neutralan pristup i teorije bioloških funkcija kao uzročnih uloga

U nastavku najprije slijede glavni prigovori etiološkom pristupu koji dolaze s pozicije tzv. „Cumminsovih funkcija“ (usp. Cummins 1975; 2002). Zanimljivo je kako prigovori ciljaju na krivo razumijevanje i primjenu pojma prirodne selekcije u prije razmatranom dijelu suvremene rasprave. Sukladno tome, nećemo se zadržavati na ostalim prigovorima koji su se pojavljivali u literaturi (za detaljan pregled istih, usp. Garson 2016, 45. – 55). Zaključno, prikazujemo i pobliže razmatramo Cumminsovu teoriju, kao i novije teorije bioloških funkcija definiranih kao „uzročne uloge“ unutar pripadnih bioloških sustava (usp. posebice Craver 2001). To će ujedno poslužiti za najavu prikaza i razrade umjerenog evolucijskog pristupa i naše teorije bioloških funkcija te, završno, njezine primjene u nekim recentnim biološkim i biomedicinskim područjima istraživanja.

2.2.1 Prigovori etiološkom pristupu

Cumminsov (1975) *prvi* supstancijalni prigovor tiče se šireg problema u filozofiji biologije: što točno prirodna selekcija objašnjava. Drugim riječima, koje vrste *eksplananduma* možemo razlikovati u tom pogledu. Cumminsov predmetni prigovor tvrdi kako teorije selektiranih učinaka ne rješavaju eksplanatorni za-

htjev za pripisivanje funkcija pripadnim nositeljima zbog toga što imaju krivu koncepciju toga što prirodna selekcija u stvari objašnjava. Naime, po Cumminsu, prirodna selekcija ne objašnjava zašto određeni individualni organizam posjeduje neko fenotipsko svojstvo. Primjerice, zašto neka pojedinačna zebra ima karakterističan raster crno-bijelih pruga duž tijela. Ili, u tradicionalnom primjeru, zašto pojedinačni primjerak leptira brezove grbice ima tamnije tijelo od ostalih primjeraka iste vrste na određenom staništu. Taj *eksplanandum* nam je objašnjen pozivanjem na odgovarajuće pravilnosti i podatke iz genetike i razvojne biologije, ali ne iz evolucijske biologije. Naprotiv, po prvom Cumminsovom prigovoru evolucijsko-seleksijskom pristupu, prirodna selekcija objašnjava promjenu koja se dogodila u zastupljenosti ili učestalosti (engl. *frequency*) fenotipskog svojstva u biološkoj populaciji. Studija slučaja sa zastupljenošću prugastih zebri u odnosu na drukčije prugaste ili pak manje prugaste ili čak jednoboje zebre u okolišu s konjskim muhama kao i kod promjene u učestalosti svijetlog u odnosu na tamni varijetet brezove grbice na pripadnom staništu ilustriraju Cumminsovo gledište po pitanju ispravnog tipa *eksplananduma* za prirodnu selekciju. Kakve to ima veze s teorijama bioloških funkcija kao selektiranih učinaka? Čini se nikakve. Ili barem ne izravne zato što izdvajanje *populacijske* razine djelovanja prirodne selekcije kao čimbenika evolucijske promjene nije nespojivo s teorijama selektiranih učinaka. Pojednostavljeno, kao da Cumminsov prigovor promašuje metu, odnosno kao da je gornji prvi prigovor s pozicije teorije uzročnih uloga „naslovljen na krivu adresu“. Smatramo kako u tom smjeru ide i Garsonov odgovor (usp. Garson 2016, 47) po kojem, čak i ako damo za pravo Cumminsovom gledištu kako prirodna selekcija zapravo objašnjava promjene na razini biološke populacije, a ne objašnjava spomenute promjene na razini individualnog organizma, time se ipak ne dovodi u pitanje eksplanatorni doprinos funkcijskih iskaza. Barem ne po jakom etiološkom pristupu predmetnom teoretskom zahtjevu. Stoga, kada ponovno

razmotrimo funkcijski iskaz „Funkcija pruga duž tijela zebre je odbijanje afričkih konjskih muha“, pitanje je u kojem *točno* smislu mislimo nositelja ove funkcijske biološke aktivnosti: u individualnom ili populacijskom, tj., u odgovarajućem generalnom smislu? Potonjem, u svakom slučaju i prethodno razmotrene evolucijsko-seleksijske teorije funkcija nemaju problem s prihvaćanjem takvog gledišta što je pravi eksplanandum za prirodnu selekciju. Problem je negdje drugdje. Drugim riječima, druga je meta: što je eksplanandum samih funkcijskih iskaza. Po ovom problemu, kao što ćemo vidjeti u nastavku, značajna je razlika između jakog evolucijskog i evolucijski neutralnog pristupa *à la* Cummins i srodnih zagovaratelja pristupa uzročnih uloga. No, prije toga detaljnije ćemo analizirati Cumminsov drugi prigovor prvom stupu rasprave. Ovaj prigovor isto tako propituje shvaćanje i primjenu prirodne selekcije u opravdanom pripisivanju funkcije nekom biološkom entitetu, ali s tom razlikom u odnosu na prethodni prigovor da predstavlja veći izazov za jaki etiološki pristup i pripadne teorije.

Drugi prigovor (usp. Cummins 2002) nastoji pokazati kako ispravno shvaćen neodarvinistički pojam prirodne selekcije, koji je u temelju prvog stupa, zapravo nema poveznice s funkcijskim govorom biologije. Dakle, ne samo da je ta poveznica manje čvrsta, primjerice kao što to tvrde umjerene evolucijske teorije, već biološke funkcije nisu kompatibilne s načinom na koji prirodna selekcija utječe na biološku evoluciju. S tim u svezi anticipiramo da Cummins nastupa s gledišta uzročnih uloga, po kojem funkcije nisu učinci koji objašnjavaju zašto je neko fenotipsko svojstvo zastupljeno u populaciji, već su Cumminsove funkcije uzročnih uloga *svojstva* ili *sposobnosti* individualnog organizma koje uzročno doprinose od sebe složenijim sposobnostima biološkog sustava pod kojeg potpadaju. Nakon ovih dviju preliminarno iznesenih karakteristika slijede detalji Cumminsovog ambicioznog prigovora izravno uperenog protiv evolucijsko-seleksijskog pristupa suvremenoj raspravi.

Prvi detalj govori tako o samom razvoju Cumminsove teorije funkcija. Naime, u svom inicijalnom, iznimno utjecajnom, članku „Functional Analysis“ (1975), Robert Cummins primarno razmatra problem funkcijskog objašnjenja i to ne isključivo u biološkim znanostima, već i u susjednim znanstvenim područjima, posebice u psihologiji (usp. više Cummins 1983). Za razliku od ovog razdoblja, u kasnijim radovima, posebice u prije spomenutom (Cummins 2002), nastoji čim jasnije ukazati na greške evolucijskog pristupa raspravi o biološkim funkcijama. Odnosno, specifično, pristupa i pripadnih teorija koje se zasnivaju na pogrešnom razumijevanju i primjeni pojma prirodne selekcije, što po Cumminsu vodi k nekoj novoj teleologiji. Naturalističkoj, za razliku od tradicionalne, ali kao što ćemo vidjeti u nastavku, ipak teleologiji. Zato je i Cumminsov drugi prigovor zamišljen kao konačni obračun sa spomenutom „neoteleologijom“, koja temeljno karakterizira prvi stup rasprave. *Drugi* detalj, gledište po kojem možemo objasniti nazočnost nekog fenotipskog svojstva tako da se pozivamo na funkciju čije je to svojstvo nositelj predstavlja, po Cumminsu, značajan teleološki element ugrađen u prvi stup. S tim u svezi, teret dokazivanja koji mora iznijeti neoteleologija ako želi potvrditi vlastiti pristup (teorije) svodi se na tzv. „proces utemeljenja“ (engl. *grounding process*). To jest, uvjet sukladno kojem trebamo raspolagati prihvatljivom „pozadinskom pričom“ o tome kako su biološki predmeti, odnosno fenotipska svojstva nastali i koji ih je mehanizam ili proces proizveo s obzirom na njihove funkcije (usp. Cummins 2002, 159). Tradicionalna teleologija dobro ilustrira navedeni uvjet: koriste se nadnaravni i neznanstveni pojmovi za „procese utemeljenja“, poput intencija ili planova određenog višeg dizajnera. No, s neoteleologijom stvari izgledaju znatno bolje: „fenotipska svojstva ili značajke (engl. *traits*) selektirani su zbog učinaka koji se računaju kao njihove funkcije“ (Cummins 2002, 162). Međutim, ovdje valja posebno napomenuti kako Cummins nije nimalo impresioniran suvremenom varijantom teleologije koja, vidjeli smo pri početku poglav-

lja, ima svoj sustavni početak s „Wrightovim obratom“, barem što se tiče rasprave o biološkim funkcijama. Drugim riječima, bez obzira što u neoteleologiji apostrofirani „procesu utemeljenja“ barataju akreditiranim pojmovima kao što je, prije svih, neodarvinistički pojam prirodne selekcije, ipak nešto tu, po Cumminsu, ne štima kada je riječ o odnosu tog pojma s načinom na koji bi nam mogao pomoći u rješavanju tri temeljna teoretska zahtjeva za biološke funkcije. Konačno, *treći* detalj tiče se dvije varijante neoteleologije koje Cummins razlikuje u svom ključnom prigovoru jakom etiološkom pristupu. Tako „jaka“ varijanta neoteleologije, koja predstavlja osnovnu pretpostavku većine najutjecajnijih etiološko-seleksijskih teorija funkcija „smatra kako je *svako* biološko svojstvo koje ima funkciju bilo selektirano zbog toga što je obavljalo tu funkciju“ (Cummins 2002, 164; kurziv dodan). S druge pak strane, „slaba“ varijanta neoteleologije „smatra kako su samo *neka* svojstva ili značajke bile selektirane zbog njihovih funkcija“ (Cummins 2002, 164; kurziv dodan). Po Cumminsu, obje varijante završavaju neuspjehom: ukratko, nisu upitni temeljni znanstveni pojmovi evolucijske biologije, kao što s druge strane nije upitna činjenica da opravdano pripisujemo funkcije u biološkim znanostima, odnosno da je ovaj pojam nešto više od puke znanstvene metafore. Upitno je njihovo povezivanje u ponuđenim „procesima utemeljenja“. Pogledajmo detaljnije obje neoteleološke varijante prvoga stupa.

Jaka varijanta čini sljedeću grešku: „Selekcija zahtjeva varijaciju, ali nije bilo varijacije u funkciji kod bioloških struktura, samo varijacije u tome koliko dobro su njihove funkcije bile obavljane“ (Cummins 2002, 165). Primijenimo citiranu primjedbenu na bilo koji od glavnih funkcijskih iskaza koje smo koristili bilo u ovom ili prethodnom poglavlju kako bismo ilustrirali temeljni Cumminsov prigovor o jasnoj *neovisnosti* bioloških funkcija od evolucijskih procesa kao što je to, primarno, prirodna selekcija. Prisjetimo se funkcijskog iskaza s prugama kod zebri (no, isto bi trebalo vrijediti za sve ostale tzv. „kompleksne biološke

strukture“ koje su nositelji „značajnih“ (engl. *salient*) bioloških funkcija (usp. Cummins 2002, primjerice, 166. – 168). Uvrstimo ovaj primjer u gornji citat: selekcija je čimbenik biološke evolucije u situacijama kada, pojednostavljeno, imamo „nasljednu varijaciju u fitnesu“ (usp. Sober 2000; Godfrey-Smith 2007). Kompleksna biološka struktura rastera crno-bijelih pruga duž tijela zebri svakako *strukturno* varira u prirodnim populacijama pripadnih taksonomskih skupina. To onda utječe na njihov fitnes, odnosno na povećanje ili smanjenje njihove stope preživljavanja i time na broj potomaka u sljedećem naraštaju. Međutim, što je sa samom *funkcijom odbijanja* afričkih konjskih muha u gore opisanoj situaciji, posebice s obzirom na *modus operandi* prirodne selekcije? Naime, po središnjem aspektu Cumminsovog prigovora, što se specifično tiče bioloških funkcija, jedino što možemo detektirati je varijacija u tome *koliko dobro* određena, već postojeća, funkcija obavlja svoju ulogu. Primjerice, koliko dobro neki raster pruga odbija konjske muhe u odnosu na druge rastere pruga u populacijama zebri. Dakle, srž Cumminsovog drugog prigovora upućenog jakoj varijanti neoteleologije ističe kako su biološke funkcije „izvan dosega“ evolucijskih procesa kao što je to prije opisani *modus operandi* prirodne selekcije. Drugim riječima, etiološko-seleksijske teorije funkcija, koje smo prethodno razmatrali, time ne bi ispunile zadani uvjet „procesa utemeljenja“. Ukratko, situacija se čini bezizlazna: s jedne strane, ako *ispravno* primijenimo pojam prirodne selekcije u opravdanju pripisivanja funkcija biološkim strukturama, onda je takva primjena odgovarajućih seleksijskih procesa u potpunosti „suvišna“ (engl. *superfluous*) (Cummins 2002); s druge strane, ako se ustraje na „pozadinskim pričama“ *à la* jaki etiološki pristup, onda to pak vodi k *neispravnom* shvaćanju neodarvinističkih seleksijskih procesa (usp. Cummins 1975; 2002), kao što smo to gore mogli vidjeti u neusklađenom odnosu pojmova prirodne selekcije i biološke funkcije. Je li to onda svojevrsni šah-mat u korist Cumminsovog prigovora? Prije razmatranja same Cumminsove i postcummin-

sovskih evolucionisti neutralnih teorija funkcija, ostaje ovdje još za utvrditi je li slaba varijanta neoteologije, odnosno općenito evolucionisti pristup koji drugačije primjenjuje kako pojam prirodne selekcije, tako i druge pojmove evolucionisti biologije, posebice pojam fitnesa, u nešto boljoj poziciji pred Cumminsovim zanimljivim prigovorom.

Slaba varijanta, podsjetimo, smatra kako su samo neka fenotipska svojstva ili značajke bile selektirane zbog njihovih funkcija: „Slaba neoteologija ispada istinita samo zbog rijetkih, no ipak značajnih, slučajeva u kojima je meta selekcije također nositelj funkcije, što objašnjava selekciju te značajke“ (Cummins 2002, 165). Cummins naposljetku ne prihvaća plauzibilnost ove varijante neoteologije temeljem sljedećih prigovora: (1) prigovora koji se tiče *evolucionisti rijetkosti* spomenutih bioloških slučajeva i (2) prigovora koji se odnosi na funkcije prethodno istaknutih „kompleksnih bioloških struktura (značajki)“, primjerice, sposobnosti razlikovanja boja kod sisavaca, posebice kod naše i nama bliskih bioloških vrsta. Naposljetku, Cumminsov drugi prigovor zaključuje kako je najprikladnije u potpunosti raskinuti poveznice između teorija prvog stupa rasprave o biološkim funkcijama i evolucionisti biologije, tu se prije svega misli na stožerni neodarvinistički pojam prirodne selekcije. No, stvari ipak nisu tako jednostavne. Niti su spomenuti slučajevi evolucionisti rijetki, niti je slaba varijanta bez dobrih pokušaja u ispunjavanju Cumminsovog uvjeta „processa utemeljenja“, bez prethodno razmotrene krive uporabe selekcijskih procesa (za detaljnije odgovore na gornje Cumminsove prigovore, usp. Šustar i Brzović 2014). Prije nastavka u kojem ćemo razraditi i primijeniti umjereni evolucionisti pristup i pripadnu teoriju, ujedno pokazujući u kojim slučajevima neodarvinistička prirodna selekcija ipak može utemeljiti biološke funkcije usprkos gornjim prigovorima slaboj varijanti slijedi razmatranje drugog stupa suvremene rasprave, to jest, skupine teorija koju karakterizira *evolucionisti neutralan* pristup, počevši od Cumminsove inicijalne teorije (1975) do nekih

teorija slijednica (usp. posebice Craver 2001).

2.2.2 Teorije bioloških funkcija kao uzročnih uloga

Evolucijski neutralan pristup kojem pripadaju teorije funkcija kao uzročnih uloga zasnivaju se na sljedećoj jednostavnoj ideji: funkcija nekog dijela ili komponente sustava sastoji se u određenom uzročnom doprinosu, zajedno s ostalim dijelovima ili komponentama, široj sposobnosti pripadnog sustava. Sposobnost sustava, po Cumminsu, izražava interes relevantne znanstvene zajednice. No, to je tek početna karakterizacija ove skupine teorija, poglavito bioloških funkcija, koja dobiva prvu sustavnu elaboraciju s Cumminsovim poznatim i utjecajnim člankom iz 1975. „Functional Analysis“. Nastavak ovog pristupa najbolje se vidi u „Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy“ (2001) Carla Cravera. Potrebno je istaknuti kako je potonji članak dodatno zanimljiv jer ima polazište u tzv. „novoj mehaničkoj filozofiji znanosti“, integralnom filozofskom programu koji je specifično obilježio filozofiju biologije i srodnih znanstvenih disciplina (usp. Bechtel i Abrahamsen 2005; Craver i Darden 2013; Glennan 2017). Mi ćemo najprije izložiti glavne elemente ovog pristupa, potom razmotriti njihovu međuovisnost, posebice u Cumminsovoj temeljnoj verziji teorije bioloških funkcija kao uzročnih uloga. Zaključno za prvi dio knjige izdvojit ćemo najznačajniji prigovor te naznačiti neke mogućnosti odbacivanja tog prijedloga, ali temeljem umjerenog evolucijsko-seleksijskog pristupa (usp. Šustar 2007), što će nas uvesti u drugi dio knjige, to jest, prikaz, razradu i primjenu naše teorije funkcija.

Nekoliko je elemenata u kojima se može jasno razabrati razlika između dvaju glavnih stupova rasprave, tj., evolucijsko-seleksijskog i evolucijski neutralnog. Time ćemo također najaviti detaljnije razmatranje pristupa-teorija uzročnih uloga. *Prvi* se element odnosi na eksplanatorni zahtjev. Naime, vidjeli smo kako pristup i vodeće teorije bioloških funkcija prvog stupa isti-

ču da se eksplanandum, tj., to što se objašnjava funkcijskim iskazom ili na što se točno referira njegov intrinzični eksplanatorni doprinos (usp. posebice Wright 1973), sastoji u odgovoru na pitanje „zašto je neko fenotipsko svojstvo ili, općenitije biološki predmet, prisutan ili se održao unutar određene populacije?“ S druge strane, ideja uzročnih uloga postavlja eksplanatorno pitanje koje bi moglo glasiti: „kako neko fenotipsko svojstvo ili biološki predmet, prisjetimo se ovdje bilo kojeg primjera za funkcijske iskaze korištenog u dosadašnjoj raspravi, doprinosi na odgovarajući način određenom širem biološkom sustavu?“ Primjerice, ples pojedinačne pčele medarice ostalim pčelama u košnici, ili srodni prethodno korišteni funkcijski iskazi na drugim razinama biološke organizacije (npr., enzim Mg-kelataza u biosintezi klorofila kao primjer za molekularno-biološku razinu). Drugim riječima, uzročne uloge jasno se razlikuju po odgovoru na pitanje kako najbolje ispuniti drugi, eksplanatorni teoretski zahtjev. Prije no što detaljnije razmotrimo navedenu razliku pogledajmo i druge značajnije razlikovne elemente.

Tako *drugi* element slijedi iz prethodnoga: kako bismo dobili dobar odgovor na gornje pitanje uzročnih uloga nije nam potrebna evolucijska biologija. To jest, u određenom *neizravnom* smislu, teorija evolucije predstavlja „pozadinske“ informacije. Međutim, u *izravnom* smislu, eksplanatorni odgovor uzročnih uloga ne mora se pozivati na informacije povezane s evolucijskom teorijom (ili teorijama). Naravno, vidjet ćemo ubrzo detaljnije kako je ovaj element i dalje jedan od kamena spoticanja (usp. Šustar 2007; Šustar i Brzović 2014). Nadalje, navedena jasna eksplanatorna razlika između dvaju stupova otvara i često recentno pitanje *funkcijskog pluralizma (ili monizma)*. Drugim riječima, vrijedi li, primjerice, pluralizam u korištenju prvog ili drugog stupa značenja termina „biološka funkcija“, tako da evolucijska biologija i bliske biološke discipline koriste selektirane učinke, dok funkcijska biologija, primjerice, molekularna biologija, fiziologija i dr. koriste značenje bioloških funkcija kao uzročnih uloga? Ili,

naprotiv, imamo funkcijski pluralizam unutar same pojedinačne biološke discipline (za isticanje potonje varijante pluralizma, usp. u najnovijoj fazi rasprave o funkcijama, Garson 2019; 2018)? Konačno, možda ipak vrijedi funkcijski monizam ako prihvatimo umjereniji evolucijski pristup kao odgovor na glavne poteškoće pristupa uzročnih uloga (za recentnu verziju takvog funkcijskog monizma, usp. primjerice Brzović i Šustar 2020)? Nećemo dalje ulaziti u raspravu o potonjem elementu. Usredotočit ćemo se na razmatranje triju temeljnih teoretskih zahtjeva koja se u suvremenoj raspravi postavljaju pred epistemički dobre teorije bioloških funkcija. Krećemo s prije spomenutim eksplanatornim zahtjevom, odnosno pitanjem kako ga ispunjava Cumminsova izvorna teorija, koja je primarno zamišljena kao nova eksplanatorna strategija za biologiju i psihologiju. Tek derivativno, Cummins karakterizira funkcije unutar te eksplanatorne strategije. Smatramo kako isto vrijedi za sukcesivne teorije funkcija kao uzročnih uloga (usp. posebice Craver 2001).

Struktura Cumminsove eksplanatorne strategije je sljedeća: (1) primjerice, kod bioloških *sustava*, temeljem istraživačkog interesa relevantne znanstvene skupine, izabire se određena *spособnost* tog sustava za proizvodnju njegovog očekivanog učinka. To bi u klasičnom primjeru za funkcijski iskaz bila sposobnost krvožilnog sustava za prijenos tvari potrebnih za metabolizam stanica, sposobnost za termoregulaciju ili sposobnost tog sustava za održavanje stabilnog pH-a u tijelu životinja. (2) Ova tzv. „analizirana sposobnost“ biološkog sustava rastavlja se na niz sposobnosti nižeg ranga (engl. *sub-capacities*) ili „analizirajućih sposobnosti“. Konačno, (3) kako su te „analizirajuće sposobnosti“ međusobno organizirane tako da proizvode krovnu sposobnost cijelog sustava (u gornjem primjeru to bi pojednostavljeno značilo – srce kao središnji organ krvožilnog sustava svojim kontrakcijama omogućuje protjecanje krvi po tijelu). I ključno za naše razmatranje, sama biološka funkcija se, sukladno takvom pristupu uzročnih uloga, definira kao partikularna uzročna ulo-

ga koju nositelj te funkcije obavlja unutar opisane eksplanatorne strategije. Međutim, koje su pretpostavke, kao i daljnji detalji Cumminsove teorije kako funkcijskog objašnjenja, tako i funkcija? Osim toga, koji se prigovori standardno upućuju ovom dijelu suvremene rasprave i može li se na njih odgovoriti tako da se zadrži „evolucijska neutralnost“? U završnom dijelu poglavlja pokušat ćemo dati odgovore na ova pitanja.

2.2.2.1 Pretpostavke

Po našem čitanju, tri su pretpostavke na kojima počiva Cumminsov ključni članak o funkcijskom objašnjenju i funkcijama (1975). Prve dvije pripadaju *pars destruensu*, odnosno dijelu koji na svojevrsan način razgrađuje jake etiološke teorije u okviru prvog stupa. Treća pretpostavka tiče se *pars construensa*, to jest, Cumminsovog novog pristupa široj raspravi (široj jer prvotno razmatra novi tip objašnjenja, tek drugotno novu teoriju funkcija). Pogledajmo sada поближе detalje ovog iznimno učinkovitog načina karakteriziranja cjelokupne rasprave o biološkim funkcijama. Treba ovdje naglasiti kako „Wrightov obrat“, s jedne strane, te Cumminsova „evolucijska neutralnost“ funkcija, s druge strane, u sada već dalekoj prvoj polovici 1970-tih uspostavljaju jaz između dvaju većinskih i oštro suprotstavljenih tabora. Usprkos novim pristupima i teorijama ta podjela je i dalje u velikoj mjeri prisutna (usp. primjerice Germain i sur. 2014). Zbog toga Cumminsov pristup dotadašnjoj intenzivnoj raspravi putem izdvajanja triju općih pretpostavki zaslužuje posebnu pozornost, kako zbog samog *pars construensa*, odnosno detaljnijeg prikaza teorije uzročnih uloga, tako također zbog pokušaja određenog evolucijsko-etiolološkog pristupa nedostatcima Cumminsove teorije (usp. Šustar 2007; Brzović i Šustar 2020).

Tako se prva Cumminsova pretpostavka, *pretpostavka (A)*, tiče pitanja o *eksplanatornom doprinosu* koji, vidjeli smo već u „Wrightovom obratu“, funkcijski iskazi u znanostima intrinzič-

no posjeduju. Cummins definira ovu pretpostavku na sljedeći način:

- A. Smisao funkcijske karakterizacije u znanosti jest *objasniti nazočnost* predmeta (organa, mehanizma, procesa ili čega god) koji je funkcijski karakteriziran. (Cummins [1975] 1998, 169; kurziv dodan)

Pretpostavka (A) stoji u temelju prvog stupa rasprave ili jakog etiološkog pristupa te pripadnih teorija. Naime, kao što smo istaknuli u 2.1, po ovom pristupu funkcijski iskazi, primjerice u biološkim disciplinama, *objašnjavaju* nazočnost ili opstojnost fenotipskih svojstava ili, općenitije, bioloških predmeta. Uzmemo li bilo koji od korištenih parova iskaza, odnosno, (pravi) funkcijski i pseudofunkcijski iskaz, lako je uočiti utjecaj Cumminsove pretpostavke (A): isključivo (pravi) funkcijski iskaz, npr., „Funkcija pruga kod zebri je odbijanje afričkih konjskih muha“ može se smatrati opravdanim funkcijskim pripisivanjem upravo zbog toga što sadrži spomenuti eksplanatorni doprinos, to jest, objašnjava nazočnost predmetnog fenotipskog svojstva kod te taksonomske skupine organizama. Glavni prigovor Cumminsove teorije funkcija ukazuje na krivu identifikaciju eksplananduma, koja predstavlja prvu značajniju poteškoću etiološko-seleksijske pretpostavke (A). Temeljem te pretpostavke, funkcijska objašnjenja su, u stvari, odgovori na pitanje tipa „zašto je neki biološki predmet tu gdje se trenutno nalazi?“. Drugim riječima, pretpostavka (A) identificira *nazočnost* ili *opstojnost* funkcijski karakteriziranih predmeta kao ispravni tip eksplananduma za odgovarajuća znanstvena funkcijska objašnjenja. Međutim, po Cumminsovom pristupu i teoriji, aktualna znanstvena praksa jasno sugerira da funkcijski iskazi imaju drugačiju eksplanatornu metu, kao što ćemo podrobnije vidjeti u nastavku, posebice u pretpostavci (C), koja daje nacrt Cumminsove nove „funkcijsko-analičke eksplanatorne strategije“ za biološke znanosti i psihologiju (za potonju

primjenu, usp. posebice Cummins 1983). Naredni prigovor koji se također može uputiti pristupu i teorijama, poglavito bioloških funkcija, temeljenim na pretpostavci (A) značajniji je jer je općenitiji od prethodnog prigovora koji ima za metu prvenstveno tip ili vrstu eksplananduma, s obzirom na apostrofirani intrinzični eksplanatorni karakter funkcijskih iskaza. Naime, funkcijska objašnjenja izrađena pod gornjom pretpostavkom (A) u osnovi oponašaju objašnjenja nazočnosti ili opstojnosti predmeta koji su povezani s intencionalnim izvorima dizajna. Primjer: „zašto je bijela kuglica od čvrste plastične mase vijkom pričvršćena za parket svih fakultetskih ureda, tako da se nalazi na određenoj udaljenosti između sobnih ormara i luka otvaranja ulaznih vrata?“ Odgovor na ovo pitanje ilustrira opću shemu prihvatljivog funkcijskog objašnjenja pod pretpostavkom (A). No, kako bi se izbjegao prigovor koji se po ovom pitanju upućuje tradicionalnoj teleologiji (usp. Cummins 2002) te kako bi se eksplicirao eksplanatorni doprinos funkcijskih iskaza u znanostima, vidjeli smo u 2.1, jaki etiološki pristup nudi evolucijsko-seleksijsko naturaliziranje izvora dizajna (usp. primjerice Wright 1973), koje međutim, vodi onda u neoteleologiju. Ova poteškoća vodi pak k drugoj pretpostavci, *pretpostavci (B)*, kojom se ujedno zaključuje Cumminsova razgradnja prvog stupa suvremene rasprave o funkcijama.

Po pristupu uzročnih uloga novu pretpostavku može se eksplicirati na sljedeći način:

- B. Obavljati funkciju znači imati *izvjesne učinke* na pripadni sustav, čiji učinci onda doprinose izvođenju neke aktivnosti, ili održavanju nekog uvjeta, tog pripadnog sustava (Cummins [1975] 1998, 169; kurziv dodan).

Ova pretpostavka odnosi se na skupinu *restrikcija* potrebnih za opravdano funkcijsko karakteriziranje aktivnosti nekog biološkog predmeta. Stoga, pretpostavka (B) predstavlja odgo-

vor koji prvi stup daje na teoretski zahtjev razlikovanja funkcija i pseudofunkcija. Što se specifično tiče spomenutih restrikcija, jaki etiološki pristup pronalazi u selekcijskim procesima neodarvinističke teorije evolucije potreban tip restrikcija (s tim u svezi, usp. najutjecajnije pojedinačne teorije funkcija razmotrene u 2.1). Tako je, primjerice, *odbijanje* muha parazitskih prijenosnika *biološka funkcija* crno-bijelog rastera pruga duž tijela zebri, a ne, na primjer, termoregulacija, zato što je to takav učinak fenotipskog svojstva ili biološkog predmeta koji je bio meta prirodne selekcije kroz evolucijsku povijest te taksonomske skupine organizama. To, naprotiv, nije bio slučaj s drugim aktivnostima, to jest, rezultirajućim učincima pruga u danom okolišu. No, usprkos *prima facie* uvjerljivosti i potkrijepljenosti takve naturalizacije funkcijskog govora biologije i psihologije uz pozivanje na odgovarajuće dijelove evolucijske biologije, kao što smo prethodno detaljno razmotrili, to dovodi jaki etiološki pristup iznova u ozbiljne poteškoće: ukratko, po Cumminsovom (2002) iznimno vrijednom prigovoru, vodi cijeli prvi stup ni u što drugo do novu formu tradicionalne teleologije ili podjednako bezizgledne varijante neoteleologije. Drugim riječima, funkcije su „izvan dosega“ prirodne selekcije. Cumminsov poznati prigovor može se dobro ilustrirati sljedećim primjerom: „bolja ili lošija krila imaju istu funkciju, ali samo prva se rasprostranjuju“ (Cummins 2002, 167). Dakle, slijedi iz ovog prigovora upućenog pretpostavci (B) kako pojam biološke funkcije ne može biti reduciran na odgovarajući selektirani učinak. Time Cumminsov gore opisani pristup funkcijske analize oslabljuje zavisnost funkcijskih iskaza od evolucijske biologije do te mjere da postaju evolucijski neutralni. Dakle, spomenuto pozivanje na evolucijsku etiologiju temeljem glavne uloge koju pri tome imaju selekcijski procesi, primarno prirodna selekcija, ne postiže željeni cilj ili, štoviše, rezultira krivim gledištem na suvremenu verziju teorije evolucije. U svakom slučaju, kao što smo prethodno pokazali, pristup selektiranih učinaka i pripadne teorije funkcija dovode se u mat-poziciju, po Cumminsovoj

teoriji. Posljedično, postavlja se pitanje što nam preostaje ako na-
posljetku želimo zadržati funkcijski govor u znanostima, to jest,
ako želimo izbjeći *eliminativizam*, koji smo detaljno razmotrili u
poglavlju 1. Specifično, kako onda odgovoriti na drugi, eksplana-
torni, teoretski zahtjev, ako je etiološko-seleksijska eksplanator-
na strategija prvog stupa matirana? Jednu skupinu odgovora daje
upravo strategija uzročnih uloga, zasnovana na temeljnoj *pretpo-
stavci (C)*.

Cummins definira ovu završnu pretpostavku, koja sadrži
glavne odrednice *pars construensa* njegovog novog pristupa kako
teoriji funkcija, tako primarno i funkcijskom objašnjenju:

x funkcionira kao ϕ u *s* (ili: funkcija *x*-a u *s* je ϕ) s obzirom na
analitičku teoriju A s-ove sposobnosti za ψ samo u slučaju da je *x*
sposoban za ϕ -nje u *s* i *A* prikladno i na odgovarajući način obra-
zlaže *s*-ovu sposobnost za ψ tako da se, djelomice, poziva na spo-
sobnost *x*-a za ϕ u *s* (Cummins [1975] 1998, 190; kurziv dodan).

U gornjem citatu treba posebno istaknuti kako su funkcij-
ski iskazi u znanostima izvedeni iz odgovarajuće eksplanatorne
strategije, to jest, navedena eksplanatorna strategija formulira
same funkcijske iskaze, a ne obrnuto. Drugim riječima, funkcij-
ski iskazi postoje zavisno o prethodno formuliranoj analitičkoj
eksplanatornoj strategiji, što također predstavlja zamjetan ras-
skid spram teorije funkcija kao selektiranih učinaka i pripadne
eksplanatorne strategije. Osim isticanja ovog značajnog obrata
u perspektivi što se tiče funkcijskih iskaza, valja dodatno preci-
zirati detalje novog eksplanatornog pristupa na kojem inzistira
inicijalna verzija Cumminsove teorije te brojne postcummin-
sovske verzije. Naime, antiwrightovska eksplanatorna strategija
Cumminsove funkcijske analize postupa tako da „analizira dis-
poziciju *d* svojstvenu *a*-u tako da je promatra kao niz drugih dis-
pozicija d_1, \dots, d_n koje posjeduje *a* ili sastavnice pripadne *a*-u tako

da programirano manifestiranje d_i rezultira ili dovodi do manifestiranja d -a“ (Cummins [1975] 1998, 187).

Funkcijska analiza cilja na drugačiju vrstu eksplananduma no što je to slučaj kod neoteleološkog objašnjenja jakog etiološkog pristupa, odnosno pripadnih teorija bioloških funkcija. Dakle, to nije više nazočnost ili opstojnost funkcijski karakteriziranog biološkog predmeta, primjerice pruga kod zebri, već je riječ o novoj vrsti eksplananduma: ponašanja sustava unutar kojeg se nalazi funkcijski karakterizirani predmet, sukladno prije navedenoj Cumminsovoj *pars construens* pretpostavci. Osim toga, nova teorija funkcijskog objašnjenja i samih funkcija ima također različite elemente u eksplanansu znanstvenog objašnjenja u odnosu na eksplanatornu strategiju selektiranih učinaka, s obzirom na odgovore koje ova dva stupa rasprave daju na pripadni teoretski zahtjev. Po tome su funkcije *specifični uzročni doprinosi*. To jest, temeljem toga što određena dispozicija višeg reda ili sposobnost, npr. termoregulacija kod ljudske vrste (usp. Okasha 2019, 35. – 36), traži znanstveno objašnjenje, odgovarajući analitički pristup ili teorija rastavlja ovu dispoziciju višeg reda ili sposobnost, kao što smo prethodno vidjeli u pretpostavci (C) i njezinoj implikaciji, na uređenu skupinu dispozicija nižeg reda. U takvom eksplanatornom okviru funkcije su samo one analizirajuće dispozicije ili sposobnosti koje uzročno doprinose na specifičan, „programirani“ (Cummins 1975) način manifestiranja analizirane sposobnosti ili dispozicije nekog šireg sustava: primjerice, uzročne uloge termoreceptora hipotalamusa ukupnoj termoregulaciji kod ljudi *mjerenjem* temperature krvi.

Zanimljivo kako, po Cumminsovom evulucijski neutralnom pristupu, ovakva eksplanatorna strategija, za razliku od one prvoga stupa, *ultima ratio*, ovisi o našem „eksplanatornom interesu“ u predmetnoj znanstvenoj disciplini (Cummins [1975] 1998, 191. – 192). Naime, analitički pristup ili teorija se „prikladno i na odgovarajući način“ odnosi na neki eksplanandum ako odgovarajući uvjeti osiguravaju dovoljno široki jaz između analiza-

ne sposobnosti sustava i analizirajućih dispozicija. Prisjetimo se ovdje iznova primjera s termoregulacijom. S obzirom da nema jasne situacije po tom pitanju, primjena Cumminsove funkcijsko-analitičke eksplanatorne strategije, temeljem koje formuliramo funkcijske iskaze, naposljetku je pragmatička stvar odluke relevantne znanstvene zajednice kojom se zapravo određuje „prikladna i odgovarajuća“ teorija za ciljani eksplanandum.

Rezimirajmo: (1) Cumminsova teorija, kao i teorije koje nastavljaju ovaj pristup u suvremenoj raspravi (usp. posebice mehanicističku verziju predloženu inicijalno u Craver 2001), u odnosu na prvi stup mijenjaju eksplanandum pripadne eksplanatorne strategije. To, naime, više nije *nazočnost* ili *opstojnost* nekog fenotipskog svojstva ili biološkog predmeta, na primjer kod srca sisavaca. Po Cumminsu je to, nakon upućenih prigovora pristupu i teorijama selektiranih učinaka, *ponašanje složenog sustava*, spomenuli smo, termoregulacije kod naše biološke vrste. (2) Što se tiče komponente eksplanansa objašnjenja u odgovarajućim znanostima, po Cumminsu prije svega u psihologiji i biologiji, i tu su vidljive jasne razlike između dvaju glavnih stupova rasprave. Tako, za razliku od jakog etiološkog pristupa, Cumminsovo i postcumminsovsko viđenje eksplanansa zasniva se, pojednostavljeno, na odnosu „pojava ili fenomen – mehanizam“: npr. termoregulacija – fiziološki mehanizam s brojnim sastavnicama koje stoje u svojevrsnom „orkestriranom“ odnosu spram odgovarajuće dispozicije višeg ranga, u ovom primjeru, termoregulacije kod sisavaca. Međutim, ako se usredotočimo na same funkcijske iskaze, koji su po drugom stupu rasprave ishod opisane analitičke eksplanatorne strategije temeljem pretpostavke (C), postavlja se pitanje o karakteristikama tako generiranih funkcijskih iskaza, kao i o značajnijim prigovorima koji se mogu uputiti Cumminsovoj teoriji bioloških funkcija.

Najčešće apostrofirana poteškoća Cumminsove teorije je njezin pretjerano liberalni karakter (usp. primjerice Kitcher 1993; Weber 2004; Garson 2016). Naime, funkcijska analiza do-

pušta u znanostima funkcijske karakterizacije, koje teško možemo prihvatiti kao ispravne funkcijske iskaze. Primjeri koji to ilustriraju: raspored kamenja djelomice uzročno doprinosi proširivanju delte rijeke ili, drugi primjer iz rasprave o funkcijama, mutacija tipa *a* djelomice uzročno doprinosi formiranju nekog određenog primarnog tumora (usp. Kitcher 1993). Obje situacije ispunjavaju uvjete primjene Cumminsove funkcijske analize, odnosno eksplanatorne strategije koju primarno zagovara pristup i teorije uzročnih uloga. Međutim, teško možemo karakterizirati naznačeni parcijalni uzročni doprinos iz gornjih primjera kao *funkcije*, to jest, opravdano znanstveno funkcijsko pripisivanje navedenim nositeljima takvih aktivnosti. Ukratko, ova točka dobro ilustrira spomenuti glavni prigovor upućen u literaturi ideji uzročnih uloga zbog prekomjerno liberalnog ili permisivnog karaktera ovakvog pristupa teoretskim zahtjevima za funkcije. Stoga, postavlja se pitanje treba li doraditi ili, vjerojatnije uvesti nove restrikcije u, prije svega, Cumminsovu i cumminsovsku (usp. Craver 2001; za teoriju srednjeg puta između dvaju glavnih stupova rasprave, ipak na temelju evolucijsko-etioloških restrikcija, usp. Šustar 2007) funkcijsko-analitičku eksplanatornu strategiju, a time posljedično i na opravdano pripisivanje funkcija nekom fenotipskom svojstvu ili biološkom predmetu.

U drugim dvama poglavljima knjige nastojat ćemo pokazati kako bi se moglo uspješno odgovoriti na glavni prigovor upućen pristupu uzročnih uloga. Naime, funkcijska analiza ipak ne može ostati evolucijski neutralna, već se treba nadopuniti na odgovarajućim mjestima i opsegu dijelovima evolucijske biologije. U tom smislu trebat će pojasniti: (1) koja bi se vrsta evolucijskih razmatranja mogla uklopiti u ovdje razmotreni pristup raspravi; (2) koju ulogu ta vrsta razmatranja može imati specifično u teoriji bioloških funkcija, što onda omogućuje zanimljive konvergenције između prethodno razmotrenih nosivih stupova suvremene rasprave o funkcijama i, u izvjesnoj mjeri, funkcijskog objašnjenja.

Poglavlje 3:

Alternativne etiološke teorije

Sažetak

U ovome poglavlju predstaviti ćemo alternativne etiološke teorije bioloških funkcija koje su formulirane kao odgovor na određene prigovore upućene standardnim formulacijama etiološke teorije. Prva i najpoznatija, *teorija nedavne prošlosti*, naglašava važnost moguće razlike između onog učinka radi kojeg je određena biološka osobina prvotno selektirana te učinka zbog kojeg je trenutno pod selekcijskim pritiskom. Prema toj teoriji, funkciju možemo pripisati onom učinku na koji je selekcija recentno djelovala, tj. koji je selektiran tijekom nedavne prošlosti. Napomenimo kako varijanta ove teorije koju predlaže Paul Griffiths (1993) na zanimljiv način kombinira etiološku teoriju s Cumminsovom teorijom funkcija kao uzročnih uloga (Cummins 1975). Slične razloge za određenu vrstu objedinjavanja etiološke teorije i teorije uzročnih funkcija zastupa i David J. Buller, autor druge alternativne varijante etiološke teorije, *slabe etiološke teorije* (Buller 1998).

U nastavku prvo opisujemo teoriju nedavne prošlosti na način na koji su je formulirali njezini najpoznatiji zastupnici, Paul Griffiths (1993; 1994) i Peter Godfrey-Smith (1994). Zatim razmatramo Bullerovu slabu etiološku teoriju (Buller 1998) te Schwartzovu (1999; 2002) teoriju nastavljene korisnosti koja se također fokusira na blisku evolucijsku prošlost.

Konačno, u posljednjem dijelu uvodimo i razrađujemo svoju varijantu takozvane *umjerene etiološke teorije*, koju ćemo braniti do kraja knjige.

Sadržaj

3.1 Teorija nedavne prošlosti (engl. *Modern History Theory*)

3.2 Slaba etiološka teorija

3.3 Schwartzova teorija nastavljene korisnosti (engl. *The Continuing Usefulness Account*)

3.4. Problem manjka varijacija i negativna selekcija

3.5. Umjerena etiološka teorija

3.6 Gradacija bioloških funkcija

3.7 Razlikovanje između sretnih slučajnosti i funkcionalnih doprinosa

3.1 Teorija nedavne prošlosti (engl. *Modern History Theory*)

Prvu formulaciju teorije nedavne prošlosti predlaže Paul Griffiths (1993). Griffiths navodi kako glavne postojeće etiološke teorije, primjerice gledišta Ruth Millikan (1986; 1989) i Karen Neander (1991) ne rade razliku između trenutno funkcionalnih osobina i takozvanih vestigijalnih osobina, drugim riječima ostataka prošlih adaptacija (engl. *vestige*).²⁹ Vestigijalne osobine one su koje su s vremenom izgubile svoju funkciju i nastavile postojati u populaciji kroz neki duži rok. Takva se situacija može dogoditi ako u populaciji nema varijacije po pitanju određenog svojstva. Dodatno, može se dogoditi da osobina izgubi svoju prvotnu funkciju, ali onda stekne novu funkciju te selekcija počne djelovati na nju. Ovaj drugi slučaj posebno je zanimljiv u kontekstu rasprave o etiološkoj teoriji bioloških funkcija. Naime, teorija

²⁹ Zanimljivo je primijetiti kako u svojoj kritici teorije koju zastupa Neander (1991), Griffiths navodi slične prigovore koje Buller (1998) upućuje jakim etiološkim teorijama: „Osobine nastaju i šire se i zbog neadaptivnih razloga, možda kao nuspojave adaptivnih osobina, te tek kasnije dobiju funkciju“ (1993, 414).

etioloških funkcija trebala bi moći pripisati novu funkciju nekoj biološkoj osobini koja je prvotno selektirana radi različite funkcije. U suprotnom, imamo neobičnu situaciju u kojoj ne možemo reći kako su vestigijalne osobine izgubile svoju prvotnu biološku funkciju.

Griffiths (1993) predlaže sljedeću strategiju: definirati evlucijski značajan vremenski period u kojem bismo (s obzirom na stopu mutacije) očekivali da se pojave varijante određene osobine koje bi dovele do značajne regresivne evolucije ako osobina nije doprinosila fitnessu organizama. Osobinu ćemo smatrati vestigijalnom u odnosu na neku prošlu funkciju F ako nije doprinosila fitnessu obavljajući F kroz taj evlucijski značajan vremenski period. Prema ovakvome shvaćanju, osobina može postati vestigijalna u odnosu na jednu funkciju dok i dalje obavlja neke druge funkcije. Dodatno, osobinu se može smatrati vestigijalnom iako se ona zapravo ne mijenja zbog slučajnog nedostatka mutacija.

Mogućnost da biološke osobine postanu vestigijalne potrebno je uključiti u karakterizaciju funkcija kako bismo mogli jasno razlikovati vestigijalne od funkcionalnih osobina. Primjerice, navodi Griffiths (1993, 417), trenutna rasprostranjenost crvuljka u ljudskoj populaciji može se objasniti pozivanjem na prirodnu selekciju. Naime, možemo pretpostaviti da je kod dalekih predaka današnjih ljudi crvuljak bio adaptacija. Tako da možemo reći da je on *imao* funkciju, ali je više nema. Da bi osobina *sada* imala funkciju, potrebno je da je selekcija djelovala na nju u posljednjem evlucijski značajnom periodu. Griffiths (1993) govori o bliskom (engl. *proximal*) selekcijskom objašnjenju koje se poziva na selekcijski pritisak koji se odvijao u posljednjem evlucijski značajnom periodu. Tako dolazimo do sljedeće definicije:

„Ako je *i* osobina sustava tipa S, prava funkcija *i*-ja u S-u je F ako i samo ako objašnjenje trenutnog (većeg od nule) udjela S-ova koji imaju *i* mora citirati F kao komponentu u fitnessu kojoj

i doprinosi“ (Griffiths 1993, 417).³⁰

Darwinov (1872) primjer vestigijalne osobine koju navodi Griffiths jest ljudska facijalna ekspresija pokazivanja zuba čija je prvotna funkcija evoluirala u svrhu pripreme za napad, a u nedavnoj evolucijskoj prošlosti služi u interpersonalnoj komunikaciji za izražavanje ljutnje. U takvom slučaju, ako u posljednjem evolucijski značajnom periodu postoji selekcijski pritisak za pokazivanje zuba zbog koristi koje ono donosi interpersonalnoj komunikaciji, onda je to prava funkcija te bihevioralne osobine.

Griffiths (1994) ističe kako obraćanje pažnje na ovu razliku može poslužiti kao odgovor na poznatu kritiku adaptacionizma Goulda i Vrbe (1982). Njihova kritika polazi od činjenice da se u neodarvinističkoj biologiji pripisivanje bioloških funkcija temelji na činjenici da su neke biološke osobine adaptacije. Drugim riječima, rasprostranjenost i forma tih osobina može se objasniti pozivanjem na činjenicu da su povećavali fitnes predaka koji su ih posjedovali. To je upravo gledište koje zastupa etiološki pristup, „prave“ funkcije bioloških osobina upravo su učinci ranijih primjeraka te osobine koji su uzrokovali daljnju reprodukciju te osobine. No, Gould i Vrba (1982) uvode pojam „egzaptacije“ koji se odnosi na osobine koje nisu prvotno nastale djelovanjem prirodne selekcije, ali su trenutno korisne za organizme koji ih posjeduju. Znači, iako bismo takvim osobinama bili skloni pripisati funkciju jer doprinose fitnessu organizama koji ih posjeduju, prema standardnom shvaćanju etiološke teorije to ne možemo jer te osobine nisu prvotno selektirane radi učinka koji trenutno proizvode, tj. nisu adaptacije za taj učinak. Dok se osobine smatraju adaptacijama samo ako su proizvod djelovanja prirodne selekcije za učinak koji trenutno proizvode, egzaptacije su one osobine koje su trenutno korisne za organizam koji ih posjeduje, ali su selektirane radi nekog drugog razloga, ili uopće nisu rezultat pri-

³⁰ Navedeni citat je u originalnom tekstu u kurzivu, ovdje je to promijenjeno kako bi bilo jasno kako je *i* varijabla, a ne veznik.

rodne selekcije, već su nastale slučajnim procesima.

Prema Griffithsu (1994) distinkcija između adaptacija i egzaptacija podrazumijeva razlikovanje između ranije faze u kojoj je osobina oblikovana ili dizajnirana za određenu svrhu od kasnijih faza u kojima se jednostavno ispostavi da je korisna za određenu drugu ulogu. Takvo razlikovanje zanemaruje važnu činjenicu da može postojati egzaptivna selekcija za novu svrhu neke osobine, koja je također dobar izvor objašnjenja prisutnosti te osobine. Vratimo se na opis etiološke teorije prema kojem je učinak neke osobine njezina funkcija ako pozivanje na taj učinak može biti korišteno u objašnjenju trenutne rasprostranjenosti te osobine. Možemo imati situaciju u kojoj je selekcija odgovorna za širenje osobine u populaciji zbog jednog učinka, ali kasnije je ista osobina održana u populaciji (putem selekcije) radi drugog učinka. Prema teoriji nedavne prošlosti, upravo je ovaj drugi učinak, koji je rezultat nedavne selekcije, biološka funkcija dane osobine. Griffiths navodi:

„Ne vidim ikakvu relevantnu asimetriju između selekcije za osobinu koja je nastala mutacijom i selekcije za osobinu koja je nastala driftom³¹ ili ranijom adaptacijom. Rezultat je u oba slučaja povećanje rasprostranjenosti osobine u populaciji kroz vrijeme. U oba slučaja, valjana selekcijska objašnjenja te rasprostranjenosti mogu se iskazati pozivanjem na selektirani učinak“ (Griffiths 1994, 118).

Dok Gould i Vrba (1982) smatraju kako osobina ne može steći novu funkciju ako nije fizički modificirana, te u tom slučaju prirodna selekcija djeluje na tu modifikaciju, Griffiths na-

³¹ Genski drift ili gensko odstupanje odnosi se na slučajne promjene u frekvenciji gena unutar populacije. Radi se o fenomenu koji je izraženiji u malim populacijama, gdje slučajni događaji, poput nasumične reprodukcije ili prirodnih katastrofa, mogu značajno utjecati na gensku strukturu populacije, neovisno o selektivnim pritiscima.

vodi kako je moguće da osobina bez ikakve modifikacije stekne novu biološku funkciju. No, važno je napomenuti kako je takvo stjecanje nove funkcije moguće jedino u slučajevima u kojima je selekcija moguća (i relativno izvjesna). Primjerice, u slučaju u kojem imamo osobinu koja je selekcijom prvotno rasprostranjena u populaciji, ali ima vrlo važnu ulogu u nekom osnovnom fiziološkom procesu kojem doprinosi, onda su šanse za to da ona promjeni svoju funkciju izrazito niske. Drugim riječima, u takvim se slučajevima korisnost takve osobine neće mijenjati promjenom okoliša, jer je funkcija koju obavlja toliko temeljna i ne ovisi o različitim okolišnim uvjetima.³² S druge strane, kada bismo se držali tvrdnji Goulda i Vrbe (1982) kako su adaptacije, a samim time i prave biološke funkcije ograničene samo na razlog početne rasprostranjenosti osobine unutar populacije, onda bismo se susreli s dvama problemima. *Prvo*, bilo bi teško odrediti za što je većina interesantnih osobina adaptacija zbog nedostatka podataka o evolucijski udaljenim razdobljima. *Drugo*, još važnije, veza između toga za što je osobina adaptacija i toga koja joj je trenutna uloga bila bi vrlo slaba ili čak nepostojeća. No, objašnjenja o nedavnim selekcijskim procesima, koji su nam potrebni za pripisivanje funkcija prema teoriji nedavne prošlosti, dostupna su nam.

Nakon opisa Griffithsovih argumenata u prilog teorije nedavne prošlosti, razmotrit ćemo i argumente drugog poznatog zastupnika ove teorije, Petera Godfrey-Smitha (1994). Godfrey-Smith ne uvodi ovu teoriju kao neku novu varijantu unutar etiološkog pristupa, već smatra kako se zapravo radi o formulaciji etiološke teorije prema kojoj konvergira dotadašnja literatura. Primjerice Millikan dopušta da se selekcija za određenu osobinu mogla dogoditi „tek jučer“ te navodi kako je obično relevantna prošlost upravo tek jučer jer je „*glavni posao* prirodne selekcije stabilno održavanje korisnih osobina protiv novih

32 Ovim razmatranjima ćemo se vratiti kada budemo opisivali slabu etiološku teoriju funkcija i raspravu o tome može li ipak neka karakteristika biti funkcionalna i kada na nju ne djeluje selekcija.

uljeza u genetskom bazenu“ (Ruth Garrett Millikan 1989, 173).³³ No, na nekim drugim mjestima pak navodi kako su moći (engl. *powers*) koje su bile važne u davnoj evolucijskoj povijesti, a ne u nedavnoj prošlosti, funkcije (Ruth Garret Millikan 1986).

Problem koji on smatra ključnim, a koji etiološke teorije koje se pozivaju na selekcijsku povijest moraju riješiti, odnosi se na to kako se u biološkoj literaturi koristi pojam funkcije. Konkretno, navodi Godfrey-Smith, često se u etologiji i bihevioralnoj ekologiji navodi kako postoje četiri različita pitanja koja možemo postaviti u vezi ponašanja organizama. Ta pitanja prvi navodi Niko Tinbergen (1963), te kaže kako u vezi nekog ponašanja postoji četiri vrste problema: (1) problem važnosti za preživljavanje (engl. *survival value*) koji se odnosi na pitanje čemu osobina trenutno služi; (2) ontogenetski problem, odnosno pitanje nastanka i razvoja pojedinačnog organizma, (3) problem evolucije, drugim riječima evolucijske povijesti dane osobine te (4) problem uzročnosti, tj. pitanje kako ta osobina funkcionira, primjerice koji mehanizmi vode do danog ponašanja (za recentniju raspravu o Tinbergova četiri pitanja, usp. Bateson i Laland 2013).

No, kako navodi Godfrey-Smith (1994) etiološka teorija funkcija susreće se s problemom zahvaćanja toga na koji način biolozi govore o funkcijama jer ne radi razliku između onoga čemu osobina trenutno služi od onoga za što je selektirana tijekom evolucijske povijesti. Naime, prema etiološkoj teoriji trebalo bi zapravo biti samo tri pitanja, a ne četiri, jer je pitanje trenutne funkcije ujedno i pitanje o evolucijskoj povijesti osobine. Godfrey-Smith također dodaje kako je vrsta razlikovanja koje

³³ Spomenuto održavanje bioloških osobina selekcije bit će nam važan predmet rasprave kasnije u poglavlju kada budemo govorili o razlici između jakog etiološkog pristupa, teorije nedavne prošlosti te slabe i umjerene etiološke teorije. Naime, u recentnijoj raspravi puno veći fokus stavlja se na pitanje razlikovanja između pozitivne prirodne selekcije koja „bira“ jednu varijantu biološke osobine u odnosu na druge varijante koje se jave u populaciji te negativne ili pročišćujuće selekcije koju se smatra odgovornom za održavanje određene osobine u populaciji.

Tinbergen uvodi zapravo vrlo karakteristična u biologiji, primjerice Mayr (1961) razlikuje funkcionalnu od evolucijske biologije. Ovdje nam teorija nedavne prošlosti može poslužiti jer nudi analizu funkcije u smislu trenutne koristi za preživljavanja (gore pod (1)), kao podvrstu evolucijskog objašnjenja. Godfrey-Smith (1994, 356) formuliira teoriju nedavne prošlosti na sljedeći način: „funkcije su dispozicije i moći koje objašnjavaju nedavno održavanje osobine u selektivnom kontekstu.“ Na ovaj način Tinbergeno evolucijsko pitanje jest pitanje o tome kako je neka osobina prvotno nastala, ali ta informacija o prvotnom nastanku osobine nije nužno i njezino selektivno objašnjenje. Drugim riječima, selektivno objašnjenje osobine poziva se na razloge zbog kojih je osobina nedavno održana u populaciji. Konačno, Godfrey-Smith (1994, 359) formuliira sljedeću iscrpnu definiciju pojma funkcije prema teoriji nedavne prošlosti:

Funkcija m -a je F ako i samo ako:

- i. m je član obitelji T ,
- ii. članovi obitelji T su komponente biološki stvarnih sustava tipa S ,
- iii. među svojstvima kopiranima među članovima T je svojstvo, ili nakupina svojstava, C koje može raditi F ,
- iv. jedan razlog zašto članovi T -a kao što je m sad postoje jest činjenica da su prošli članovi T -a bili selekcijski uspješni u nedavnoj prošlosti zbog pozitivnog doprinosa fitnessu sustavima tipa S te
- v. članovi T -a selektirani su jer su obavljali F pomoću osobine C .

Prije prelaska na drugu varijantu etiološke teorije koju predlaže Buller, a koja djelomično nastaje iz sličnih razmatranja kao i teorija nedavne prošlosti, treba spomenuti još jednu karakteristiku Griffithsovog pristupa koji će biti karakterističan i za Bullerovu slabu etiološku teoriju. Radi se o svojevrsnoj kombinaciji

etiološkog pristupa te pristupa koji smatra da su funkcije uzročne uloge. Griffiths (1993) navodi kako možemo uklopiti etiološki pristup u Cumminsovu sliku pripisivanja funkcija. Drugim riječima, koristimo Cumminsovu funkcijsku analizu za pripisivanje *pravih* bioloških funkcija. Prema takvom shvaćanju, prava funkcija određene osobine jest ona koju bismo joj pripisali u funkcijskoj analizi sposobnosti za preživljavanje i reprodukciju (fitnesa) organizama koje posjeduju danu osobinu. Slijedi da pripisivanje funkcija može dati dvije vrste objašnjenja: (1) fitnes organizma može se objasniti navođenjem različitih komponenti koje mu doprinose – tu govorimo o vrsti objašnjenja koju nam standardno nudi teorija funkcija kao uzročnih uloga – te (2) prisutnost određene biološke osobine može se objasniti pozivanjem na činjenicu da su ranije instance te osobine bile selektirane te je stoga danas ta osobina prisutna u populaciji – tu govorimo o vrsti objašnjenja kakvu zastupaju etiološke teorije. Kao što je navedeno, takvo spajanje etiološkog pristupa s Cumminsovom teorijom karakteristično je i za Bullerovu teoriju koju ćemo sljedeću razmotriti. Kao što ćemo vidjeti, Buller neće zastupati gledište kako se prisutnost funkcionalnih bioloških osobina objašnjava pozivanjem na selekciju, no i dalje zastupa gledište kako je pripisivanje funkcije određenoj biološkoj osobini ujedno i objašnjenje prisutnosti te osobine.

3.2 Slaba etiološka teorija

Početak ćemo s Bullerovom (1998) formulacijom slabe etiološke teorije u odnosu na jaku etiološku teoriju, ili teoriju selektiranih učinaka, koju Buller (1998, 507) smatra službenom verzijom etiološke teorije. Buller nudi kritiku jake teorije te, kao što smo naveli, nudi određenu vrstu spajanja etiološke teorije s teorijom uzročnih uloga. Detaljno ćemo opisati njegovu formulaciju umjerene etiološke teorije, a zatim ćemo razmotriti prigovore takvoj formulaciji.

Buller (1998, 505) navodi kako će ponuditi pregled „logičke geografije“ dvaju neekvivalentnih varijanti etiološke teorije. Osnovna razlika između tih varijanti jest u tome koju ulogu pripisuju prirodnoj selekciji u definiranju funkcija. Umjerena etiološka teorija formulirana je bez nužnog pozivanja na selekciju za funkcionalno fenotipsko svojstvo. Dovoljno je da spomenuto funkcionalno svojstvo na određen način doprinosi daljnjoj reprodukciji organizama s tim svojstvom. Buller (1998) na sljedeći način formulira umjerenu etiološku teoriju:

Trenutni primjerak fenotipskog svojstva T u organizmu O ima funkciju proizvođenja učinka tipa E samo ako su prošli primjerci T-a doprinosili fitnessu O-ovih predaka proizvođači E te time uzročno doprinosili reprodukciji T-a kod O-ovih predaka (Buller 1998, 507).

Da bismo pojasnili razliku između jake i umjerene etiološke teorije, vratimo se kratko na tvrdnje jake teorije. Jaka etiološka teorija pripisuje funkciju fenotipskom svojstvu T kada: (1) je T nasljedno, (2) je postojala varijacija u T-u unutar zajedničkog selektivnog okoliša, (3) kada su nositelji T-a imali veći fitness u istom okolišu od nositelja drugih varijanti T-a *zbog* posjedovanja T-a. To znači da u slučajevima u kojima nije bilo varijacije u T-u ne možemo pripisivati funkciju danom fenotipskom svojstvu. Umjerena teorija, s druge strane, ne zahtijeva selekciju za određenu osobinu te stoga nije ni potrebno da je u nekom trenutku u prošlosti postojala varijacija u T-u (što je uvjet za djelovanje prirodne selekcije). U skladu s tim, nije potrebno ni da su nositelji T-a imali veći fitness od organizama koji nemaju T (ili njegovu varijaciju). Potrebno je samo da je T doprinosio fitnessu predaka trenutnog nositelja osobine T, proizvođači neki učinak E, što je posljedično doprinijelo daljnjoj reprodukciji T-a.

Kada govorimo kako određena osobina doprinosi fitnessu

potrebno je razlikovati relativni pojam fitnesa u odnosu na apsolutni. Jaka etiološka teorija poziva se na doprinos fitnesu u relativnom smislu – funkcionalna osobina reproducira se dalje u populaciji jer njezini nositelji imaju veći fitnes od organizama koji nemaju T ili pak posjeduju neku drugačiju varijantu T-a. Dakle, fitnes u relativnom smislu podrazumijeva da određeni organizam može imati neku razinu fitnesa samo u odnosu na ostale organizme u populaciji. No, o fitnesu možemo razmišljati i u apsolutnom smislu. Recimo, možemo smatrati da se fitnes pojedinačnog organizma sastoji u očekivanom broju živih potomaka, neovisno o drugim organizmima u populaciji (Garson 2019).³⁴ Prema takvom razumijevanju fitnesa, određeno fenotipsko svojstvo može doprinositi fitnesu bez da na njega djeluje selekcija. Takozvani ekološki ili kolokvijalni (engl. *vernacular*, usp. Matthen i Ariew 2002) fitnes može biti shvaćen kao fitnes u apsolutnom smislu jer se fokusira na to kako fenotipske osobine pojedinačnog organizma odgovaraju različitim aspektima okoliša u kojem organizam živi.³⁵ Primjerice, sagledavanje toga na koji način fenotipska osobina odgovara na selekcijske pritiske koji su joj nametnuti okolišem, čak i u slučaju da nema selekcije za tu osobinu (usp. Kitcher 1993).

S obzirom na to da kod umjerene etiološke teorije ne mora nužno biti varijanti T-a unutar populacije u odnosu na koje bismo mogli mjeriti fitnes, slijedi da se njezini zastupnici moraju pozivati na fitnes u apsolutnom smislu. Buller (1998) se poziva na Endlera (1986, 81 – 86) te navodi kako se standardno uzima kako se fitnes sastoji od četiri komponente. One su: sposobnost

34 Treba napomenuti kako određeni autori (usp., primjerice, Sober 2013) tvrde kako je fitnes svojstvo populacija, a ne pojedinačnih organizama. Ova rasprava povezana je s pitanjem je li fitnes uzrok selekcije te možemo li uzročno objašnjavati postojanje određenih fenotipskih svojstava pozivajući se na prirodnu selekciju. O potonjem pitanju će još biti govora u nastavku poglavlja.

35 No, primjerice, Dennet (1995), shvaća ekološki fitnes na relacijski način prema kojem određena osobina ima veći fitnes od druge ako i samo ako ona omogućava bolje rješavanje „problema dizajna“ postavljenih okolišem.

za preživljavanje, fertilnost, plodnost³⁶ i sposobnost za parenje. Kompleksni uzročni procesi u organizmima doprinose tim pojedinačnim komponentama fitnessa. Pri analizi uzročnog doprinosa određene osobine takvim kompleksnim procesima Buller (1998) koristi Cumminsovu (1975) teoriju funkcija kao uzročnih uloga. Na taj način Bullerova umjerena etiološka teorija postaje zanimljiv spoj dvaju glavnih teorija bioloških funkcija.³⁷ Ono što se analizira jest uzročni doprinos određene fenotipske osobine fitnessu organizma, dakle fitness predstavlja sposobnost (engl. *capacity*) sustava (organizma) na kojem temelju koje se obavlja funkcionalna analiza.

Osim uzročnog doprinosa fitnessu, da bismo određenoj fenotipskoj osobini pripisali funkciju, potrebno je da su pretci T-a (pojedinačni organizmi s osobinom T) uzročno doprinijeli reprodukciji T-a. Ovaj uvjet može biti ispunjen ako je osobina T nasljedna. Dakle,

„funkcija nasljedne osobine T u organizmu O jest Cummins-funkcija koju je T imao u doprinosu fitnessu O-ovih predaka jer je izvršenje te funkcije uzročno doprinosilo reprodukciji T-a u O-ovoj reprodukcijskoj liniji“ (Buller 1998, 510).

S obzirom da se etiološke teorije tipično povezuju s teorijama koje naglašavaju ulogu selekcije u definiranju funkcija, možemo se zapitati zašto se umjerena teorija uopće kvalificira kao etiološka. Glavno svojstvo etiološkog pristupa funkcijama jest pretpostavka da je iskaz pripisivanja funkcije nekom fenotipskom svojstvu ujedno i uzročno objašnjenje za postojanje tog svojstva. Ova je pretpostavka zadovoljena jer Bullerova teorija zahtjeva da su prošli primjerci fenotipskog svojstva doprinosili fitnessu organizama koji su ih posjedovali te time uzročno dopri-

36 Fertilnost je aktualni broj potomaka koji neka jedinka ili populacija proizvede, dok je plodnost mogući broj potomaka koji se može proizvesti kroz život.

37 Treba napomenuti kako Buller (1998) smatra kako i jaka etiološka teorija treba koristiti uzročnu teoriju funkcija za analizu funkcionalnog doprinosa koji je onda strane prirodna selekcija favorizira.

nosili reprodukciji tog svojstva kod predaka organizma kojemu pripisujemo funkciju. Stoga, današnji primjerci tog fenotipskog svojstva postoje zbog prošlog doprinosa njihovih predaka. Kada neka nasljedna osobina uzročno doprinosi sposobnosti za preživljavanje, fertilnosti, plodnosti ili sposobnosti za parenje ona ujedno uzročno doprinosi svojoj daljnjoj reprodukciji – jer uzročno doprinosi reprodukciji genotipa za to svojstvo, koji je onda odgovoran za razvoj istog svojstva.

Buller (1998) nudi sljedeći primjer za ilustraciju svojih tvrdnji. Uzmimo da je T nasljedna fiziološka osobina koja igra ulogu u procesu proizvodnje gameta. No, genetskom slučajnošću nikad nije došlo do mutacija u populaciji koje bi proizvele alternativu T-u, ili su pak mutacije dovele do alternativa T-u u populaciji, ali se alternative nisu pojavile u zajedničkom selektivnom okolišu. U svakom slučaju, nije se dogodila selekcija za T. S obzirom na to da T igra uzročnu ulogu u proizvodnji gameta, on uzročno doprinosi fitnessu njenih nositelja. Prema jakoj etiološkim teoriji T-u ne bismo pripisali funkciju, dok prema umjerenoj on ima funkciju jer njegov doprinos fitnessu nositelja ima za posljedicu daljnju reprodukciju iste osobine kroz generacije.

Razmotrimo поближе Bullerovu tvrdnju kako nasljedni doprinos određene osobine fitnessu predaka objašnjava postojanje iste osobine kod potomaka. Buller navodi kako ne treba čuditi da je nasljedni doprinos fitnessu predaka bez pozivanja na prirodnu selekciju dovoljan za objašnjenje postojanja osobine kod potomaka jer prirodna selekcija ionako ne objašnjava postojanje osobina kod individualnih organizama.³⁸ To slijedi iz prilično široko prihvaćenog gledišta kako prirodna selekcija nije uzrok postojanja osobina kod pojedinačnih organizama (Cummins 1975; Sober 1993; Walsh 1998; Buller 1998). Prirodna selekcija, prema takvom gledištu, uzrokuje promjene u frekvencijama gena i, poslje-

38 Prisjetimo se kako je spomenuta pretpostavka bila jedan od temelja za Cumminsovu kritiku etiološkom pristupu koji smo analizirali u poglavlju 2.

dično, promjene u frekvencijama osobina u populaciji. Primjerice, kada želimo objasniti zašto zebre imaju pruge pozivanjem na funkciju odvratanja muha.³⁹ Ono što želimo objasniti može se ticati (1) populacija zebri, tj. zašto se trenutne populacije zebri sastoje (pretežno) od organizama s prugama, ili (2) pojedinačnih organizama, tj. zašto ova pojedinačna zebra ima pruge. Pozivanjem na selekciju možemo objasniti (1) jer selekcija sortira ili filtrira osobine ili kombinacije osobina koje omogućuju organizmima preživljavanje i reprodukciju, ali ona sama ne proizvodi te osobine niti ih prenosi dalje kroz generacije (usp., primjerice, Walsh 1998).⁴⁰

Ne slažu se svi s ovakvim gledištem. Primjerice, Neander (1988; 1995) i Millikan, (1989) zastupnice jake etiološke teorije, smatraju kako se na prirodnu selekciju treba pozivati i u objašnjenjima (1) i (2). Prema takvome gledištu, da bismo objasnili zašto pojedinačna zebra ima pruge, nije dovoljno navesti kako ih je naslijedila od svojih predaka. Potrebno je pozvati se i na prirodnu selekciju da bismo objasnili kako je populacija predaka uopće stekla takvu osobinu. No, kao što smo naveli u poglavlju 2, čini se kako ishod ove rasprave nije presudan za zastupnike jake etiološke teorije jer oni mogu tvrditi kako je pripisivanje funkcija objašnjenje za postojanje osobine na razini populacije, a ne na razini pojedinačnog organizma (primjerice, takvu poziciju eksplisitno zastupa Garson 2016, 2019).

Tako i Buller (1998, 300) dopušta da, ako je funkcijski iskaz objašnjenje postojanja osobine na razini populacije, onda prirodna selekcija može biti dio objašnjenja te činjenice. No, on zastu-

39 Muhe prenose različite bolesti.

40 Primjerice, Garson (2019, 58) nudi sljedeće moguće uzročno objašnjenje toga zašto pojedinačna zebra, mužjak Amadi, ima pruge koje se ne poziva na prirodnu selekciju: „Njegovi roditelji imali su pruge, te pruge doprinijele su njihovom apsolutnom fitnessu jer su doprinosile njihovoj reprodukciji, a on sam njihov je potomak. (...) Uostalom, da Amadijevi roditelji nisu imali pruge, mogli su umrijeti od bolesti spavanja, te ni Amadi ni njegove pruge ne bi postojali.“

pa gledajte kako funkcijski iskazi uvijek objašnjavaju postojanje pojedinačnog primjerka osobine u pojedinom organizmu (engl. *trait token*), a ne postojanje tipa osobine u biološkoj vrsti ili populaciji. Zastupnici jakog etiološkog gledišta, prema Bulleru, nisu jasno opredijeljeni s obzirom na ovo pitanje iako se čini da veći broj podržava gledište da se radi o objašnjenju postojanja tipova osobina u populaciji. Na pitanje koji je zapravo eksplanandum funkcijskih iskaza vratit ćemo se u odsječku 3.4. u kojem razrađujemo vlastitu varijantu umjerene etiološke teorije. U nastavku pojašnjavamo Bullerovu motivaciju za uvođenje umjerene varijante etiološkog pristupa. Buller, naime, smatra kako se jaka etiološka teorija susreće sa snažnim prigovorima koje umjerena teorija može riješiti.

Buller (1998) navodi tri primjera potpuno izglednih scenarija u kojima nasljedne osobine doprinose fitnessu a da nisu selektirane. *Prvo*, nasljedne osobine koje povećavaju fitness svojih nositelja mogu nastati genskim driftom (usp. primjerice, Brandon 1990). *Drugo*, dok za morfološke osobine postoji mnogo dokaza djelovanja selekcije, slično ne postoji za velik broj značajnih fizioloških i biokemijskih osobina. Najvjerojatnije objašnjenje takve razlike jest to što je kod morfoloških osobina varijacija česta, dok to nije slučaj za fiziološke i biokemijske osobine (Endler 1986, 154 – 60). No, to što za određenu osobinu nije bilo varijacije, a posljedično ni prirodne selekcije, ne znači da ona ne doprinosi fitnessu. *Treće*, mnoge su funkcionalne osobine kompleksne, što znači da ih se može podijeliti u različite komponente koje zajednički proizvode učinak funkcionalne osobine. U takvim slučajevima, čak i kada je u evolucijskoj prošlosti bilo varijacije u određenoj funkcionalnoj osobini T, ne znači da je bilo varijacije i u svim komponentama koje zajednički dovode do T-a. Primjerice, jedna od komponenti mogla je cijelo vrijeme ostati nepromijenjena, iako i ona svojim jednim dijelom dovodi do učinka koji T proizvodi. S obzirom na to da nije bilo varijacije u toj komponenti, na nju nije mogla djelovati selekcija (usp. Amundson i Lauder 1994,

459). Stoga, prema jakoj etiološkoj teoriji, takvoj komponenti ne možemo pripisati funkciju. No, učinak koji ta komponenta proizvodi je uzročno nužan da bi T proizvodio svoju funkciju, tj., selektirani učinak. Stoga, prema Bulleru, ako T ima funkciju, onda bi i spomenuta komponenta trebala imati funkciju, bez obzira na to što za nju nije bilo selekcije. S obzirom na to da prema jakom etiološkom pristupu ona ne bi imala funkciju, radi se o ozbiljnom problemu za etiološki pristup. Posljedično, važan argument u prilog umjerene etiološke teorije jest upravo činjenica da može pripisivati funkcije osobinama proizvedenim driftom, osobinama kod kojih nije bilo varijacije te stoga ni kompeticije kroz evolucijsku povijest te komponentama kompleksnih funkcionalnih osobina.

Temeljna Bullerova ideja jest da je potrebno ponuditi varijantu etiološke teorije bioloških funkcija koja je liberalnija od jake teorije koja inzistira na tome da je prirodna selekcija morala djelovati na osobinu kako bismo je smatrali funkcionalnom. U tom smislu su funkcije koje pripisuje jaki etiološki pristup podskup funkcija koje pripisuje umjereni pristup. Glavna razlika sastoji se u tome da su „pripisivanja funkcije umjerene teorije utemeljena na selekciji adaptiranih sustava, dok su pripisivanja jake teorije utemeljena na selekciji za osobine tih sustava“ (Buller 1998, 516). Drugim riječima, slabi pristup fokusira se na funkcionalno integrirane sustave koji su (u cjelini) pod selekcijskim pritiskom, no nije potrebno da postoji direktna selekcija za određenu osobinu da bismo je smatrali funkcionalnom, dok god ta osobina doprinosi cjelokupnom fitnessu sustava. No, također je potrebno napomenuti kako je, unatoč tome što su organizmi paradigmatički primjer adaptiranih sustava, umjerena teorija neutralna u pogledu toga jesu li segmenti DNK-a, grupe ili populacije zapravo adaptirani sustavi koje trebamo uzimati u obzir pri pripisivanju funkcija.

U nastavku ćemo razmotriti teoriju koja je srodna Bullerovoj slaboj etiološkoj teoriji, Schwartzovu teoriju nastavljene kori-

snosti (1999; 2002). Treba napomenuti kako je Schwartzova teorija nastala kao kritika nedostataka teorije nedavne prošlosti, no ovdje je izložemo nakon Bullerove teorije jer Schwartz formulira svoju teoriju u trenutku kada je Buller već objavio svoju formulu slabe etiološke teorije.

3.3 Schwartzova teorija nastavljene korisnosti (engl. *The Continuing Usefulness Account*)

Schwartz (1999; 2002) navodi kako nudi alternativnu etiološku teoriju koja se fokusira na blisku evolucijsku prošlost, ali izbjegava glavne probleme tzv. etioloških teorija nedavne prošlosti (Griffiths 1994; 1993; Godfrey-Smith 1994). Naime, moderna etiološka teorija, prema Schwartzu (1999, S210), ima problem objasniti osobine s „prototipskim pravim (engl. *proper*) funkcijama“ na koje nije djelovala selekcija u recentnoj prošlosti zbog nedostatka varijacija takvih osobina ili zbog selekcije za druge učinke. Odmah prema vrsti prigovora standardnom etiološkom pristupu možemo vidjeti sličnost s Bullerovim pristupom, no dok Buller nudi kritiku cjelokupnog jakog etiološkog pristupa, Schwartz se fokusira prvenstveno na teoriju nedavne prošlosti. Dodatno, dok Buller u potpunosti odbacuje nužnost djelovanja prirodne selekcije za pripisivanje funkcije, kod Schwartz je i dalje važno da je selekcija djelovala na osobinu kojoj pripisujemo funkciju, ali nije bitno je li to u dalekoj prošlosti ili se to dogodilo relativno nedavno.

Kao osnovni problem teorija nedavne prošlosti Schwartz navodi činjenicu da postoje mnoge biološke osobine s prototipskim funkcijama koje nisu u nedavnoj prošlosti bile pod djelovanjem prirodne selekcije. Može dogoditi da određena osobina doprinosi preživljavanju i reprodukciji jedinki koje posjeduju tu osobinu, ali: (1) nije postojala varijacija u odnosu na tu osobinu te selekcija stoga nije mogla djelovati na nju ili (2) selekcija koja je odgovorna za održavanje te osobine favorizirala je neki učinak koji je različit

od ovog koji sad doprinosi preživljavanju i reprodukciji. Vezano uz (1), važno je naglasiti da postoje situacije u kojima prirodna selekcija favorizira smanjenje u varijaciji korisnih osobina, primjerice, propagirajući genetske aranžmane koji povećavaju šansu da će doći do ekspresije određenih gena. Takvi procesi sigurno ne eliminiraju varijaciju u potpunosti, ali je u svakom slučaju smanjuju. Iz toga slijedi mogućnost da je određena osobina održana u populaciji, ali ne putem prirodne selekcije, već iz razloga što nije bilo varijacije, te samim time selekcija nije mogla djelovati na danu osobinu.

Schwartz ovakve situacije naziva „neselektivnim održavanjem“ (Schwartz 1999, S217). Navodi kako Griffiths i Godfrey-Smith prepoznaju mogućnost postojanja osobina koje su ključne za preživljavanje i reprodukciju, ali nisu održane u populaciji zbog prirodne selekcije već iz drugih razloga. No, važnost takvih slučajeva minimalizirana je te se njihovo moguće postojanje uzima kao mogući rizik koji teorija preuzima (Godfrey-Smith 1994, 356 – 57). Schwartzova formulacija toga što znači da određena osobina ima funkciju sljedeća je: „Osobina ima pravu funkciju F, ako i samo ako, prvo, tu je osobinu favorizirala prirodna selekcija zbog činjenja F-a u određenom vremenskom razdoblju (možda daleko u prošlosti) i, drugo, ta osobina nedavno je doprinijela preživljavanju i reprodukciji čineći F.“ (Schwartz 2002, 244). Ovdje i dalje govorimo o etiološkom pristupu zbog uvjeta da je osobina selektirana u određenom vremenskom razdoblju u prošlosti. No, razlika između Schwartzovog pristupa i Bullerovog u ovom je slučaju značajna jer Schwartz ipak zahtijeva da je postojala selekcija barem u nekom razdoblju u prošlosti, dok za Bullera za objašnjenje postojanja osobine uopće nije potrebno pozivati se na selekciju.

Ovakva je formulacija pak različita od teorije nedavne prošlosti jer odvaja zahtjev za djelovanjem prirodne selekcije od zahtjeva da je prirodna selekcija trebala djelovati u nedavnoj prošlosti. Time se, prema Schwartzu, zahvaćaju slučajevi koje zahvaća

i teorija nedavne prošlosti, primjerice točno se pripisuje funkcija osobinama koje su nastale iz jednog razloga, a trenutno imaju neki drugi učinak. Primjerice, unatoč tome što perje nije selektirano zbog toga što omogućava letenje, nego zbog doprinosa termoregulaciji, sada možemo perju pripisati funkciju doprinosa letu. Dodatno, ne pripisuje se funkcija vestigijalnim osobinama jer one trenutno ne doprinose fitnessu organizama koji ih imaju. Kao i Buller, Schwartz navodi kako se doprinos fitnessu neke osobine analizira kao funkcija u smislu uzročne uloge koja doprinosi sposobnosti organizma za preživljavanje i reprodukciju te na određen način kombinira Cumminsovu teoriju s etiološkim pristupom biološkim funkcijama.

Kao što je već ranije navedeno, i Buller i Schwartz pridaju veliku važnost mogućnosti da za neku osobinu nije bilo varijacija te stoga na nju nije mogla djelovati prirodna selekcija, unatoč tome što doprinosi fitnessu organizama. Međutim, oni ne uzimaju u obzir mogućnost da varijacije u određenoj osobini nema jer su sve varijante odmah eliminirane, tj. toliko su neadaptivne da ne mogu preživjeti dovoljno da bi se proširile populacijom. Drugim riječima, eliminirala ih je negativna, ili takozvana pročišćujuća, selekcija. U sljedećem odlomku ukratko opisujemo kako se shvaća razlika između pozitivne i negativne selekcije te na koji način zastupnik jake etiološke teorije može pozivanjem na djelovanje negativne selekcije objasniti nepostojanje varijacije u određenoj fenotipskoj osobini.

3.4 Problem manjka varijacija i negativna selekcija

Pogledajmo na koji način Garson (2016) odgovara na prigovore Schwartz i Bullera jakoj etiološkoj teoriji da postoje slučajevi u kojima neka osobina doprinosi fitnessu organizama i standardno bismo joj pripisali funkciju, ali zbog nedostatka varijacije u populaciji na nju nije djelovala prirodna selekcija. Garson se referira na Bullerove tvrdnje kako među morfološkim osobina-

ma nalazimo puno veću količinu varijacije nego u fiziološkim ili biokemijskim osobinama te odgovara kako činjenica opažanja manjeg broja varijacija u nekim osobinama ne znači da nije bilo selekcije za tu osobinu. Naprotiv, nedostatak varijacije može značiti da je osobina pod jakom stabilizirajućom selekcijom.

Prije nego se vratimo Garsonovom odgovoru i primjeru koji daje kako bi ga potkrijepio, moramo definirati značenje pojma stabilizirajuće selekcije te još nekoliko pojmova vezanih uz selekciju koji će nam biti korisni u raspletljanju različitih gledišta vezanih uz varijante etiološkog pristupa (usp. Loewe 2008). Pojam *stabilizirajuća selekcija* odnosi se na djelovanje prirodne selekcije koje održava populaciju na stabilnoj, optimalnoj vrijednosti. S druge strane, usmjerena selekcija (engl. *directional selection*) odnosi se na djelovanje prirodne selekcije koje dovodi do promjene u populaciji povećanjem učestalosti organizama koji imaju optimalnu vrijednost različitu od ranije vrijednosti u populaciji. *Disruptivna selekcija* pak povećava učestalost niskih i visokih vrijednosti neke osobine u odnosu na međuvrijednosti. *Ravnotežna selekcija* (engl. *balancing selection*) odnosi se na održavanje ravnoteže u određenom omjeru različitih fenotipskih varijanti u određenoj populaciji.

Sve ove varijante selekcije pretpostavljaju postojanje natjecanja između različitih varijanti fenotipskih osobina u populaciji u kojem su pobjednici pozitivno selektirani (bilo da oni prevladaju u cjelokupnoj populaciji kao u slučaju usmjerene i stabilizirajuće selekcije ili su održani u nekom određenom omjeru kao u slučaju disruptivne i ravnotežne selekcije). Gubitnici su, s druge strane, negativno selektirani, što znači da se njihova učestalost značajno smanjuje ili takve fenotipske varijante u potpunosti nestaju. Naravno, ne možemo u potpunosti razdvojiti pojmove pozitivne i negativne selekcije, ali pozivanje na ove pojmove ukratko opisuje tijekom događaja u nekoj populaciji. Kada nešto opisujemo pozivanjem na pozitivnu selekciju želimo reći da je došlo do povećanja neke rijetke fenotipske varijante koja je značajno doprinosila

fitnesu svojih nosioca. Pozivanje na negativnu selekciju se pak odnosi na proces uklanjanja nekih štetnih varijanti iz populacije. Napomenimo još kako se negativna selekcija u literaturi naziva i pročišćujuća (engl. *purifying*) ili pozadinska (engl. *background*) selekcija. S obzirom na to da su genetske mutacije većinski štetne, negativna selekcija igra vrlo važnu ulogu uklanjanja takvih štetnih mutacija.

Vratimo se sada Garsonovoj tvrdnji kako nedostatak varijacije može značiti da je osobina pod jakom stabilizirajućom selekcijom. Garson navodi primjer neurulacije, procesa koji je odgovoran za razvitak kralježnične moždine. Kroz različite vrste sisavaca praktički se ne može naći varijacija u obavljanju ovog procesa. No, to je zato što bi poremećaj neurulacije najvjerojatnije bio fatalan za organizam. Stoga nedostatak varijacije zapravo ukazuje na činjenicu da se jedinke s varijacijom u tom procesu ili ne rode, ili pak žive vrlo kratko, u svakom slučaju nedovoljno da bi se takva osobina dalje reproducirala. Tako da moramo biti oprezni pri pozivanju na nedostatak varijacije u određenim osobinama, jer nedostatak varijacije zapravo može biti posljedica vrlo snažnog djelovanje negativne selekcije.

Razlikovanje između pozivanja na negativnu i pozitivnu selekciju bit će važno za ostatak ove knjige iz više razloga. Prvo, specificiranjem da su osobine funkcionalne i ako su proizvod negativne selekcije već se na određeni način definira vrsta etiološke teorije koju se zastupa. Naime, iako možda na prvu izgleda da nije važno o kojoj vrsti selekcije govorimo dok god se radi o prirodnoj selekciji, u raspravi o funkcijama se ponekad ta distinkcija ističe kao važna, posebice u vrlo recentnim raspravama. Dok Garson tu ne radi razliku i navodi kako je negativna selekcija jednako dobar temelj za pripisivanje funkcija, postoje autori koji eksplicitno tvrde kako negativna selekcija nije dobar temelj za pripisivanje funkcija (usp. primjerice, Brunet, Doolittle i Bielawski 2021). Dodatno, treba reći kako se već na uvođenje teorije nedavne prošlosti može gledati kao na iskorak prema stavljanju

većeg fokusa na negativnu selekciju, iako se zastupnici te teorije eksplicitno ne pozivaju na pojam negativne selekcije. Uzmimo primjerice Griffithsov pojam evolucijski značajnog vremenskog perioda. Radi se o razdoblju u kojem bismo (s obzirom na stopu mutacije) očekivali da se pojave varijante određene osobine koje bi dovele do značajne regresivne evolucije ako osobina nije doprinosila fitnessu organizama. Ovdje je pretpostavka da će osobinu, ako doprinosi fitnessu, održati negativna selekcija – što nam je onda temelj za pripisivanje funkcije, neovisno o tome što se osobina možda originalno proširila populacijom zbog nekog drugog učinka koji je ranije u evolucijskoj prošlosti pak bio pozitivno selektiran. Tako da se na prihvaćanje negativne selekcije kao dovoljne za pripisivanje funkcije može gledati kao na određenu vrstu oslabljivanja ili liberalizacije etiološkog pristupa.

No, teorija nedavne prošlosti i dalje se uklapa u jaki etiološki pristup jer inzistira na potrebi da je osobina pod selekcijom (makar negativnom) za učinak koji trenutno doprinosi fitnessu. Za razliku od toga, Bullerova i Schwartzova slaba etiološka teorija to ne zahtijevaju. Kod Bullera uopće nije potrebno da je postojala selekcija za određenu osobinu, a kod Schwartz je potrebno da je selekcija postojala u nekom trenutku u njezinoj evolucijskoj prošlosti, ali je selekcija mogla biti za učinak koji je različit od trenutnog učinka koji doprinosi fitnessu organizma s tom osobinom. Prije nego što krenemo s formulacijom svoje, umjerene varijante etiološke teorije, razmotrit ćemo je li Garsonov odgovor problemima nedostatka varijacije koje ističu Buller i Schwartz zadovoljavajući te je li pozivanje na negativnu selekciju rješenje koje oni nisu uzeli dovoljno ozbiljno.

Vratimo se Schwartzovim tvrdnjama o mogućem nedostatku varijacije koji onda rezultira činjenicom da prirodna selekcija nije mogla djelovati ako nije bilo varijacije u osobini koja se razmatra i kojoj želimo pripisati funkciju. On se poziva na slučajeve u kojima prirodna selekcija favorizira smanjenje varijacije za biološke osobine koje su korisne za organizam. Ovdje se ne radi

o direktnoj eliminaciji gena koji su štetni za organizme koji ih posjeduju – što bi bio slučaj da se radi o negativnoj selekciji – već se radi o favoriziranju ustroja gena koji povećavaju vjerojatnost dolaska do genske ekspresije te posljedičnog razvoja osobine. Takve vrste procesa u biološkoj literaturi nazivaju se *kanalizacijom* (engl. *canalisation*, Waddington 1942) te rezultiraju takozvanom epigenetskom stabilnošću (Wagner 1996). Radi se o uspostavi epigenetskih interakcija koje u tijeku razvoja organizma kompenziraju ili ublažavaju određene promjene i genske mutacije te time vode prema stabilizaciji fenotipa (unatoč tim varijacijama). Takve vrste razvojnih ograničenja (engl. *developmental constraints*) često se navode kao protuprimjeri (pan)adaptacionističkom pristupu biološkim osobinama (usp. Okasha 2019). Proces razvoja od zigote do odraslog organizma može postaviti jaka ograničenja na moguće fenotipske varijante na koje prirodna selekcija može djelovati.

Primjerice, četveronožan plan tijela može se naći kod svih kopnenih kralježnjaka, čiji latinski naziv *tetrapoda* upravo to i sugerira. Činjenica da nema varijacije u ovoj biološkoj osobini može navesti adaptacionista da zaključi kako je takva rasprostranjenost rezultat djelovanja prirodne selekcije. Drugim riječima, kako se radi o planu tijela koji je adaptivno superioran planovima tijela s drugačijim brojem udova. Ovo može biti jedno objašnjenje, no postoji i vrlo uvjerljivo alternativno objašnjenje: radi se o planu tijela koji je prvi nastao i evoluirao te ga je nakon toga bilo vrlo teško promijeniti s obzirom na razvojna ograničenja koja postoje. Naime, teško je zamisliti da bi određene genske mutacije mogle u potpunosti iznova izgraditi novi plan tijela koji je zadan u najranijim razvojnim fazama, a da to nema fatalne posljedice za ostatak embrija. Stoga, slijedi da je bolje objašnjenje rasprostranjenosti četveronožnog plana tijela upravo razvojno ograničenje, a ne djelovanje prirodne selekcije.

Izgleda da postoje barem neki slučajevi u kojima određena biološka osobina ima važnu funkciju, a da ta osobina nije rezultat

djelovanja prirodne selekcije, barem ne direktno. Postoji rasprava o tome je li robusnost određenih razvojnih procesa u odnosu na promjene u genotipu i u okolišu rezultat prirodne selekcije ili se pak radi o neizbježnoj posljedici kompleksnih razvojno-genskih procesa bez selekcije koja bi favorizirala smanjenje fenotipske varijacije (usp. Siegal i Bergman 2002). No, za potrebe naše rasprave možemo pretpostaviti da se radi o rezultatu djelovanja prirodne selekcije, no ovdje selekcija ne djeluje direktno na širenje osobine unutar populacije, već na procese koji smanjuju mogućnost nastanka varijacije te osobine. S obzirom na ovakvu mogućnost, izgleda kako bi imalo smisla etiološku teoriju oslabiti barem u toj mjeri da zahvaća i ovakve varijante kao prave biološke funkcije, makar one nisu pod direktnim djelovanjem prirodne selekcije. U sljedećem odlomku uvodimo svoju varijantu etiološke teorije, koja je oslabljena u odnosu na određene varijante jakog etiološkog pristupa jer dopušta djelovanje negativne selekcije, ali, još važnije, dopušta i ovakve slučajeve osobina koje nisu direktni rezultat djelovanja prirodne selekcije, ali doprinose fitnessu organizama koje ih posjeduju. Svoju smo teoriju nazvali umjerenom etiološkom teorijom jer smatramo kako zadržava više značajnih elemenata standardnog etiološkog pristupa od Bullerove te Schwartzove teorije. Opisat ćemo svoje gledište ukazujući na važne razlike između naše i Bullerove teorije.

3.5 Umjerena etiološka teorija

Kao što smo već naveli u prethodnom odlomku, smatramo, slično kao i Buller, kako djelovanje prirodne selekcije nije nužno za pripisivanje funkcija. No, smatramo kako se velik broj primjera na koje se poziva Buller mogu, kao što navodi Garson (2016), podvesti pod djelovanje negativne selekcije. Neovisno o tome, smatramo ipak kako su primjeri osobina koje su rezultat razvojnih ograničenja dovoljno značajni kako bismo tvrdili da djelovanje prirodne selekcije nije nužno za pripisivanje funkcije.

Ponudit ćemo svoju formulaciju umjerene etiološke teorije te zatim navesti u čemu je razlika između te teorije i Bullerove slabe etiološke teorije kako bismo objasnili potrebu uvođenja nove etiološke varijante.

Osobina ima pravu biološku funkciju ako i samo ako: (1) kroz provođenje svoje aktivnosti ona redovito doprinosi fitnessu organizma koji je posjeduje te je doprinosila fitnessu njegovih predaka, (2) taj doprinos ujedno objašnjava prisutnost te osobine. Točka (1) odgovara Bullerovoj analizi funkcija kao uzročnih uloga koje doprinose fitnessu organizama koji posjeduju osobinu. No, razlika između našeg i Bullerovog gledišta je primarno u tome na koji način se ispunjava zahtjev u točki (2). Buller smatra kako se prisutnost osobine zapravo objašnjava time da je ona igrala pozitivnu ulogu u doprinosu fitnessu predaka trenutnog organizma s tom osobinom. Takvo gledište proizlazi iz njegovog stava da govorimo o objašnjenju postojanja funkcionalne osobine u pojedinačnom organizmu, a ne u populaciji. Mi, s druge strane, ovdje dijelimo gledište, tipičnije za zastupnike etioloških teorija, kako pripisivanje funkcije zapravo objašnjava rasprostranjenost određene osobine u populaciji, a ne u pojedinačnom organizmu.

Prije nego što nastavimo, razmotrit ćemo Bullerove argumente za ovakvo gledište. On smatra kako nasljedni doprinos fitnessu predaka određenog pojedinačnog organizma objašnjava zašto se osobina reproducirala i posljedično zašto je trenutno prisutna u tom organizmu. Smatramo kako je činjenica da su osobinu posjedovali roditelji razmatranog organizma te da je osobina nasljedna dovoljni za objasniti prisutnost osobine u pojedinačnom organizmu. Stoga nije jasno kakvu ulogu ovdje igra pozivanje na činjenicu da je osobina doprinosila fitnessu precima trenutnog organizma. Doprinos fitnessu predaka može značiti da je osobina omogućavala da ti preci duže žive i, posljedično, imaju više potomaka. Takav doprinos onda posljedično vodi djelovanju prirodne selekcije. Ali, ondje smo već na teritoriju objašnjenja zašto je u populaciji više organizama s takvom osobinom, a

ne zašto pojedinačni organizam posjeduje tu osobinu. No, Buller sam odbacuje opciju da se prisutnost osobine objašnjava na razini populacije, tako da ostaje nejasno kakvu ulogu igra doprinos fitnessu.

S obzirom na to da zastupamo gledište kako se točka (2) referira na objašnjenje prisutnosti osobine na razini populacije, onda je jasno da će naša formulacija etiološke teorije u puno većoj mjeri pridavati važnost djelovanju prirodne selekcije. No, vratimo se slučajevima koje smo spomenuli, a zbog kojih se ipak naša teorija ne može klasificirati kao jaka etiološka teorija. Možemo li u slučajevima osobina koje doprinose fitnessu, a nisu proizvod selekcije, već razvojnih ograničenja, i dalje govoriti kako doprinos fitnessu osobine kod predaka trenutnih organizama ujedno objašnjava njezinu rasprostranjenost u populaciji? Drugim riječima, ako se radi o posljedici robusnosti određenih razvojnih procesa je li uopće doprinos osobine fitnessu organizama predaka relevantan za objašnjenje njezine prisutnosti? Smatramo da jest, jer se radi, kao što smo gore naveli, o osobinama koje imaju izuzetno važne fenotipske posljedice te je kroz evolucijsku prošlost postojao jaki selekcijski pritisak za nastanak takvih razvojnih ograničenja jer se radi o obavljanju funkcija koje su krucijalne za preživljavanje organizama. Selekcijski pritisak, u ovom slučaju, nije se odnosio na širenje određene osobine u populaciji, već na postavljanje određenih ograničenja na mogućnost varijacije osobina koje su jako važne za preživljavanje i reprodukciju. Slično vrijedi za ono što se u literaturi naziva filogenetskim ograničenjima (engl. *phylogenetical restrictions*, usp. Šustar 2007), ograničenjima koja proizlaze iz specifične evolucijske povijesti dane osobine. Stoga, makar selekcijski utjecaj bio indirektan, možemo govoriti o tome kako postoji jasna veza između učinka koji osobina proizvodi i činjenice da ne postoji varijacija u toj osobini, što onda opet posredno objašnjava njezinu rasprostranjenost u populaciji.

Ovakvi primjeri pripisivanja funkcija dobro odražavaju točku slaganja naše teorije s Bullerovom. Naime, Buller ističe kako

njegova slaba teorija promatra funkcionalno integrirane sustave koji su pod utjecajem prirodne selekcije, te se funkcije pripisuju dijelovima tih sustava prema njihovom doprinosu fitnessu cjelokupnog sustava, neovisno o tome jesu li sami ti dijelovi pod selekcijskim pritiskom. Dakle, pripisivanje funkcije utemeljeno je u selekciji za cijeli sustav. Ovakav opis dobro odgovara pripisivanju funkcionalnosti osobinama kod kojih nema varijacije zbog razvojnih ograničenja. Cjelokupni sustav je ustrojen (pod selekcijskim pritiskom) tako da funkcionira na određen način, u ovom slučaju tako da za neke važne osobine nema varijacije. No i dalje ćemo tim osobinama pripisivati funkciju unatoč nedostatku direktne selekcije za tu osobinu.

Prisjetimo se sada Cumminsove kritike etiološkim teorijama bioloških funkcija koje smo analizirali u poglavlju 2 kako bismo vidjeli kako se umjerena etiološka teorija može nositi s njegovom argumentima.⁴¹ Cummins (2002) navodi kako su osobine koje su pod selekcijom rezultat razvojnih procesa te su osobine samim time kanalizirane u visokom stupnju. Razvoj je, navodi Cummins, potpuno neosjetljiv na funkciju osobine koja se razvija. S druge strane, selekcija jest osjetljiva na funkcije, ali ona ne može proizvoditi biološke osobine. Ona ih može očuvati tako da zadrži mehanizme koji ih proizvode te može sastaviti kompleksne strukture od već postojećih osobina. Osnovni problem etioloških teorija, ili Cumminsovim terminom, neoteleologije, jest činjenica da se biološke osobine ne šire u populaciji zbog efekata koji su njihove funkcije. Osobina može biti selektirana radi funkcije samo ako je izvršavanje te funkcije adaptivna varijacija u populaciji. Primjerice, navodi Cummins, da bi krila bila selektirana jer omogućuju let, mora postojati subpopulacija organizama s krilima koja omogućuju let, dok ostatak populacije posjeduje krila koja ne omogućuju let. No, uzmimo primjer krila vrabaca.

41 Bullerova slaba etiološka teorija ne suočava se s većinom Cumminsovih prigovora jer se Buller slaže s Cumminsom da pozivanje na prirodnu selekciju ne objašnjava prisutnost funkcionalnih osobina.

Ima smisla pretpostaviti da je među pretcima današnjih vrabaca postojao neki predak čija su krila omogućavala let, dok ostatak populacije nije imao takva krila. No, predak u pitanju sigurno nije bio vrabac te krilo koje je posjedovao sasvim sigurno nije značajno nalikovalo onome kako danas izgledaju krila vrabaca.

Osnovna poanta koju Cummins ističe jest kako selekcija zahtijeva varijaciju, no u strukturama kao što je vrapčevo krilo nije bilo varijacije u obavljanju funkcije. Jedina varijacija bila je u tome koliko je dobro određena funkcija ispunjena. On smatra kako slabija varijanta neoteleologije nije pobijena isključivo iz razloga jer postoje (rijetki) slučajevi u kojima je meta selekcije ujedno i nositelj neke potpuno nove funkcije, nova osobina u populaciji koja nije samo bolja u ispunjavanju neke funkcije, već donosi neki sasvim novi koristan učinak koji ni jedna druga osobina u populaciji ne obavlja. No takvi slučajevi nisu značajni jer kompleksne biološke osobine ne nastaju na taj način. Standardno, navodi Cummins, osobine su selektirane jer bolje ispunjavaju neku funkciju od ostalih u populaciji.

Sada dolazimo do glavnom Cumminsovog zaključka koji će nam biti relevantan i za naše gledište. On smatra kako je adaptiranost bioloških osobina stvar stupnja, dok posjedovanje funkcije ne može biti stupnjevito. Prema Cumminsu, i više i manje adaptivna krila imaju funkciju, no samo će se ono koje je u većoj mjeri adaptivno selektirati. To bi onda trebalo pokazati kako je funkcionalna analiza neovisna o prosudbi adaptivnosti osobina. To što je neka osobina učinkovitija ne mijenja njezinu funkciju. Iz toga slijedi da posjedovanje funkcije nije ono što je meta selekcije ili temelj za djelovanje selekcije. Možemo jasno razlikovati posjedovanje funkcije od toga koliko dobro neka osobina proizvodi određenu funkciju.

Ovdje treba napomenuti kako je gledište da posjedovanje funkcije nije stvar stupnja, kako navodi Cummins, prilično rasprostranjeno u raspravi o funkcijama. Primjerice Matthewson (2020, 39), koji zastupa suprotno gledište, navodi kako se stan-

dardno smatra kako nešto jest ili nije funkcija: „Obično ne govorimo o tome da osobine imaju ‘samo malo’ funkcije (...)“. Ono što dalje Matthewson navodi kao problem za etiološke teorije bioloških funkcija, pomalo u sličnom duhu Cumminsovog prigovora, jest činjenica da utjecaj prirodne selekcije u populacijama predaka može biti stupnjevit i djelomičan. Pripisivanje funkcija, s druge strane, nam govori što bi neka osobina trebala raditi i podrazumijeva se da osobina postoji upravo jer obavlja taj zadatak. No, nije jasno što bi značilo da neka osobina djelomično ili umjereno treba nešto raditi. Dolazi do određene tenzije za koju Matthewson smatra da bi je se moglo razriješiti revidiranjem standardnog etiološkog gledišta na biološke funkcije kako bi se dopustilo da i pripisivanje funkcija može biti stvar stupnja. S obzirom na to da naša umjerena etiološka teorija prihvaća ovakvo gledište na funkcije, koje ujedno smatramo i odgovorom na prigovore koje iznosi Cummins, u sljedećem odlomku ćemo prvo ukratko navesti Matthewsonove argumente, a zatim iznijeti i svoje gledište.

3.6 Gradacija bioloških funkcija

Matthewson (2020) navodi tri primjera koja ilustriraju način na koji prirodna selekcija dolaziti u različitim stupnjevima. *Prvo*, možemo razlikovati različitu jačinu selekcije. Neke osobine su pod jačom selekcijom od drugih. Matthewson navodi primjer selekcijskog pritiska u prošlosti za postojanje dlaka u ljudskim nosnicama zbog toga što one opstruiraju mogućnost prolaska različitim štetnim česticama. No, ova vrsta selekcijskog pritiska je neusporediva s, primjerice, selekcijskim pritiskom za uređenje koje omogućuje regulatoru cistično fibrozne transmembranske provodnosti da prenosi kloridne ione kroz membrane stanica. Neispunjavanje potonje funkcije znači da se voda ne može učinkovito prenositi u različita tkiva. To vodi k izuzetno ozbiljnim posljedicama po zdravlje koje se javljaju kao posljedica bolesti pod nazivom cistična fibroza i koje uključuju smanjeno izlučiva-

nje probavnih hormona, teške respiratorne bolesti te neplodnost kod muškaraca. S druge strane, gubitak dlačica u nosu može dovesti do većeg broja dišnih infekcija, ali je učinak na fitnes minimalan u odnosu na učinak cistične fibroze. To pokazuje kako selekcija može na različite osobine djelovati različitom jačinom.

Drugo, utjecaj selekcije može se mijenjati kroz vrijeme. Uzimimo klasični, već spominjani, primjer brezove grbice. Selektivni pritisak za svjetlije jedinke mijenja se s pojačanom industrijalizacijom te popratnim zagađenjem koje vodi do promjene boje kore drveća. S promjenom boje kore dolazi do promjene u selekcijskom pritisku te se povećava broj tamnijih jedinki u populaciji. Konačno, s pojačanjem okolišne zaštite, boja drveća se polako vraća na početno stanje te se time javlja selekcija za svjetlije jedinke. U ovom slučaju ne govorimo o varijaciji u jačini selekcije, već o tome na koji način se selekcijski pritisci mogu mijenjati kroz vrijeme. No, i dalje se radi o kvantitativnim razlikama u djelovanju prirodne selekcije za određene biološke osobine.

Treće, možemo govoriti o različitim vrstama populacija na koje djeluje prirodna selekcija. Neke populacije su takve da je veća vjerojatnost da će na njih djelovati prirodna selekcija. Primjerice, možemo zamisliti da mali broj široko rasprostranjenih organizama s puno hranjivih tvari i puno prostora prolazi određenju vrstu selekcije. No, ta selekcija je značajno različita od selekcije u slučajevima kada se članovi jedne vrste bore oko nekog esencijalnog resursa u vrlo okrutnom i limitiranom okolišu. Ovdje se Matthewson poziva na Godfrey-Smitha (2009) koji govori o spektru različitih darvinističkih populacija, od „marginalnih“ do „paradigmatskih“. U svakom slučaju, opet možemo govoriti o gradaciji djelovanja prirodne selekcije, ne samo zbog razlike u jačini djelovanje selekcije te razlici u smjeru njenog djelovanja kroz vrijeme, već i ovisno o tome na kakvu vrstu populacije selekcija djeluje.

Prema Matthewsonu, etiološka teorija bioloških funkcija, s obzirom na to da se oslanja na djelovanje selekcije u pripisivanju

funkcija⁴², mora zahvatiti činjenicu da prirodna selekcija dolazi u različitim stupnjevima. Iako Matthewson ne nudi konačno razrješenje ovog pitanja, smatra kako je najuvjerljiviji odgovor na ovu situaciju prihvatiti kako i pripisivanje bioloških funkcija može biti stvar stupnja. Tako bismo dobili sljedeću formulaciju pravih bioloških funkcija: „Biološka prava funkcija određenog stupnja (precizno ili neprecizno specificiranog) učinak je za koji je osobinu u odgovarajućem stupnju odabrala prirodna selekcija“ (Matthewson 2020, 39).

Alternativa ovakvome pristupu bilo bi jednostavno prihvaćanje određenog praga jačine djelovanja prirodne selekcije za pripisivanje funkcije na binaran način – ima funkciju/nema funkciju. No problem s postavljanjem takvog praga jest činjenica da ne možemo ponuditi dobre daljnje razloge zašto smo prag postavili baš na neku određenu razinu djelovanja prirodne selekcije. Dakle, izbor će u krajnjoj liniji biti arbitraran ili se pak možemo pozivati na interese istraživača koji pripisuju funkcije. Takav ishod nepoželjan je upravo zato jer je etiološka teorija osmišljena s ciljem da određene prirodne činjenice određuju što jest i što nije funkcionalna osobina (sjetimo se rasprave iz poglavlja 1 i 2).

Slažemo se s Matthewsonom u pogledu potrebe da pripisivanje bioloških funkcija bude stupnjevito. No, smatramo kako navedeno slijedi iz prve vrste primjera na koje se Matthewson poziva – primjera koji se tiču različite jačine djelovanja selekcije na određenu biološku osobinu. Druga vrsta primjera – različit utjecaj selekcije kroz vrijeme može se riješiti zahtjevom da je osobina trenutno i u nedavnoj prošlosti bila pod selekcijskim pritiskom za funkciju koju obavlja. Treća vrsta primjera relevantna je ako vrsta populacija utječe na jačinu djelovanja prirodne selekcije pa se opat vraćamo na značajnost prve vrste primjera za ovu raspravu. Dodatno, potrebno je napomenuti kako Matthewson primarno ima na umu pozitivnu selekciju. To se vidi iz njegovog

42 S iznimkom Bullerove slabe etiološke teorije.

shvaćanja jake etiološke teorije koju opisuje kao gledište prema kojem neka osobina ima funkciju ako nositelj tog svojstva ima pretke koji su bili dio populacije u kojoj je bilo varijacije u toj osobini te je ona doprinosila fitnessu i bila nasljedna. Dakle, ne uzima se u obzir mogućnost nepostojanja varijacije zbog posljedice djelovanja negativne selekcije.

Kao što već može biti jasno iz ranije rasprave, naša umjerena etiološka teorija, osim što prihvaća gradaciju bioloških funkcija koja proizlazi iz gradacije djelovanja prirodne selekcije, također širi tu gradaciju i na djelovanje negativne selekcije. No, kao što će biti detaljnije razrađeno u sljedećem poglavlju, smatramo da se ta gradacija može proširiti i na slučajeve u kojima ne djeluje prirodna selekcija. Ovdje ne mislimo samo na ranije opisane slučajeve razvojnih ograničenja, već dodatno na slučajeve samog nastanka određenih funkcionalnih osobina. Zanimljivo je pitanje u kojem trenutku počinjemo pripisivati novu funkciju određenoj biološkoj osobini. Zastupat ćemo gledište da postoje zanimljive biološke, strukturalne promjene koje omogućuju stjecanje nove funkcije. Takve ćemo slučajeve opisati u sljedećem poglavlju na studiji slučaja nastanka novih gena kao genomskih entiteta koji posjeduju pravu biološku funkciju. Cilj je ponuditi teoriju bioloških funkcija koja neće zaobići kompleksna pitanja nastanka novih kompleksnih bioloških osobina o kojima govori Cummins.

Dakle, tvrdimo da, ako je funkcionalnost pod prirodnom selekcijom stvar stupnja, moramo dopustiti da je i pojava novog svojstva, na koje selekcija tek može početi djelovati, također stvar stupnjeva. Ako ne dopustimo te međukorake, gubimo sposobnost objašnjavanja nastanka određenih zanimljivih aktivnosti novih elemenata. Razmatranje povećanja stupnjeva funkcionalnosti prije prisutnosti selektivnog pritiska ocrtava realističniji scenarij o postupnoj prirodi procesa koji vode do adaptivnih ishoda, a na koje onda može djelovati prirodna selekcija. Ovdje dolazimo do zanimljivog pitanja o tome na temelju čega i u kojem točno trenutku možemo pripisati funkcionalnost nekoj biološkoj

osobini koja ranije nije bila funkcionalna. Dakle, fokus je na prijelazu iz određenih slučajnih i nestrukturiranih bioloških procesa koji u određenom trenutku počinju stabilno funkcionirati i opetovano doprinositi nekom ishodu koji onda doprinosi fitnessu organizama u kojima se ti procesi odvijaju te na njih može djelovati prirodna selekcija.

Postavljanjem ovog pitanja vraćamo se na jedan od temeljnih zahtjeva koje svaka teorija bioloških funkcija mora ispuniti, a to je razlikovanje slučajnog korisnog doprinosa od funkcije. S obzirom na to da naša teorija oslabljuje zahtjev za djelovanje prirodne selekcije u svim slučajevima pripisivanja funkcija, trebali bismo pojasniti na temelju čega možemo tvrditi da je neki doprinos funkcionalan u slučajevima u kojima (još) nema djelovanja prirodne selekcije. U sljedećem odjeljku ćemo pobliže približiti osnovnu ideju svoje umjerene etiološke teorije po pitanju razlikovanja između slučajnog i funkcionalnog doprinosa koja će kasnije biti detaljno razrađena u poglavlju 4 na studijima slučaja iz molekularne biologije, tj. genomike.

3.7 Razlikovanje između sretnih slučajnosti i funkcionalnih doprinosa

Kao što je već ranije istaknuto, jaka etiološka teorija nema problem s objašnjavanjem razlike između sretnih slučajnosti i funkcionalnih doprinosa jer je za pripisivanje funkcionalnosti potrebno da je osobina rasprostranjena u populaciji kroz djelovanje prirodne selekcije. To već pretpostavlja da je uspostavljen vrlo jasan adaptivni doprinos te osobine fitnessu organizama koji je posjeduju te da prirodna selekcija taj doprinos stabilno održava u populaciji. No, što je sa slučajevima u kojima nema doprinosa prirodne selekcije, bilo zato jer se radi o razvojnim ograničenjima, ili zato jer selekcija još nije počela djelovati, ali ipak, u skladu s prethodnim tvrdnjama, osobinama možemo pripisati barem određeni stupanj funkcionalnosti, ili barem, protofunkcionalno-

sti? Razmislimo najprije o tome koje karakteristike ima osobina koja je nedvosmisleno funkcionalna te je pod jakim selekcijskim pritiskom pa ćemo vidjeti što iz toga proizlazi za slučajeve u kojima funkcionalnost nije toliko očita ili se radi o nekom manjem stupnju funkcionalnosti koji naša teorija dopušta.

Razmotrimo primjer takozvanih „konstitutivnih“ ili „kućnih gena“ (vidi, na primjer Zhu i sur. 2008). Takvi geni su potrebni za održavanje osnovnih staničnih funkcija. Njihova ekspresija je stalna, čak i u patofiziološkim uvjetima te su pod izuzetno jakim selekcijskim pritiskom. Upravo je taj jaki selekcijski pritisak doveo do razvoja kompleksnog ustroja koji omogućava njihovu kontinuiranu ekspresiju bez obzira na okoliš, kako vanjski tako i onaj unutar stanice. Mehanizam ekspresije takvih gena je na određeni način zaštićen od okolišnih interferencija. Drugim riječima, radi se o strukturama koje su evoluirale tako da vrlo stabilno i robusno proizvode određene vrlo korisne učinke za organizam – tu bez ikakvih dilema možemo reći da se radi o pravim biološkim funkcijama u punom smislu. Stoga ćemo postojanje stabilnog mehanizma koji dovodi do korisnog učinka uzeti kao uvjet za pripisivanje funkcionalnosti nasuprot slučajnog doprinosa.

Uzmimo sada primjer nekog potpuno slučajnog doprinosa fitnessu organizma. S obzirom da proces koji je doveo do nekog određenog sretnog ishoda nije strukturiran, već se radi o određenom nasumičnom uzročnom procesu, za pretpostaviti je da se takav doprinos neće više ponavljati. Naime, nije uspostavljen mehanizam koji bi osiguravao regularnost (barem u određenoj mjeri, ako ne onako strogu kao u slučaju konstitutivnih gena) proizvođenja određenog ishoda koji je koristan za organizam koji ga posjeduje. U velikom broju slučajeva upravo je prirodna selekcija odgovorna za održavanje stabilnosti takvih mehanizama. No, kao što smo već naveli, smatramo da takvi mehanizmi mogu postojati čak i bez djelovanja prirodne selekcije. U slučaju razvojnih ograničenja to može biti posljedica epigenetskih in-

terakcija koje u tijeku razvoja organizma ograničavaju promjene ili čak posljedica određenih fizičkih zakonitosti koje osiguravaju stabilnost određenih ishoda.

U slučaju nastanka novih funkcionalnih doprinosa, s druge strane, radi se o prijelazu iz nestrukturiranog, slučajnog uzročnog procesa u proces koji počinje dobivati jasne obrise strukture koja ima određenu pravilnost i stabilno vodi do jednakih ishoda. U sljedećem poglavlju ćemo detaljnije istražiti ovakve slučajeve nastanka novih funkcija te pokazati kako je nastanak strukturiranog mehanizma koji vodi do stabilnih ishoda često posljedica određene vrste oslanjanja na postojeće strukture koje su pod djelovanjem prirodne selekcije. Dakle, radi se o određenoj vrsti „šlepanja“ na dobro uspostavljene mehanističke strukture. Ovdje opet možemo govoriti o određenoj ovisnosti o djelovanju prirodne selekcije, ali u tim početnim fazama nove osobine još nisu pod selekcijskim pritiskom (to im često i omogućava veću količinu varijacija koje mogu dovesti do novih zanimljivih ishoda), ali već dobivamo jasne obrise uzročnih procesa koji nisu slučajni, već proizvode svoj ishod sa značajnom količinom regularnosti. Smatramo kako u takvim slučajevima već možemo pripisivati određeni, barem minimalni, stupanj funkcionalnosti određenoj osobini.

U sljedećem ćemo poglavlju razraditi primjer nastanka novih funkcija na razini genoma kako bismo bolje ilustrirali ovaj prijelaz iz nefunkcionalnosti u funkcionalnost te dodatno potkrijepili tvrdnju o stupnjevanosti bioloških funkcija, koju smo ovdje tek naznačili. Za ovo je poglavlje važno bilo jasno ocrtati razliku između naše umjerene etiološke teorije i ostalih varijanti etioloških teorija, posebice Bullerove te jake etiološke teorije koja se poziva na nedavnu prošlost. Jasno smo istaknuli primjere slučajeva u kojima naša teorija pripisuje funkcionalnost osobinama bez da su te osobine pod djelovanjem prirodne selekcije. No također ne treba pre naglašavati važnost ovakvih slučajeva te treba imati na umu da se i dalje radi o varijanti etiološke teorije koja

stavlja veliki značaj na djelovanje prirodne selekcije za osiguravanje funkcionalnosti bioloških osobina.

U prvome dijelu sljedećeg poglavlja ćemo precizirati na koji način naša teorija pripisuje funkcionalnost genomskim elementima analizirajući recentnu raspravu o tome koliki je dio, prvenstveno ljudskog genoma, funkcionalan. Radi se o zanimljivoj raspravi koja je krenula od samih znanstvenika koji su počeli obraćati pažnju na različite načine upotrebe pojma funkcija te posljedice koje to ima za raspravu o funkcionalnosti genoma. Vidjet ćemo kako se u samoj raspravi prvenstveno barata s dvama filozofskim pojmovima funkcija – jakim etiološkim te pojmom funkcija kao uzročnih uloga, ali se pojavila potreba za rafiniranjem upotrebe etiološkog pojma funkcija. Smatramo kako naša teorija dobro zahvaća način na koji znanstvenici u raspravi koriste pojam funkcija. Radi se o autorima koji ne prihvaćaju potpunu liberalizaciju upotrebe pojma funkcije ovisno o kontekstu, već smatraju da postoji tako nešto kao što su prave funkcije u biologiji, ali im je također jasno da je jaka etiološka teorija prerestriktivna da bi zahvatila način na koji oni sami upotrebljavaju pojam funkcija.

U drugom dijelu poglavlja, nastavno na rasprave o različitim značenjima pojma funkcije, vidjet ćemo kako takva rasprava izgleda u području teorija koje se bave nastankom novih gena, tj. novih funkcionalnih genomskih elemenata iz ranije nefunkcionalnih i nekodirajućih područja. Ovdje će nam teorija *de novo* nastanka gena biti vrlo informativna studija slučaja na kojoj ćemo analizirati taj prijelaz iz nefunkcionalnosti u funkcionalnost i s kojom ćemo pokušati potkrijepiti svoje tvrdnje o tome kako je pripisivanje funkcija stvar stupnja, tj. da određena biološka osobina može biti manje ili više funkcionalna.

Poglavlje 4:

Umjereni etiološka teorija: primjena

Sažetak

U ovome dijelu ćemo razmotriti kako svoju umjerenu etiološku teoriju možemo primijeniti na recentne rasprave u molekularnoj biologiji, posebice u genomici. Analizirat ćemo dvije studije slučaja. Prva se tiče rasprave o tome koliki je dio (ljudskog, ali i ostalih) genoma funkcionalan. Cilj nam je pokazati kako su postojeće varijante etioloških teorija u dosadašnjoj raspravi nezadovoljavajuće jer su suviše restriktivne. Druga studija slučaja tiče se rasprave o tome kada, u kojem trenutku, možemo pripisati novu funkciju biološkom entitetu koji je ranije bio nefunkcionalan. Bavit ćemo se teorijom *de novo* nastanka gena iz nekodirajućih dijelova genoma. Pojasnit ćemo u kojem trenutku, prema našoj teoriji, možemo pripisati funkcionalnost, a time i status gena, novom genomskom elementu. Kao što je već u prethodnom poglavlju navedeno, branit ćemo gledište da se radi o postupnom prijelazu te stoga ne možemo strogo definirati trenutak u kojem element postaje u punom smislu funkcionalan, već možemo govoriti o prikupljanju određenih važnih promjena koje vode sve većem stupnju funkcionalnosti. Ono što je zajedničko u obje studije slučaja jest činjenica da umjereni etiološka teorija može zahvatiti interesantne događaje koji se trenutno odvijaju u genomu, a ne samo osobine koje imaju značajnu i dugotrajnu evolucijsku prošlost. Time je teorija izuzetno interesantna za pripisivanje funkcija u medicini, koja se bavi upravo trenutnim stanjima organizma te u kojoj se evolucijska prošlost organizama razmatra u puno manjoj mjeri.

Sadržaj

4.1 Kontroverza ENCODE-a: koliki je dio genoma funkcionalan?

4.2 Prigovori umjerenom etiološkoj teoriji u raspravi o funkcijama ENCODE-a

4.3 Kada genomski element postaje funkcionalan

4.4 Teorije nastanka novih gena

4.1 Kontroverza ENCODE-a: koliki je dio genoma funkcionalan?

Prije nego što izložimo raspravu o pripisivanju funkcionalnosti genomu, kako ljudskom tako i ostalima, potrebno je reći nešto o projektu ENCODE, koji je postao izvor kontroverze, tj., rasprave, među samim znanstvenicima o ispravnom shvaćanju pojma funkcije u ovom području. Naime, rezultati projekta ENCODE oglaseni su kao vrlo važni za naša dosadašnje gledišta o funkcionalnosti genoma. Iznesene su tvrdnje kako moramo značajno revidirati ono što se dosada mislilo o tome koliki je dio genoma funkcionalan. Takve tvrdnje izazvale su žestoke reakcije i kritike koje su isticale da to nije slučaj – ne radi se o nekim novim i revolucionarnim rezultatima, već o različitim shvaćanjima pojma biološke funkcije. Iz toga se dalje razvila filozofska rasprava, primarno među samim znanstvenicima, o tome koji je ispravan način shvaćanja pojma biološke funkcije. U tu se raspravu mi uključujemo s umjerenom etiološkom teorijom kao dobrim kandidatom za pripisivanje funkcionalnosti genomskim elementima. No, prije same rasprave, započnimo podacima o samome projektu.

Projekt ENCODE, skraćeno od Enciklopedija elemenata DNK-a, nastao je s ciljem izrade popisa funkcionalnih elemenata u ljudskom genomu. Pokrenuo ga je 2003. godine Američki nacionalni institut za istraživanje ljudskog genoma (NHGRI) kako

bi se identificirali svi funkcionalni elementi u ljudskom genomu (usp. ENCODE Project Consortium 2012). Radi se o određenoj vrsti nastavka Projekta ljudskog genoma (*Human Genome Project*) jer možemo reći kako je nakon sekvencioniranja genoma sljedeći korak upravo interpretacija tih sekvenci, tj. sagledavanje njihove uloge i funkcija (Lindblad-Toh i sur. 2011). Možemo navesti tri ključna specifična cilja projekta ENCODE: (1) identifikacija i bilježenje funkcionalnih dijelova ljudskog genoma, (2) razumijevanje regulatornih mreža, drugim riječima opisivanje kako različiti funkcionalni elementi međusobno djeluju i reguliraju ekspresiju gena te (3) primjena stečenih znanja za bolje razumijevanje ljudske biologije i razvoj novih terapija i dijagnostičkih alata.

Projekt započinje procjenom eksperimentalnih i računalnih metoda za otkrivanje funkcionalnih elemenata, počevši analizom malog djela (1%) ljudskog genoma. Ova početna faza omogućila je identificiranje ključnih regulatornih elemenata te razumijevanje njihovih uloga u ekspresiji gena. Nakon uspješne pilot faze, ENCODE je 2007. godine prešao u proizvodnu fazu, koja je obuhvatila istraživanje cijelog ljudskog genoma. U ovoj fazi u projekt se uključuju 32 institucije sa 442 znanstvenika te projekt za ovu fazu (2007. – 2012.) dobiva više od 80 milijuna USD bespovratnih sredstava. Po završetku ove faze, u 2012. godini, znanstvenici koji su sudjelovali na projektu objavljuju 30 radova u uglednim znanstvenim časopisima kao što su *Nature*, *Genome Biology* i *Genome Research* u kojima opisuju rezultate projekta.

Uz glavni projekt ENCODE, pokrenuto je nekoliko dodatnih projekata kako bi se nadopunili njegovi rezultati: (1) modENCODE: cilj ovog projekta bio je identificirati funkcionalne elemente u genomima modelnih organizama poput voćne mušice (*Drosophila melanogaster*) i crva *C. elegans* (*Caenorhabditis elegans*), (2) Genomika Genske Regulacije (GGR): ovaj program proučava genske mreže i putove u različitim tjelesnim sustavima, (3) Roadmap: fokusira se na epigenomske podatke kako bi

se razumljela epigenetska regulacija gena, (4) fruitENCODE: enciklopedija elemenata DNK-a za određene vrste voća. Projekt ENCODE nastavlja se i dalje. U veljači 2017. godine pokrenut je novi krug financiranja s ciljem daljnjeg proširenja opsega projekta. Novi fond od 126 milijuna USD omogućuje raznim timovima diljem svijeta da nastave istraživanja i dublje razumijevanje funkcionalnih elemenata ljudskog genoma.

Kontroverza vezana uz ENCODE odnosi se na spor oko interpretacije rezultata projekta, posebice tvrdnji o funkcionalnosti većeg dijela ljudskog genoma. ENCODE je 2012. godine objavio da je 80% ljudskog genoma funkcionalno (ENCODE Project Consortium 2012, 57), što je izazvalo burne rasprave u znanstvenoj zajednici. Kritičari, uključujući istaknute genetičare i bioinformatičare, tvrdili su da ENCODE koristi preširoku definiciju funkcionalnosti. Naime, ENCODE je funkcionalne elemente definirao na temelju bilo kakve biokemijske aktivnosti, poput vezanja proteina ili metilacije DNK-a, bez obzira na to ima li ta aktivnost stvarnu biološku važnost. Kritičari su tvrdili da bi pravi funkcionalni elementi trebali imati jasnu ulogu u regulaciji ili ekspresiji gena.

Drugim riječima, prisutnost biokemijske aktivnosti ne znači nužno da je taj dio genoma funkcionalno značajan. Na primjer, mnoge aktivnosti mogu biti slučajne ili bez utjecaja na fenotip organizma. Kritika prvenstveno dolazi od autora koji smatraju kako su funkcionalni dijelovi genoma oni koji su evolucijski konzervirani ili očuvani. Evolucijska je očuvanost, prema takvom gledištu, pokazatelj funkcionalne važnosti jer važni elementi imaju tendenciju da ostanu nepromijenjeni kroz evoluciju. Drugim riječima, pretpostavlja se da ih nepromijenjenima održava prirodna selekcija. Dodatno, neki su znanstvenici kritizirali metodologiju i način na koji su podaci interpretirani, tvrdeći da ENCODE nije dovoljno razmatrao kako bi se njihovi rezultati zapravo mogli interpretirati i na značajno drugačiji način.

Ovdje se nećemo baviti kritikom metodologije i interpreta-

cije podataka, već raspravom o tome koja je ispravna definicija funkcionalnog genomskeg elementa. Pogledajmo prvo pažljivo tvrdnje koje je iznio konzorcij ENCODE-a, a zatim ćemo razmotriti kritike koje su uslijedile i odgovor zastupnika ENCODE-a. Konzorcij ENCODE-a definirao je funkcionalni element kao „diskretnu regiju genoma koja kodira definiran proizvod (npr. protein) ili reproduktivni biokemijski potpis, poput transkripcije ili specifične strukture kromatina” (Lindblad-Toh i sur. 2011, 1). U obrazloženju se tvrdi kako je općeprihvaćeno kako takvi potpisi (pojedinačno ili u kombinaciji) ukazuju na genomske sekvence s važnim funkcijama. Ovako konzorcij ENCODE-a sažima svoje rezultate: „Projekt Enciklopedija elemenata DNK-a (ENCODE) sustavno je mapirao regije transkripcije, asocijacije transkripcijskih faktora, strukture kromatina i modifikacije histona. Ovi podaci omogućili su nam da dodijelimo biokemijske funkcije za 80% genoma, posebno izvan dobro proučenih regija koje kodiraju proteine“ (ENCODE Project Consortium 2012, 57).

Neki su komentatori ovo tumačili kao negiranje postojanja „otpadnog DNK-a“ (engl., *junk DNA*). „Otpadni DNK“ termin je koji se koristi za opisivanje dijelova genoma koji ne kodiraju proteine i za koje se dugo smatralo da nemaju funkcionalnu ulogu. Dodatno, smatralo se kako je većina ljudskog genoma sačinjena od otpadnog DNK-a te da se radi o beskorisnim dijelovima koji nemaju nikakvu funkciju, otkuda i naziv *junk* ili otpad na hrvatskom. Neki su autori interpretirali rezultate ENCODE-a vezane za moguće nepostojanje otpadnog DNK-a kao izuzetno važne, toliko važne da će se znanstveni udžbenici morati ponovno pisati (usp. Pennisi 2012). Upravo takvo iznenađujuće veliko povećanje procjena izazvalo je značajne kritike cjelokupnog projekta. Velik dio kritika fokusira se upravo na filozofski aspekt ovog pitanja. Drugim riječima, optužba prema zastupnicima projekta ENCODE glasi: koristite pogrešnu filozofsku teoriju funkcija.

Naime, mnogi kritičari smatraju kako se postotak funkcionalnosti genoma treba procjenjivati na osnovi jakog etiološkog

pristupa funkcijama (usp., primjerice, Graur i sur. 2013; Doolittle 2013). Upravo je takva tvrdnja u skladu s gore iznesenim gledištem kako se funkcionalni dijelovi genoma nalaze u konzerviranim regijama koje su očuvane selekcijom. Ako dio genoma nije pod selekcijskim pritiscima, vjerojatno će biti izmijenjen mutacijama. Problem s ENCODE-ovim procjenama funkcionalnosti genoma je u tome što nema dovoljno konzerviranog DNK-a kod ljudi da bi se podržala tvrdnja o 80% funkcionalnosti. Tako da zasigurno nema temelja za tvrdnju da je 80% genoma funkcionalno ako prihvaćamo jaki etiološki pristup. Prema nekim procjenama, otprilike 5 – 10% našeg genoma je konzervirano (usp., primjerice Lindblad-Toh i sur. 2011).

Sada ćemo detaljnije razložiti kritike koje su iznesene nakon objave rezultata projekta ENCODE 2012. godine. Glavna optužba zastupnicima projekta ENCODE jest da koriste pojam biološke funkcije na način da uključuje i ono što ne bismo standardno smatrali funkcijom. Graur i suradnici (2013) navode kako zastupnici ENCODE-a ne razlikuju biološki značajno, evolucijsko shvaćanje bioloških funkcija od pojma funkcija kao uzročnih uloga. Oni dalje navode kako upotreba pojma funkcija kao uzročnih uloga vodi bizarnim posljedicama u biološkim istraživanjima. Primjerice, može slijediti da je funkcija srca dodavanje 300 grama težini organizma, proizvodnja različitih zvukova i slično. S obzirom na to da barem u filozofskoj literaturi pojam funkcija kao uzročnih uloga nije tako olako odbačen nećemo se dalje baviti ovakvom, relativno nedobronamjernom interpretacijom ove teorije.⁴³ Graur i suradnici smatraju kako jaki etiološki pristup nudi jasnu metodu za pripisivanje funkcija sekvencama

43 Naime, čak i Cummins (1975) uvodi barem istraživačke interese kao dodatna ograničenja na pripisivanje funkcija, što bi, vjerujemo, isključilo pripisivanje srcu funkcije dodavanja 300 grama organizmu kao relevantno za bilo koje znanstveno istraživanje. Napomenimo ovdje kako se generalno slažemo s gledištem da teorija funkcija kao uzročnih uloga nije adekvatna za pripisivanje funkcionalnosti genomskim elementima. Kasnije u tekstu ćemo argumentirati u prilog tog gledišta.

DNK-a na razini genoma. Dakle, samo za one segmente DNK-a za koje imamo dokaze da ih je odabrala prirodna selekcija može se tvrditi da su funkcionalni, a način da ih identificiramo je praćenje evolucijski konzerviranih regija.

Želimo ovdje istaknuti kako smatramo uvjerljivijima kritike autora koji smatraju kako je pojam funkcije u projektu ENCODE korišten na toliko relaksiran način da ga ne mogu zahvatiti ni etiološka, ni teorija uzročnih uloga (Doolittle 2013; Elliott, Linquist i Gregory 2014). Projekt ENCODE pretpostavlja da je za pripisivanje funkcionalnosti segmentu DNK-a dovoljno da je ispunjen jedan od sljedećih uvjeta: da je transkribiran, da je povezan s modificiranim histonom, da je smješten u području otvorenog kromatina, da veže transkripcijski faktor, ili da sadrži metilirani CpG dinukleotid. Gore spomenuti autori navode kako bismo ovakve slučajeve bolje opisali koristeći termin aktivnost ili samo učinak. Dakle, ne radi se o problemu određenog suviše liberalnog shvaćanja funkcija, već zapravo uopće ne možemo govoriti o funkcijama, neovisno o tome koji pojam funkcija podrazumijevamo.⁴⁴ Primjerice, Elliot i suradnici (2014) smatraju kako način na koji predstavnici projekta ENCODE koriste pojam funkcije zapravo briše razliku između pojma funkcije i učinka.

Sami predstavnici ENCODE-a (Lindblad-Toh i sur. 2011, 1) navode kako gornji uvjeti za pripisivanje funkcionalnosti predstavljaju određene biokemijske aktivnosti koje mogu biti povezane sa specifičnim funkcijama unatoč tome što nam ono što trenutno znamo ne dopušta proglašavanje „ultimativnih bioloških uloga, funkcija ili mehanizama“. Dakle, i oni sami rade određenu razliku između onoga što nazivaju biokemijskim funkcijama od „ultimativnih“ uloga ili funkcija. Dodatno, u svojem odgovoru na kritike navode kako treba prihvatiti pluralistički pristup u pogledu metoda kojima detektiramo funkcije. Osim toga, smatraju

44 Naravno, postoje autori koji smatraju da se pojam funkcija može odnositi i samo na aktivnosti ili učinke. Sjetimo se rasprave o četiri pojma funkcija iz drugog poglavlja koje razmatra Wouters (2003).

kako njihov pristup identificira genomske elemente koji su funkcionalni i prema jakom etiološkom pristupu i prema pristupu uzročnih uloga.⁴⁵ To je važno jer je varijacija i u jednim i u drugima povezana s ljudskim osobinama i sklonostima bolesti. No, činjenica da njihov pristup može identificirati i funkcije u etiološkom smislu ne predstavlja odgovor na problem da (1) funkcije u smislu uzročnih uloga nisu zapravo funkcije koje nas zanimaju u genomici (slično tvrdnji Graura i suradnika) te (2) da je upotreba pojma funkcija toliko široka da zapravo ne zahvaća pojam funkcija ni u jednom smislu.

Stavit ćemo naglasak na tvrdnju predstavnika ENCODE-a da su važne funkcije u smislu uzročnih uloga povezane s ljudskim osobinama i sklonošću bolestima. Naime, s obzirom na to da većina kritičara projekta ENCODE zastupa jaki etiološki pristup, vrlo je važno razmotriti razloge za smatrati da takav pristup ipak nije zadovoljavajući. Postojanje genomskih elemenata koje bismo smatrali funkcionalnima u kontekstu medicinskih istraživanja ljudskih bolesti, a koji potencijalno ne mogu biti zahvaćeni jakim etiološkim pristupom predstavljaju zanimljiv izazov. Ako jaki etiološki pristup nema odgovor na njega, znači da ga moramo odbaciti ili barem oslabiti. Dakle, koje bi to mogle biti važne funkcije u smislu uzročnih uloga koje projekt ENCODE otkriva/opisuje?

S obzirom na to da sami zastupnici ENCODE-a ne razrađuju svoju gore spomenutu tvrdnju, ovdje ćemo razmotriti rad Germaina i suradnika (2014), koji nude analizu tvrdnji zastupnika projekta ENCODE te određenu vrstu obrane načina na koji ENCODE koristi pojam funkcija. Prema njihovoj interpretaciji, tvrdnja o 80% funkcionalnog dijela genoma odnosi se na činje-

⁴⁵ Čini se da ovime ne žele reći kako su genomski elementi koji su klasificirani kao funkcionalni zapravo funkcionalni prema obje teorije funkcija. Tvrdnja bi se, prema našem čitanju, trebala interpretirati kao da se želi reći da su neki od identificiranih elemenata funkcionalni prema jednoj, a neki prema drugoj teoriji.

nicu da je 80% genoma uključeno u biokemijske aktivnosti te je stoga vrlo vjerojatno da će imati određenu uzročnu ulogu u pojedinim fenomenima koji su interesantni u biomedicinskim istraživanjima. Dakle, zastupnici ENCODE-a zapravo funkcionalnim nazivaju one dijelove genoma za koje možemo reći da je vjerojatno da imaju funkciju. Drugim riječima, ono što se u rezultatima projekta ENCODE naziva biokemijskom funkcijom možemo smatrati tek naznakom mogućih funkcija.

Ako je ovakva interpretacija točna, onda se problem upotrebe termina „funkcija“ zapravo svodi na terminološko pitanje. Zastupnici ENCODE-a zapravo ni sami ne smatraju sve te dijelove funkcionalnima, već je samo moguće da se neke od tih biokemijskih aktivnosti (ili, njihovih rječnikom, funkcija) ispostave funkcionalnima. No, Germain i suradnici nude daljnju obranu gledišta kako je teorija funkcija kao uzročnih uloga najprikladnija za potrebe projekta ENCODE. Oni smatraju kako su sve atribucije funkcija zapravo temelje na teoriji funkcija kao uzročnih uloga, čak i one koje bi se standardno smatrale etiološkim funkcijama. Sjetimo se kako se ovakvo gledište poklapa i s određenim varijantama etioloških teorija koje također prihvaćaju funkcijsku analizu temeljenu na teoriji uzročnih uloga, ali dodatno uvode i evolucijska ograničenja (sjetimo se Griffithsove, Bullerove i naše umjerene etiološke teorije). Ono što dodatno tvrde Germain i suradnici jest da funkcije relevantne za biomedicinska istraživanja ne moraju biti evolucijski ograničene. Ono što čini osobinu funkcionalnom jest činjenica da igra uzročnu ulogu u unaprijed definiranom sustavu, a ne da je dotični sustav evolucijski značajna jedinica.

Sada je potrebno razmotriti moguće razloge za ideju da evolucijska ograničenja koja nude etiološke teorije nisu zadovoljavajuća za pripisivanje funkcionalnosti genomu, posebice u kontekstu biomedicinskih istraživanja koja ističu kako zastupnici projekta ENCODE, tako i Germain i suradnici. Naime, zaista se čini da je jaki etiološki pristup prezahtjevan i da postoje primje-

ri osobina ili njihovih aktivnosti koje bismo smatrali biološkim funkcijama, a koje takav pristup ne može zahvatiti. Ovdje ćemo se prisjetiti takvih primjera koje smo već spominjali pri uvođenju i razradi teorija alternativnih jakom etiološkom pristupu, ali će naši primjeri u ovome dijelu biti ograničeni na pripisivanje funkcionalnosti genomskim elementima.

Na primjer, genomske osobine koje obavljaju neku korisnu aktivnost za organizam, ali za koje nije bilo varijacije na koju bi selekcija mogla djelovati; ili slučajeve u kojima je osobina nastala kroz neutralni proces i slučajno počela doprinositi fitnessu organizma koji je posjeduju. Sjetimo se, standardno čitanje jakog etiološkog pristupa podrazumijeva da su funkcionalne one osobine na koje je djelovala pozitivna selekcija, to jest, one koje su doprinjele diferencijalnom preživljavanju i reprodukciji organizama koji ih nose. No u molekularnoj biologiji i genomici mogućnost neutralnog fiksiranja određenih osobina još je značajnija i o njoj se na molekularnoj razini u puno većoj mjeri raspravlja. U nastavku ćemo navesti par teorija koje su relevantne u takvim vrstama rasprava.

Neutralna teorija molekularne evolucije, koju je predložio Motoo Kimura (1968), tvrdi da većina evolucijskih promjena na molekularnoj razini nije uzrokovana prirodnom selekcijom već genskim driftom neutralnih mutacija. Prema ovoj teoriji, većina genskih varijacija u populaciji neutralna je ili gotovo neutralna u smislu njihovog učinka na preživljavanje i reprodukciju organizma. Neutralne mutacije su one koje ne daju nositeljima nikakvu selektivnu prednost ili nedostatak. Kimura je sugerirao da, iako prirodna selekcija igra ključnu ulogu u evoluciji morfoloških i fizioloških osobina, na molekularnoj razini (poput DNK-a i proteina) neutralne mutacije i genski drift imaju veću ulogu. Teorija naglašava da se većina evolucijskih promjena događa slučajno, a ne kroz selektivne procese. Ovo objašnjava visoku razinu genetske raznolikosti unutar populacija i relativno konstantne stope molekularnih evolucijskih promjena.

Zatim, teorija skoro neutralne molekularne evolucije, koju razvija Tomoko Ohta (1973) proširuje neutralnu teoriju molekularne evolucije. Ohta je uočila da mnoge mutacije nisu potpuno neutralne, već imaju vrlo male selekcijske učinke, koji mogu biti blago štetni ili korisni. Ova teorija pretpostavlja da su evolucionijske promjene često vođene mutacijama koje su gotovo neutralne u selekcijskom smislu. Skoro neutralne mutacije imaju takve male učinke na fitnes organizma da ih prirodna selekcija teško može eliminirati ili fiksirati u malim populacijama, dok u velikim populacijama njihova sudbina može biti podložnija genskom driftu. Teorija naglašava da je učinak tih mutacija ovisan o veličini populacije: u manjim populacijama genski drift može prevladati, dok u većim populacijama selekcija ima značajniji utjecaj. Ova teorija pomaže objasniti promatrane razlike u stopama molekularne evolucije među različitim vrstama i genima, kao i razinu genske varijabilnosti unutar populacija. Teorija „skoro neutralne evolucije“ (engl. *nearly neutral theory*) naglašava važnost oba procesa, selekcije i drifta, te njihovu interakciju u oblikovanju genske strukture populacija kroz vrijeme.

Konstruktivna neutralna evolucija (engl. *constructive neutral evolution*) najrecentnija je teorija koja objašnjava kako kompleksne biološke strukture i funkcije mogu nastati putem neutralnih mutacija i genetičkog drifta, bez potrebe za pozitivnom selekcijom (usp. Stoltzfus 1999). Ova teorija naglašava da se biološka složenost može povećati kroz akumulaciju neutralnih ili gotovo neutralnih promjena. Prema teoriji konstruktivne neutralne evolucije, neutralne mutacije koje same po sebi nemaju značajan utjecaj na fitnes organizma mogu postati integrirane u postojeće biološke mreže i strukture. Tijekom vremena, ove mutacije mogu dovesti do novih interakcija između molekula i proteina, čime se stvaraju složenije biološke funkcije i strukture. Važno je da se te neutralne promjene mogu akumulirati bez selekcijskog pritiska sve dok ne postanu korisne u određenom kontekstu. Na primjer, proteini mogu steći dodatne interakcije ili funkcije koje nisu bile

izravno selekcionirane, ali koje kasnije postaju funkcionalne kroz promjene u genskom kontekstu ili okolišu. Konstruktivna neutralna evolucija pruža važan okvir za razumijevanje kako biološka složenost može nastati bez direktnog selekcijskog pritiska.

Naravno da možemo raspravljati o tome koliki utjecaj imaju neutralne promjene na razvoj paradigmatičkih bioloških funkcija, ali za naše potrebe dovoljno je da postoje određeni slučajevi koje opisuje konstruktivna neutralna evolucija kako bismo pokazali da je jaku etiološku teoriju potrebno oslabiti. *Prvo*, kako smo već argumentirali (Brzović i Šustar 2020), naša umjerena teorija može zahvatiti slučajeve koje opisuje konstruktivna neutralna evolucija jer dopuštamo da je za pripisivanje funkcionalnosti određenom genomskom elementu dovoljno da na njega djeluje negativna selekcija. Ono što je zanimljivo u molekularnoj biologiji jest da se kroz različite metode i pristupe pokušava mjeriti djelovanje negativne selekcije analizom sekvenci DNK-a. Negativna selekcija uklanja štetne mutacije koje smanjuju fitnes organizma te tako održava funkcionalne genomske regije stabilnima kroz generacije. Spomenimo ovdje samo dvije metode, usporedbu genskih sekvenci između različitih vrsta i unutar iste vrste kako bi se analizirao stupanj konzervacije o kojem smo već nešto govorili te omjer nesinonimnih i sinonimnih mutacija. Sinonimne mutacije su koje ne mijenjaju aminokiselinski sastav proteina i obično su neutralne. Nesinonimne mutacije mijenjaju aminokiselinski sastav proteina i mogu biti štetne, neutralne ili rijetko korisne. Rezultat eliminacije nesinonimnih mutacija sugerira da protein ima važnu funkcionalnu ulogu koja je očuvana kroz evoluciju djelovanjem negativne selekcije.

Drugo, kao što argumentiramo u prethodnom poglavlju, akumulacija određenih neutralnih promjena i bez selekcijskog pritiska može se već smatrati funkcionalnom barem u nekom minimalnom stupnju. Naime, ako takve promjene postanu integrirane u postojeće biološke mreže i strukture kao što to tvrdi konstruktivna neutralna evolucija, onda se njihov pozitivan

doprinosu fitnessu već može smatrati funkcionalnim iako na njih još nije djelovala prirodna selekcija, već one na neki način ovise o drugim strukturama koje su pod selekcijskim djelovanjem. U našem ranijem radu (usp. Šustar i Brzović 2014) opisali smo primjer proteina koji stalno doprinosi dinamičkom toku unutar jezgre stanice. No, taj je protein originalno sintetiziran u organizmu (populaciji organizama) zbog drugačijeg uzročnog doprinosa. Naime, proizveo ga je gen odgovoran za određenu metaboličku aktivnost, a slučajno je povoljan i za sustav dinamičkog toka. U objašnjavanju fiksacije odgovarajućeg gena možemo se pozvati na dva modela: (1) selekcionističke modele, prema kojima je selekcija odgovorna za fiksaciju ili (2) eksplanatorni model Dykhuizen-Hartl učinka, koji tvrdi da prvotno neutralna mutacija kasnije postaje povoljna zbog promjene u okolišu. U našoj umjerenoj etiološkoj teoriji ovu osobinu možemo smatrati funkcionalnom u oba modela, bez obzira na pitanje koji je uzrok odgovoran za fiksaciju osobine. Dakle, čak i prema neutralističkom modelu, osobina je funkcionalna jer je postala povoljna u novom okolišu i time doprinosi fitnessu organizma koji je posjeduje.

Ovdje smo tvrdili kako mogućnost neutralnog fiksiranja određenih osobina koje doprinose fitnessu postavlja dovoljan problem za jaki etiološki pristup da bismo se opredijelili za njegovo oslabljivanje, a naša umjerena etiološka teorija upravo to čini. No, potrebno je razmotriti mogućnost da takva vrsta oslabljivanja nije dovoljna te, kao što to smatraju Germain i suradnici, zapravo trebamo odustati od etiološkog pristupa kao jedinog shvaćanja funkcionalnosti genomskih elemenata. Ako se pokaže da postoje neke funkcije u smislu uzročnih uloga koje ni umjerena etioloških teorija, ni druge varijante slabih etioloških teorija, ne mogu zahvatiti, moramo pustiti prostora i za funkcije kao uzročne uloge. Stoga ćemo u sljedećem odjeljku razmotriti upravo takvu mogućnost kroz analizu mogućih prigovora umjerenoj etiološkoj teoriji kao rješenju problema funkcionalnosti genomskih elemenata.

4.2 Prigovori umjerenoj etiološkoj teoriji u raspravi o funkcijama ENCODE-a

Germain i sur. (2014.) smatraju kako naglasak etioloških pristupa na preživljavanju i reprodukciji zanemaruje činjenicu da to nisu jedina značajna objašnjenja za znanosti o životu. U medicini je, prema njihovom mišljenju, često važnije utvrditi što *trenutno* doprinosi dobrobiti pacijenta, a to ne mora nužno biti vezano samo uz preživljavanje i reprodukciju. Iako naša teorija može zahvatiti trenutni doprinos fitnessu organizama, ona sigurno ne zahvaća trenutni jednokratni doprinos fitnessu organizma. No, tu smatramo kako nismo u problemima jer jednokratni slučajni doprinos fitnessu organizma ne bismo ni u kojem slučaju mogli proglasiti funkcijom, upravo zato što ne ispunjava jedan o temeljnih uvjeta – ne možemo razlikovati funkciju od slučajnosti.

No, razmotrimo pobliže drugi dio tvrdnje Germaina i suradnika (2014), a to je da doprinos ne treba nužno biti fitnessu organizama, tj. preživljavanju i reprodukciji, već može biti i njihovoj dobrobiti (engl. *wellbeing*). Ovo je važna tvrdnja jer fokus isključivo na preživljavanju i reprodukciji zaista ne iscrpljuje sve pozitivne učinke koje određeni genomske elementi mogu imati na organizam. Problem ovdje nastaje, prema našem gledištu, u preuskom shvaćanju različitih komponenti koje čine fitness organizma. Ovo se posebice odnosi na komponentu preživljavanja, koju ne treba svoditi na puko održavanje na životu, već na činjenicu da različiti faktori mogu doprinositi kvaliteti života, a time i dugovječnosti organizma. Takvi faktori se prema našem gledištu mogu podvesti pod ono što Germain i suradnici nazivaju dobrobiti organizma. Naravno, bez ulaženja u daljnju raspravu o pojmu dobrobiti koja je elaborirana i razgranata, moramo se ograničiti na shvaćanje dobrobiti organizma u isključivo biološkom smislu. Ne zato što bismo zastupali takvo gledište na pojam dobrobiti, već zato što smatramo da jedino takav pojam može biti relevantan u sklopu rasprave o pripisivanju bioloških funkcija.

Stoga, da zaključimo, ili takvom pojmu nema mjesta u raspravi o biološkim funkcijama ili, ako ima, on mora biti iscrpljen pozivanjem na određene biološke činjenice o organizmima te bismo ga onda bili skloni smatrati komponentom fitnesa.

S druge strane, Brunet i suradnici (2021) upućuju prigovor našoj umjerenoj etiološkoj teoriji i njezinoj primjeni na funkcionalnost genoma ističući kako doprinos fitnesu ne može sam po sebi biti dovoljan za pripisivanje funkcije. No, osim što navode kako doprinos fitnesu nije dovoljan za pripisivanje funkcionalnosti, s čime se u potpunosti možemo složiti, dodatno tvrde kako za pripisivanje funkcije nekom genomskom elementu nije dovoljno ni da na njega djeluje negativna selekcija. Ovdje dolazimo do pitanja kojim smo se već bavili u prethodnom poglavlju, a to je smatraju li zastupnici jakog etiološkog gledišta da je djelovanje bilo koje vrste selekcije dovoljno za pripisivanje funkcije. Tada smo konstatali kako je prema autorima kao što je Garson (2019) djelovanje negativne selekcije sasvim dovoljno za pripisivanje funkcionalnosti. No, sada vidimo kako ovakvo gledište nije jedinstveno među zastupnicima jakog etiološkog pristupa.⁴⁶

Brunet i suradnici smatraju kako oslabljivanje jakog etiološkog pristupa na način da se djelovanje negativne selekcije uzme kao jednako relevantno za utemeljenje pripisivanja funkcionalnosti u krajnjoj liniji vodi ka gledištu na biološke funkcije koje je nedarvinističko. Smatraju kako prema našoj umjerenoj etiološkoj teoriji pozitivna prirodna selekcija ne igra nužno kreativnu ulogu u stvaranju kompleksnih adaptacija. Upravo je glavna tvrdnja darvinizma, navode Brunet i suradnici, kako kompleksne adaptacije pomažu organizmima da preživljavaju i reproduciraju se, a njih barem dijelom oblikuje pozitivna selekcija (Brunet, Doolittle i Bielawski 2021, 128). Kao odgovor na ovakvu vrstu kritike možemo samo navesti kako tvrdnja da je djelovanje negativne selek-

46 Napomenimo kako većina zastupnika jakog etiološkog pristupa ne raspravlja o ovome problemu.

cije dovoljno za pripisivanje funkcije ne znači da funkcionalne osobine nastaju *jedino* negativnom selekcijom. Nitko u trenutnoj raspravi o kontroverzi ENCODE-a ne spori da postoje funkcije koje su nastale pozitivnom selekcijom, već je upravo zanimljivo pitanje što je s osobinama koje nisu tako nastale, a skloni smo im pripisati funkcionalnost. Optužba Bruneta i suradnika dodatno je iznenađujuća jer u radu iz 2014. (usp. Šustar i Brzović 2014) argumentiramo, kontra Cummins (2002), kao što smo već opisali u prethodnom poglavlju, kako je pozitivna selekcija važan faktor za pripisivanje funkcija.

Brunet i suradnici smatraju da, ako je „etiologija“ vezana uz podrijetlo (engl. *origin*) nastanka neke osobine, umjerena etiološka teorija nije zapravo etiološka u pravom smislu te riječi. Ovdje se već jasno vidi razlika između našeg gledišta na funkcije i gledišta Bruneta i suradnika. Naime, kao što smo već naveli u prethodnom poglavlju, smatramo kako se „etiologija“ u našoj etiološkoj teoriji odnosi na to kako je pripisivanje funkcije zapravo objašnjenje toga zašto određena osobina postoji u populaciji. To može biti i često jest ujedno i objašnjenje toga kako je ona originalno nastala, ali naravno ne mora to biti. Kao što smo već vidjeli, i kao što su prvotno to istaknuli zastupnici teorije nedavne prošlosti, određena osobina mogla je nastati zbog jedne vrste doprinosa, a kasnije preuzeti neku drugu važnu ulogu i biti selekcijski trenutno održavana zbog te druge uloge. Smatramo kako je njezina funkcija *sada* upravo ova druga uloga, iako ona nije zbog nje nastala. Dakle, prema našem gledištu, pripisivanje funkcije ne podrazumijeva nužno *potpuno* objašnjenje toga zašto je određena osobina „tu“ tj. ono koje podrazumijeva cijelu uzročnu priču od njezinog prvotnog nastanka do trenutne situacije. Naravno da su takva objašnjenja važna i zanimljiva, no jednostavno smatramo kako nam pripisivanje funkcije ne mora nužno pružiti takva objašnjenja, već primarno objašnjenja koja se tiču recentnijeg održavanja dane osobine selekcijom.

Nadalje, Brunet i suradnici smatraju kako je problem umjerenе etiološke teorije to što ne može razlikovati osobine koje su nastale neutralnim procesima, a čija bi eliminacija bila fatalna za organizam, od funkcionalnih osobina. Navode kako doprinos fitnessu kao kriterij ne može razlikovati između funkcije i učinka, što bi značilo da naša teorija zapada u slične probleme kao i zastupnici projekta ENCODE. Dodatno, navode kako naša umjerenа etiološka teorija izjednačava osobine koje doprinose fitnessu organizama s osobinama koje održava negativna selekcija. Kao odgovor na ovakvu vrstu kritika ne preostaje nam ništa drugo nego ponoviti ono što je već rečeno, a to je kako je za pripisivanje funkcionalnosti potreban *i* doprinos fitnessu *i* (barem) održavanje kroz negativnu selekciju.⁴⁷ Dakle, osobine koje ne doprinose fitnessu, a pod djelovanjem su negativne selekcije ne smatramo funkcionalnima. Dodatno, sam doprinos fitnessu nije dovoljan za pripisivanje funkcionalnosti. Već smo ranije naveli kako je potrebno da osobina stabilno i opetovano doprinosi fitnessu, čime se isključuju slučajni doprinosi i radi jasna razlika između funkcije i bilo koje učinka koji osobina može imati.

Mogli bismo jednostavno zaključiti kako se ne slažemo s Brunetom i suradnicima u vezi toga što možemo smatrati funkcionalnim i koji je dio genoma funkcionalan, no smatramo kako je važno navesti kako naše gledište prema kojemu bismo dijelovima genoma koje su pod negativnom selekcijom i doprinose fitnessu pripisali funkcionalnost nije čudno i jedinstveno u literaturi. Naime, Linquist i suradnici (2020), među kojima je i Ford Doolittle, koji je također jedan od koautora gore analiziranog rada Bruneta i suradnika (2021), predlažu kako trebamo razlikovati dva različita pojma funkcija u genomici: održavalačke funkcije (engl. *maintenance functions*) i funkcije podrijetla (engl. *origin*

⁴⁷ Ovdje nećemo dalje razmatrati činjenicu da naša teorije dopušta dodatno oslabljivanje etiološkog pristupa navodeći kako određene osobine mogu imati stupanj funkcionalnosti i prije nego što negativna selekcija počne na njih djelovati. Time se detaljno bavimo u sljedećem odsječku.

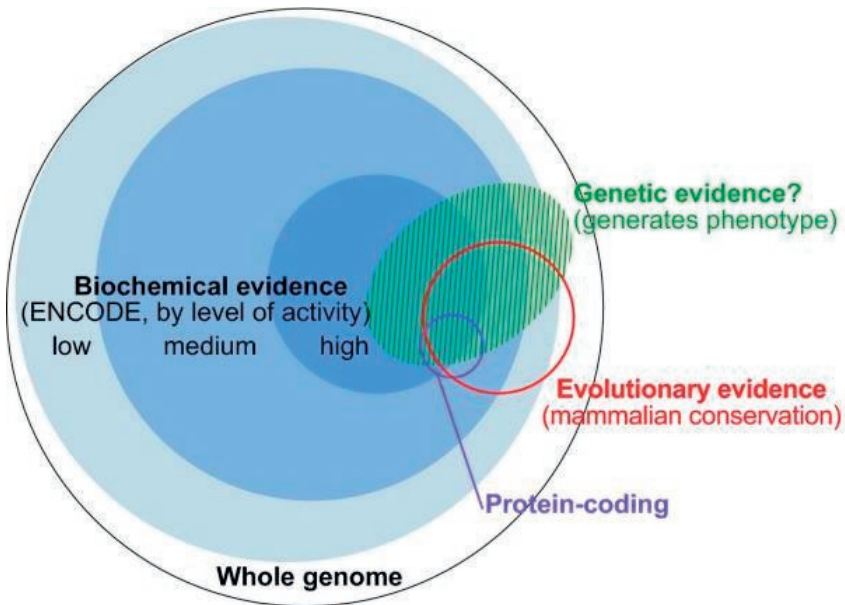
functions). Održavalačke funkcije pripisujemo osobinama koje imaju pozitivan doprinos fitnessu i pod negativnom su selekcijom, a funkcije podrijetla pripisujemo osobinama koje su nastale pozitivnom selekcijom zbog pozitivnog učinka koji sad nazivamo funkcijom podrijetla. Linquist i suradnici smatraju kako ignoriranje ove distinkcije vodi panadaptacionizmu, gledištu prema kojem su uvjerljiva neadaptivna objašnjenja nastanka određenih genomskih elemenata zanemarena. Stoga, njihova je preporuka, kada pripisujemo funkciju genomskim elementima, uvijek naglasiti o kojoj se vrsti funkcije radi.

Smatramo kako je ovaj pokušaj uvođenja dvije vrste funkcija zapravo pokazatelj kako i autori (ili barem neki od njih) koji argumentiraju protiv naše umjerene etiološke teorije, zapravo priznaju kako su osobine pod negativnom selekcijom zapravo funkcionalne, unatoč tome što ih nazivaju održavajućim funkcijama. Naše je gledište kako ovo uvođenje dodatnih distinkcija nepotrebno komplicira raspravu o funkcijama u genomici. Jasno je kako su Linquist i suradnici skloni smatrati osobine pod negativnom selekcijom funkcionalnima, a jedini razlog protiv toga jest mišljenje kako ćemo time potencijalno zamijeniti takve osobine onima koje su nastale kao rezultat pozitivne selekcije. No, takva vrsta zamjene može se dogoditi samo onima koji zastupaju jaki etiološki pristup koji ne dopušta da su osobine pod negativnom selekcijom funkcionalne u pravom smislu. Iz perspektive umjerenog etiološkog pristupa nema razloga za takvu vrstu pogrešnog pripisivanja.

Ovdje se ponovno moramo vratiti na tvrdnju kako prema našem gledištu pripisivanje funkcije ne mora ponuditi potpuno objašnjenje toga kako je osobina nastala, već samo objašnjenje zašto je ona trenutno tu. To ne znači da objašnjenja koja nam nude cijeli povijesni uzročni lanac nastanka neke osobine nisu zanimljiva i relevantna. To znači jedino da je previše tražiti od funkcijskih iskaza da uvijek nude takvu vrstu objašnjenja. Ovdje dolazimo do razlikovanje između pojma funkcije i adaptacije

(u klasičnom smislu). Prema umjerenoj etiološkoj teoriji funkcija, ne trebaju sve funkcionalne osobine ujedno biti i adaptacije. Čudno je takvoj poziciji zamjerati panadaptacionizam, kao što to naši kritičari čine. Dodatno, ako smatramo kako su i osobine koje se održavaju negativnom selekcijom u određenom smislu funkcionalne, izgleda da je naše rješenje jednostavnije: jednostavno sve takve osobine smatramo funkcionalnima, bez potrebe za uvođenjem dodatne terminologije.

Zaključno, kako bismo još zornije pojasnili svoje stajalište, ali i druga gledišta u raspravi, uzmimo ilustraciju iz publikacije zastupnika projekta ENCODE Kellis *et al.* (2014).



Ilustracija 1 Udio (potencijalno) funkcionalnih elemenata genoma prema različitim metodama detekcije: biokemijskoj, genetičkoj i evolucijskoj te udio sekvenci koje kodiraju proteine (preuzeto iz Kellis i sur. 2014.)

Ideja zastupnika projekta ENCODE jest kako nam ovi različiti krugovi zapravo ukazuju na komplementarnu prirodu evolucijske, biokemijske i genetske dokazne građe (engl. *evidence*). Plavi krugovi predstavljaju ono što zastupnici ENCODE-a nazivaju biokemijskom funkcijom, a zapravo se radi o biokemijskim aktivnostima koje mogu ukazivati na potencijalno funkcionalno važne dijelove genoma. Crveni krug predstavlja evolucijsku konzervaciju. Mali ljubičasti krug predstavlja dijelove genome koji kodiraju proteine. Zeleni osjenčani dio predstavlja dio genoma čija promjena dovodi do fenotipske promjene. Zastupnici ENCODE-a koriste ovu ilustraciju kako bi pokazali kako različiti znanstvenici iz različitih disciplina koriste različite metode detektiranja funkcionalnih dijelova genoma. Genetičari koriste primarno ono što je u ilustraciji označeno zelenom bojom i naziva se genetičkim dokaznim materijalom, evolucijski biolozi koriste konzervaciju kao indiciju funkcionalnosti (crveno), a molekularni biolozi koriste različite pristupe te evaluiraju različite i komplementarne dokazne materijale. Temeljna ideja jest da su sva tri pristupa informativna po pitanju biološke značajnosti genomskih elemenata.

Iako je ovdje rasprava postavljena na praktičniji način – ne govorimo specifično o teorijskim pojmovima funkcije, već o metodama za detektiranje potencijalno funkcionalnih elemenata – odabir metode ipak jasno odražava teorijske pretpostavke. Tako da ćemo ovdje pokušati pojasniti na odabir kojih metoda nas obvezuje naša umjerena etiološka teorija. Ne slažemo sa zastupnicima ENCODE-a kako su sve metode relevantne za detektiranje potencijalnih funkcionalnih genomskih elemenata. S obzirom na to da smatramo kako je djelovanje prirodne selekcije važan uvjet za pripisivanje funkcionalnosti, bilo da se radi o negativnoj ili pozitivnoj selekciji, onda je svakako metoda detektiranja evolucijski konzerviranih dijelova genoma relevantna za odrediti koji su dijelovi funkcionalni. No, kao što smo već naveli u odgovoru Brunetu i suradnicima (2021), djelovanje prirodne selekcije nije

dovoljno za pripisivanje funkcionalnosti ako nema doprinosa fitnesu. Sjetimo se ovdje primjera koji oni navode, teorije konstruktivne neutralne evolucije gdje određene elemente održava negativna selekcija i kada nemaju pozitivan učinak na fitnes, ili čak imaju negativan utjecaj (u određenoj ne prevelikoj mjeri).

Osim održavanja kroz prirodnu selekciju potreban je i pozitivan doprinos fitnesu organizama. To nije lako utvrditi, ali u svakom slučaju genetički je pristup dobra početna točka za utvrđivanje takvog doprinosa. To da određena promjena u genomskom elementu vodi k fenotipskoj promjeni prvi je korak za utvrđivanje je li takva promjena nešto što ima pozitivan učinak na fitnes organizma. Tako nešto onda se može utvrditi uspoređujući te podatke s relevantnim činjenicama o okolišu u kojem se organizmi nalaze. U svakom slučaju, kontra prigovora koji dolaze od Bruneta i suradnika (2021), ali i Linquista i suradnika (2020), nije dovoljan samo doprinos fitnesu, ili samo održavanje kroz prirodnu selekciju, već je potrebno oboje. Dakle, funkcionalni elementi genoma nisu u uniji ovih dvaju krugova, već u njihovom eventualnom presjeku. I to ne u cijelom presjeku, već se odnose samo na one elemente za koje je utvrđen (genetičkom metodom) pozitivan doprinos fitnesu.

Nakon što smo iznijeli na kojih način našu etiološku teoriju možemo primijeniti na konkretnu raspravu o tome na koji način odrediti koji su dijelovi genoma funkcionalni,⁴⁸ moramo se sad pobliže pozabaviti drugim pitanjem koje je u prethodnom poglavlju već otvoreno i u određenoj mjeri analizirano. Radi se o pitanju kada novi genomski element možemo početi smatrati funkcionalnim, tj. u kojem mu trenutku možemo pripisati funkcionalnost. Ta se rasprava nadovezuje na ovu prethodnu, ali ju i nadopunjuje na važan način, jer smo dosada govorili kao o funkcionalnima samo o dijelovima genoma koje održava barem

48 Napomenimo ovdje kako nećemo ulaziti u rasprave o samom mogućem postotku funkcionalnih dijelova, ali svakako možemo navesti kako on ne bi trebao u većoj mjeri odstupati od postotka evolucijski konzerviranih dijelova.

negativna selekcija. No u prethodnom poglavlju naveli smo kako dopuštamo i dodatno slabljenje etiološke teorije prema kojemu određeni stupanj funkcionalnosti možemo pripisati čak i prije direktnog djelovanja prirodne selekcije. Smatramo kako ove vrste razmatranja ne utječu u znatnoj mjeri na raspravu o postotku funkcionalnosti genoma, ali mogu biti relevantna za medicinu koja se bavi upravo trenutnim doprinosom određenih genomskih elemenata, pri čemu evolucijska povijest igra manju ulogu od nekih važnih recentnih promjena u genomu (posebice ljudskom).

4.3 Kada genomski element postaje funkcionalan?

Početi ćemo postavljanjem naizgled jednostavnog pitanja: kojem trenutku prethodno nefunkcionalna aktivnost genomskog segmenta postaje funkcionalna? Ovako postavljeno pitanje kao da već podrazumijeva da postoji baš taj neki određeni trenutak u kojem možemo početi pripisivati funkcionalnost. No, već iz teorijskih razmatranja etioloških teorija možemo zaključiti kako stvar nije tako jednostavna. Teško da možemo točno reći – radi se upravo o tom i tom događaju nakon kojeg možemo reći da su osobina, ili ovdje genomski element, funkcionalni. Prema standardnom etiološkom gledištu (ovdje isključujemo Bullerovu teoriju) osobina je funkcionalna kad je rasprostranjena u populaciji zbog djelovanja prirodne selekcije. Čak i ako postoji određeni trenutak kada možemo reći da je ovaj uvjet ispunjen, u praksi će sigurno biti teško navesti o kojem se točno trenutku radi. Prema etiološkoj teoriji tipovima bioloških osobina pripisujemo funkcionalnost na način da lociramo danu osobinu u određenoj evolucijskoj liniji s obzirom na selekcijski pritisak koji djeluje na nju. Bavimo se upravo slučajevima u kojima zapravo nova evolucijska linija još nije formirana ili je tek u procesu formiranja. Zagovornici jakog etiološkog pristupa priznaju da postoji nejasnoća u vezi s tim gdje povući ovu granicu zbog nejasnoće kada

je u vremenu postojala ili nije postojala selekcija (usp. Neander i Rosenberg 2012).

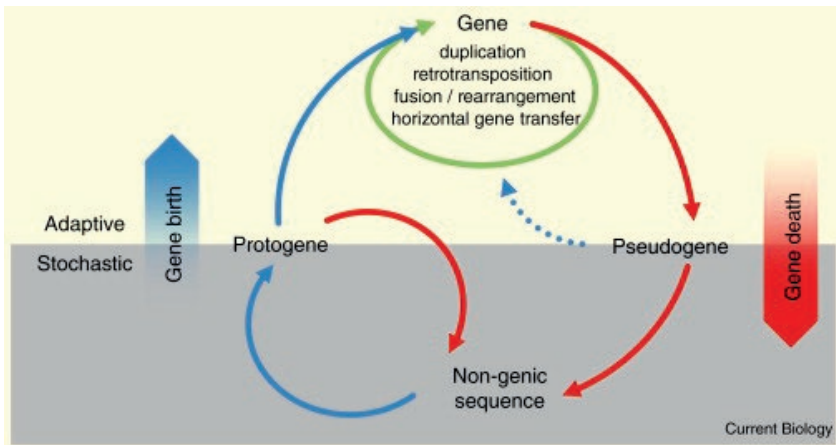
Kao što smo već naveli u prethodnom poglavlju, zastupamo gledište da je pripisivanje funkcionalnosti stupnjevita stvar te da nema točnog trenutka u kojem možemo govoriti o nastajanju nove funkcije. Ovdje to želimo ilustrirati pokazujući upravo na primjeru nastanka novih gena na koji način se postepeno akumuliraju promjene u određenom genomskom elementu koje vode k pripisivanju funkcionalnosti. Naime, genom upravo nazivamo funkcionalni dio genoma te je interesantno pogledati znanstvene teorije o tome kako nastaju novi geni, jer time ujedno imamo i odgovor na pitanje o tome kako nastaju nove funkcije u genomu.

4.4 Teorije nastanka novih gena

Dva glavna odgovora ponuđena su na jedno od najznačajnijih pitanja u molekularnoj i evolucijskoj biologiji: kako geni nastaju i postaju funkcionalni (usp. Tautz 2014)? Ovo fundamentalno biološko pitanje može se odnositi na (1) fenomen nastanka gena u apsolutnom smislu, odnosno kako su prvi geni mogli biti generirani u nekom trenutku (pred)evolucijske prošlosti. Međutim, pitanje koje se ovdje razmatra odnosi se na (2) načine na koje novi geni nastaju u već postojećim genomima. Drugim riječima, kako nastaju u slučajevima u kojima barem neki od strukturnih gena, oni koji proizvode proteine, djeluju kao neovisne biološke jedinice. Preciznije rečeno, naš je fokus na objašnjenju takozvanih „gena bez podrijetla“ (engl. *orphan genes*), odnosno gena koji nemaju prepoznatljive homologne gene u drugim vrstama. Takve sekvence čine do jedne trećine gena u svim genomima, uključujući one bakterija, arheja i faga (usp. Tautz i Domazet-Lošo 2011).

Postoji nekoliko mehanizama putem kojih se stvaraju novi geni. Ti mehanizmi uključuju dupliciranje gena, uvođenje novih prijenosnih (engl. *transposable*) elemenata, lateralni prijenos gena, fuziju gena, cijepanje gena i nastanak *de novo*. Ovdje ćemo

opisati dvije teorije: teoriju nastanka novih gena putem duplikacije te teoriju nastanka gena *de novo*. Fokus ćemo staviti na *de novo* teoriju, ali ćemo prije toga opisati i teoriju nastanka gena putem duplikacije s obzirom na to da se radi o modelu prilično različitom od modela *de novo*. Naime, sve teorije osim teorije *de novo* pretpostavljaju kako novi geni nastaju od već postojećih, „starih“ gena koji dobiju neku novu ulogu i počnu izvršavati novu funkciju. Na teoriji nestanka novih gena putem duplikacije ćemo ilustrirati na koji se način takva vrsta procesa, koji koristi već postojeće resurse u genomu,⁴⁹ može odvijati. U nastavku je ilustracija različitih procesa/mehanizama nastanka novih gena.

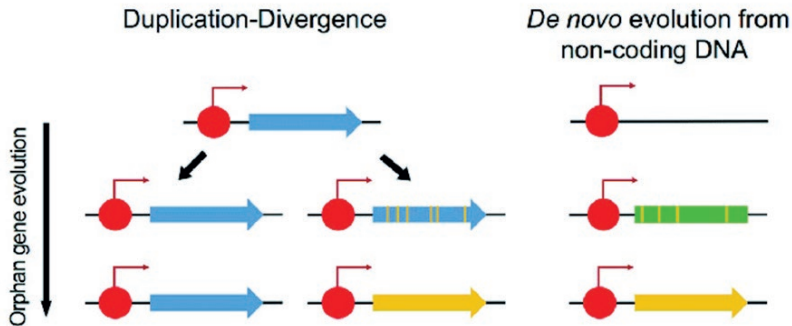


Ilustracija 2: Životni ciklus gena (preuzeto iz Neme i Tautz 2014). U ovoj ilustraciji jasno se može vidjeti kako je većina mehanizama nastanka novih gena gore u žutom području i referira se na nastanak novih gena upotrebom već postojećih „starih“ gena (bilo kroz njihovu duplikaciju, promjenu položaja u genomu, cjepkanjem ili pak spajanjem postojećih gena). No, ispod, u sivom području, vidimo kako je moguće da iz nekodirajuće sekvence, koja se prethodno

49 Prisjetimo se ovdje poznatog članka François Jacoba (1977) u kojem tvrdi kako prirodna selekcija ne funkcionira kao inženjer, već kao „kotlokrpa“ (engl. *tinkerer*), dakle onaj koji krpca lonce i kuhinjsko posuđe idući od kuće do kuće koristeći već postojeće resurse koje ima na raspolaganju.

ne može smatrati genom, može nastati prvo protogen, a zatim i gen kroz ono što se u ilustraciji naziva „rođenje gena“. Dodatno, na ilustraciji se vidi kako se svaka takva sekvencija može u tim procesima vratiti u svoje početno stanje, ali i kako već postojeći geni mogu deteriorirati i prijeći u pseudogene, te u negenske sekvence (proces koji se u ilustraciji naziva „smrt gena“).

Prva teorija, tj. nastanak gena dupliciranjem i divergencijom tvrdi da pretpostavljeni novi gen nastaje iz gena pretka putem procesa dupliciranja ili, kako se to u novijoj znanstvenoj literaturi često naziva, mehanizmom (vidi, npr. Schmitz i Bornberg-Bauer 2017). Budući da novi duplikat gena nije izložen selekcijskim pritiscima, može lakše akumulirati promjene te potencijalno završiti: (i) kao pseudogen, tj. gen koji nalikuje genu pretku, ali zbog mutacija više ne proizvodi funkcionalne proteine; (ii) može se subfunkcionalizirati u odnosu na funkciju pretka, tj. gen predak i njegov duplikat dijele izvornu funkciju pretka na način da svaki jednim dijelom doprinosi toj funkciji; ili pak, najznačajnije s evolucijskog stajališta, (iii) neofunkcionalizirati, tj. steći potpuno novu funkciju unutar odgovarajuće genske obitelji. Ova treća opcija objašnjava postojanje gena bez podrijetla pretpostavkom da nakon dupliciranja gena jedna kopija nije pod funkcionalnim i selekcijskim ograničenjima. Samim time slobodna je prolaziti kroz prilično radikalne promjene u sekvenci. Kao posljedica toga, sličnost s izvornim genom izgubljena je te se ona identificira kao novi gen. U nastavku slijedi ilustracija modela nastanka novih gena putem procesa duplikacije te putem procesa *de novo*.



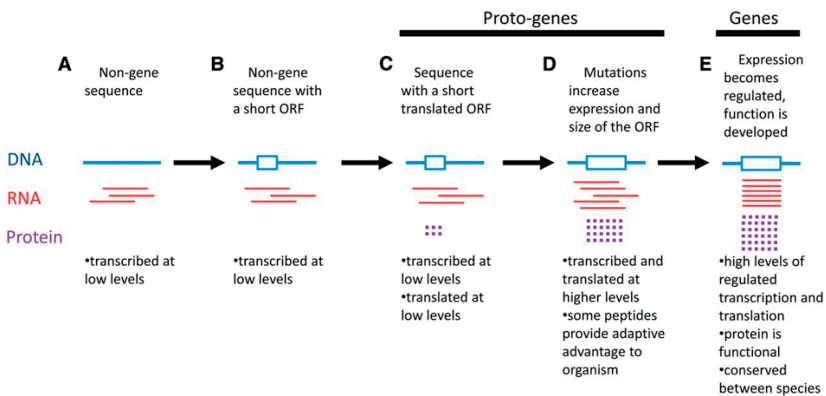
Ilustracija 3: Dvije teorije nastanka novih gena (preuzeto iz Pli-ssonneau *et al.* 2017). U prvom modelu, „duplikacija-divergencija“, već postojeći gen duplicira se. Jedan od duplikata (plava strelica na lijevoj strani) nastavlja obavljati izvornu funkciju gena, dok je drugi pod smanjenim selekcijskim pritiskom i može akumulirati mutacije (predstavljene žutim crtama). Crveni krugovi predstavljaju mjesta vezanja transkripcijskih faktora, a crne strelice predstavljaju dva ishoda procesa duplikacije. Drugi duplikat gena slobodan je divergirati i proći kroz prilično radikalne promjene u sljedećem koraku, što je predstavljeno žutom strelicom. U drugom modelu, nastanak *de novo*, izvorno nekodirajuća sekvencija (predstavljena ravnom crtom) može se razviti u protogen (ilustrirano zelenim pravokutnikom sa žutim prugama, koje označavaju mutacije), sekvencu koja pokazuje stabilnu ekspresiju ili translaciju, ali nema odgovarajuću funkciju. U sljedećem koraku, ilustriranom žutom strelicom, translacija se počinje odvijati na višoj razini i proteini koji nastaju počinju pružati adaptivnu prednost, a prirodna selekcija djeluje na njihovo održavanje. U tom stadiju možemo reći da je novi gen nastao iz protogena.

Prije formuliranja teorije *de novo* istraživači su smatrali vrlo malo vjerojatnim da funkcionalni geni mogu nastati iz nasumičnih, nekodirajućih sekvenci (usp. Tautz, Neme i Domazet-Lošo 2013). Međutim, ova pretpostavka opovrgnuta je dokaznom građom o genima koji nastaju iz nekodirajućih intergeničkih genomske regije u različitim vrstama. Sada ćemo opisati kako

novi gen može nastati iz prethodno nekodirajućih područja prema modelu *de novo* koristeći pritom još jednu ilustraciju koja slijedi nakon teksta (ilustracija 4). Cijeli proces, ili mehanizam, započinje genomskom sekvencom koja se klasificira kao „intergenička i nekodirajuća“ (dolje u ilustraciji ova je faza označena slovom A). Ta početna nekodirajuća sekvenca DNK-a nije uključena u proizvodnju proteina, ali može sadržavati elemente koji utječu na gensku regulaciju. Mutacije u nekodirajućoj sekvenci mogu dovesti do stvaranja promotora i regulacijskih elemenata, koji omogućuju transkripciju sekvence u RNK-u. Ovo je standardni proces koji se događa u velikim dijelovima genoma, čak i u nekodirajućim regijama. Zatim, u sljedećem koraku, u Ilustraciji 4 označenom slovom B, dolazi do razvoja otvorenog okvira za čitanje (ORF), sekvenca nukleotida između start-kodona (obično kodon ATG) i stop-kodona (obično kodon TAA, TAG, ili TGA) koja sadrži potencijal za kodiranje proteina. Da bi nekodirajuća sekvenca postala funkcionalni gen, mora se razviti ORF bez preranih stop-kodona. Upravo to se događa u koraku C, u kojem dolazi do translacije. Ovo također predstavlja standardni proces koji se događa u velikim dijelovima genoma, čak i u nekodirajućim regijama. Zatim, daljnjim nakupljanjem mutacija u koraku D, može doći do povećanja ORF-a i povećanja razine ekspresije, kojom se proizvode kratki, jednostavno strukturirani proteini. U ovom koraku može se početi govoriti o tome kako ti proteini mogu imati adaptivne posljedice za organizam. U ovom trenutku, možemo pretpostaviti da transkripcija i translacija prethodno nekodirajućih regija više nisu slučajni događaji, već su fiksirani kao mnogo stabilniji događaji. Zaključno, korak E predstavlja završnu fazu u nastanku novog gena. Ekspresija se odvija na visokoj razini i postaje regulirana, proteinski proizvodi su izduženi i strukturalno zreliji te je navedena sekvenca konzervirana djelovanjem prirodne selekcije među različitim vrstama.

Prema ovome modelu, novi geni nastaju postupno. Početni koraci potrebni za nastanak gena dio su standardnih događanja

u genomu, no imaju potencijal da prerastu u nešto značajnije. Napomenimo ovdje kako gore opisani slijed događaja nije nužan, već u svakom od ovih koraka može doći do „deterioracije“ tj. vraćanja u prethodno stanje. Međufaze nastanka novih gena nazivaju se „protogeni“ (u ilustraciji 4 faza protogena odnosi se na faze C i D). Protogeni imaju stabilan obrazac ekspresije, ali još uvijek nemaju funkciju. Autori ovog modela nastanka gena *de novo* (Carvunis i sur. 2012) smatraju kako postoji evolucijski kontinuum koji se proteže od negenskih sekvenci do samih gena. S obzirom na takav kontinuum, možda nije potrebno točno odrediti fazu u kojoj se pojavljuje protofunkcionalnost. Međutim, smatramo kako je interesantno upravo analizirati ovu dinamiku postupnog napredovanja iz potpuno nefunkcionalne u funkcionalnu gensku sekvencu.



Ilustracija 4: Slijed događaja u nastanku gena *de novo* (originalno reproducirano u Frieze i Leatherman 2014, radi se o adaptaciji ilustracije iz Carvunis i sur. 2012). Plava linija predstavlja negensku sekvencu, plavi kvadratić predstavlja otvoreni okvir čitanja (engl. open reading frame – ORF). Crvene linije predstavljaju transkripciju, mali ljubičasti kvadratići predstavljaju translaciju.

Za razliku od autora modela, smatramo kako je u koraku C još prerano govoriti o nastanku protogena. Naime, prema našem shvaćanju, stadij protogena odnosi se na stjecanje određenog, barem minimalnog stupnja funkcionalnosti. Kao što smo već elaborirali u prethodnom poglavlju, smatramo da je pripisivanje funkcionalnosti stvar stupnja. No, prema našoj umjerenoj etiološkoj teoriji, da bismo mogli govoriti o minimalnom stupnju funkcionalnosti, potrebno je isključiti mogućnost da je spomenuti pozitivni doprinos dane sekvence stvar slučajnosti. U koraku C nema temelja, čak ni minimalnog, za razlikovanje slučajnosti od nastajuće funkcionalnosti. Transkripcija i translacija koje se odvijaju u ovoj fazi još su uvijek dio standardnih, nasumičnih događaja u genomu (usp. Weisman 2022; Clark i sur. 2011; Ingolia i sur. 2014).

U koraku D dolazi do zanimljivog razvoja na temelju kojeg možemo pripisivati tim novim sekvencama određen stupanj funkcionalnosti te ih početi smatrati protogenima. ORF se povećava se u duljini, što dovodi do povećanja razine ekspresije. Povećanje duljine može se dogoditi gubitkom stop-kodona, pomakom početnih kodona ili dupliciranjem praćenim fuzijom s drugim ORF-ovima (usp. Carvunis i sur. 2012, 372). Ono što je zanimljivo za nas jest da se povećanje razine ekspresije ORF-a može dogoditi korištenjem postojećih regulatornih elemenata. Ovo uključivanje u postojeće regulatorne mreže počinje osiguravati stabilnu ekspresiju. Novi protogen postaje transkripcijski aktivan, tj. dobiva promotor i zajednički je reguliran genima s kojima je u interakciji ili onima koji su izraženi u istim životnim fazama ili uvjetima okoline (usp. Abrusán 2013). Transkripcija se počinje provoditi na višim razinama, a rezultirajući protein počinje pružati adaptivnu prednost pojedincu. U ovom trenutku sekundarna struktura proteina počinje pokazivati veću stabilnost, iako je taj proces mnogo sporiji od dobivanja regulatornih elemenata.

Smatramo kako je korak D ključan za uspostavljanje protofunktionalnosti genomskih segmenata jer pokazuje značajke koje osiguravaju stabilnost ekspresije, iako još nije pod utjecajem prirodne selekcije. Stabilnost ekspresije u ovoj fazi ukupnog napretka osigurava se iskorištavanjem postojećih regulatornih mreža koje su pod selektivnim održavanjem. Međutim, nije potrebna samo stabilnost ekspresije da bi se pripisala protofunktionalnost, već i pozitivan doprinos fitnessu organizama, tj. pružanje adaptivne prednosti. Korak D odnosi se i na genomske segmente koji još nisu pod utjecajem selekcije, ali i na segmente koji počinju biti pod utjecajem, barem slabe, negativne selekcije. To je zato što korak E ne specificira samo da je novi funkcionalni proteinski proizvod očuvan prirodnom selekcijom, već i da je odgovarajući novi genomski segment očuvan među različitim taksonomskim skupinama.

Ono što se počinje događati u koraku D, a čini temelj za pripisivanje barem protofunktionalnosti, jest prijelaz iz jednog vrlo labavog uzročnog procesa genske ekspresije koje može, ali i ne mora, rezultirati proteinskim produktom (a i kad rezultira taj proteinski produkt može biti vrlo rudimentaran) u strukturirani i relativno dobro organizirani uzročni proces koji dovodi do proteinskog produkta s visokim stupnjem pravilnosti. Važan aspekt cijelog procesa je relativno brza integracija novog gena u postojeće regulatorne mreže, stjecanje regulatornih signala koji kontroliraju ekspresiju i stabilna lokalizacija u unutarstanične odjeljke (vidi, na primjer, Abrusan, 2013; Tsai i sur., 2012). Takva je integracija važna jer osigurava da se svi koraci u procesu genske ekspresije mogu podešavati, omogućujući kontrolu nad time kada, gdje i koliko će se gena proizvoditi u stanici. To, daje jasnu strukturu i organizaciju uzročnom procesu koji vodi do funkcionalnog proteinskog ishoda. Drugim riječima, proces proizvodnje odgovarajućeg proteina više nije slučajan. Umjesto toga, postoje ograničenja koja osiguravaju da se protein proizvodi u specifičnim vremenima i mjestima te da proces proizvodnje ima jasan

redosljed.

Pojednostavljeno, onda kada nestrukturirani uzročni proces dobije strukturu mehanizma možemo govoriti o tome da ishod tog procesa nije slučajan. To je pak prvi korak u prijelazu prema funkcionalnosti. Ovo je važno zato što smo već u prethodnom poglavlju naveli kako je moguće steći određenu razinu funkcionalnosti i prije nego što prirodna selekcija djeluje na genomski element u pitanju, iako do toga dolazi korištenjem postojeće stanične infrastrukture koja jest pod selekcijskim pritiskom. Dodatno, moramo pojasniti što imamo na umu kada kažemo da je takav nestrukturirani proces dobio karakteristike mehanizma s obzirom na to da u literaturi unutar filozofije znanosti postoje brojne karakterizacije mehanizama. Pod mehanizmom podrazumijevamo uzročne procese koji imaju jasno određenu strukturu, tj. sastavljeni su od dijelova koji, kada su pravilno usklađeni, uzrokuju pojavu s određenim stupnjem pravilnosti (usp. primjerice, Garson 2023). No, nije važna samo usklađenost dijelova, već i okruženje u kojem se dijelovi i njihove interakcije događaju. Konkretno, da uzročni procesi u okruženju ne ometaju slijed koraka unutar mehanizma.

Osnovna je ideja da mehanizmi, kako bi redovito proizvodili odgovarajući fenomen, moraju na neki način biti zaštićeni od okruženja u kojem se javljaju. Sličnu ideju skicira Franklin-Hall (2008). Ono što je dodatno važno istaknuti jest kako se u slučaju ovakvih bioloških mehanizama genske ekspresije neovisnost ili zaštićenost od drugih uzročnih procesa odvija na malo drugačiji način nego kod standardnih mehanizama, ako recimo uzmemo da su mehanizmi-artefakti tipični primjer mehanizma. Zaštita u ovom slučaju genske ekspresije često nije stvar izolacije od okoline. Umjesto toga, odnosi se na složeni mehanizam koji osigurava odzivnost (engl. *responsiveness*) na uvjete okoline. Primjerice, kod određenih vrlo važnih gena za organizam (takozvani konstitutivni geni ili geni koji održavaju kuću, engl. *housekeeping genes*), razine ekspresije su fino podešene kako bi zadovoljile meta-

boličke zahtjeve u različitim tkivima.

Konačno, sada se možemo malo odmaknuti od detalja veznih uz našu studiju slučaja i razmotriti generalnije implikacije za svoju teoriju. Naime, ranije smo u diskusiji o kontroverzi ENCODE naveli kako je uvjet za pripisivanje funkcionalnosti pozitivan doprinos fitnessu i djelovanje (barem negativne) prirodne selekcije. No, kao što smo tamo već naveli, to je dosta gruba karakterizacija, koja dosta dobro zahvaća funkcionalne dijelove genoma, ali ne odgovara na pitanje o tome na koji način dolazi do prijelaza iz nefunkcionalnog u funkcionalno stanje. Smatramo kako se radi o procesu koji je gradualan, i, kao što smo već ranije naveli, ta gradualnost ne počinje tek nakon početka djelovanja prirodne selekcije, već se određena akumulacija uvjeta za pripisivanje funkcionalnosti događa i prije nego što prirodna selekcija počne djelovati. To je, prisjetimo se, bio temelj za tvrdnju kako se radi o umjerenoj varijanti etiološke teorije – stav kako djelovanje prirodne selekcije nije nužan uvjet za pripisivanje barem određenog stupnja funkcionalnosti ili, možda možemo, reći protofunkcionalnosti.

Možemo reći da je uvjet za pripisivanje minimalne razine funkcionalnosti to da je za funkcionalni ishod (u ovom slučaju određenog gena) odgovoran jasno strukturirani uzročni mehanizam koji pozitivno doprinosi fitnessu organizma u kojem taj mehanizam djeluje. To isključuje mogućnost da se radi o slučajnom pozitivnom doprinosu fitnessu. Jasno je kako je najčešće za održavanje takvih mehanizama odgovorna prirodna selekcija. No, prema našoj teoriji, nema nikakvih prepreka da se oni održavaju i iz drugih razloga. U ovoj studiji slučaja radi se o posrednom djelovanju prirodne selekcije, jer se radi o određenom „šlepanju“ na postojeće strukture koje su pod djelovanjem prirodne selekcije (uključivanje u postojeće regulatorne mreže i slično). No, može odnositi i na razvojna ili filogenetska ograničenja, koja smo detaljnije analizirali u prethodnom poglavlju, a koja također predstavljaju jasan temelj za fiksiranje određenih uzročnih me-

hanizama.

Kako bismo dodatno ilustrirali važnost uzimanja u obzir ovih prijelaznih faza iz nefunkcionalnosti u funkcionalnost, razmotrimo još jednom ilustraciju 4, koja punu funkcionalnost pripisuje tek u koraku u kojemu je jasno utvrđeno djelovanje prirodne selekcije – time što je sekvenca evolucijski konzervirana kroz različite vrste. Jasno je kako tako strogi kriterij nije zadovoljavajuć za potrebe pripisivanja funkcija u medicini, gdje su nam posebno zanimljive nove mutacije te potencijalne funkcije i disfunkcije koje iz njih mogu nastati. Čak i sama definicija gena bez podrijetla podrazumijeva da oni nemaju predaka u drugim vrstama, što znači da se ipak uzima kako je moguće da ih se smatra genima i prije tako značajnog evolucijskog očuvanja. Dok iz perspektive evolucijske biologije ovi naši prijelazni slučajevi možda izgledaju beznačajno jer je fokus stavljen na izuzetno dugačka vremenska razdoblja, u medicini nam je izuzetno važno koje se promjene u našem genomu događaju trenutno, ali i u vrlo recentnoj prošlosti. Iz tog razloga smatramo kako umjerena etiološka teorija dobro zahvaća i jednu i drugu varijantu pripisivanja bioloških funkcija.

Dodatno, može zahvatiti praksu pripisivanja funkcija u sintetičkoj biologiji, disciplini koja sve više dobiva na značaju. Sintetička biologija interdisciplinarno je polje koje kombinira biologiju, inženjerstvo, informatiku i kemiju za dizajn i izgradnju novih bioloških dijelova, uređaja i sustava ili za reprogramiranje postojećih bioloških sustava u svrhu ostvarivanja novih funkcija koje ne postoje u prirodi. Pretpostavljena ključna razlika između sintetičke biologije i ranijih oblika biološkog inženjeringa je u tome što raniji oblici jednostavno modificiraju postojeće biološke sustave, dok sintetička biologija teži dizajniranju i stvaranju potpuno novih organizama ili bioloških sustava od nule. Biološki inženjering, na primjer, uključuje ugradnju ljudskog DNK-a u stanice kvasca kako bi proizvele ljudski inzulin, ili uzgoj ljudskog uha iz miša. Sintetička biologija nada se stvaranju, recimo, orga-

nizma koji proizvodi ljudski inzulin bez upotrebe ili kopiranja postojećih stanica ili DNK-a (usp. Kingma 2020).

Upravo je takvo dizajniranje novih funkcija koje radi sintetička biologija zanimljivo za nas jer smatramo kako je prednost umjerene etiološke teorije što može zahvatiti takve funkcije, dok standardne varijante jakog etiološkog pristupa to ne mogu. Naime, ove funkcije nisu proizvedene djelovanjem prirodne selekcije te se samim time ne mogu smatrati pravim funkcijama prema jakom etiološkom pristupu. No prema našem umjerenom pristupu, nema prepreke za pripisivanje funkcionalnosti jer je u ovom slučajnu namjerni dizajn takvih organizama, ili dijelova organizama, osigurao stabilnost i jasnu strukturu mehanizama koji dovede do funkcionalnog učinka. Osim toga, možemo se pozivati na funkciju kako bismo objasnili zašto je takva osobina prisutna u danom sintetičkom organizmu.

Zaključno, ističemo kako je oslabljivanje jakog etiološkog pristupa kod naše teorije rezultiralo njezinom puno širom primjenjivošću na puno šire domene, a ne samo na evolucijsku biologiju. Ovdje smo naveli mogućnost primjene na medicinu i sintetičku biologiju. S druge strane, branili smo gledište kako umjerena etiološka teorija nije u tolikoj mjeri oslabljena da ne bi mogla ispuniti tri epistemička zahtjeva koja se standardno postavljaju za teorije funkcija. U nastavku, u *Zaključnim napomenama*, ukratko sažimamo glavne tvrdnje koje smo branili u knjizi.

Zaključne napomene

Prije nego što u sažetom obliku iznesemo glavne tvrdnje koje smo branili u knjizi, počnimo s pozicioniranjem svog pristupa unutar šireg okvira rasprava o odnosu filozofije i znanosti. Naime, u recentnim raspravama u filozofije znanosti općenito, a onda i u specifičnim područjima filozofije biologije i filozofije medicine koje su bile u fokusu u ovoj knjizi, postoji izraženi stav kako filozofske rasprave o znanosti moraju pažljivo pratiti same znanstvene rasprave i znanstvenu praksu. Drugim riječima, filozofija ne bi trebala biti u svojim raspravama odvojena od znanosti, od onoga što se događa u samoj praksi. Samim time filozofske analize određenih znanstvenih pojmova ne bi smjele u značajnijoj mjeri odudarati od onoga kako te pojmove koriste znanstvenici, već bi trebale pratiti znanstvenu upotrebu. Takav pristup često voditi prema dvjema krajnjim reakcijama: jedna, na koju se češće nailazi, zastupanje je pluralizma, gledišta kako su različita shvaćanja i upotrebe određenih znanstvenih pojmova očito korisne i potrebne jer ih sami znanstvenici koriste. Druga je gledište kako određeni pojmovi, koje na različite načine koriste različiti znanstvenici, trebaju biti rafinirani, ili čak eliminirani, tj. zamijenjeni novim, preciznijim pojmovima jer smo ove trenutne naslijedili iz svakodnevne upotrebe i određenih zdravorumskih intuicija koje više ne odgovaraju puno sofisticiranijem znanstvenom istraživanju svijeta.

Upravo je takva i trenutna situacija s filozofskim i znanstvenim raspravama o funkcijama u biologiji i medicini. Pluralizam u pogledu teorija funkcija u biologiji odnosi se na prihvaćanje i integraciju više teorijskih pristupa za objašnjavanje funkcija bioloških entiteta. Umjesto da se oslanjaju na jednu dominantnu teoriju, pluralisti vjeruju da različite teorije mogu pružiti komplementarne uvide koji zajedno nude sveobuhvatnije razumijevanje bioloških funkcija. Jedan od ključnih aspekata pluralizma

je prepoznavanje da različite teorije mogu biti korisne u različitim kontekstima. Primjerice, ako u obzir uzmemo dva glavna pristupa biološkim funkcijama, etiološki te pristup funkcijama kao uzročnim ulogama, može se tvrditi kako su etiološke teorije, koje naglašavaju djelovanje prirodne selekcije u definiranju funkcija, vrlo korisne za razumijevanje toga kako su se određeni organi ili ponašanja razvili kroz evoluciju, a s druge strane, teorije funkcija kao uzročnih uloga, koje se fokusiraju na ulogu dijelova unutar cjelokupnog biološkog sustava, mogu bolje objasniti trenutnu funkcionalnu interakciju među dijelovima organizma.

U literaturi o biološkim funkcijama pluralizam je izuzetno popularna pozicija, a jedna varijanta pluralizma posebno se istaknula. Radi se o takozvanom „međudisciplinarnom pluralizmu“ prema kojemu su različite teorije funkcija prikladne za različite znanstvene discipline. U određenim subdisciplinama biologije, posebice u evolucijskoj biologiji, prikladna je etiološka teorija funkcija. S druge strane, u disciplinama kao što su razvojna biologija, biokemija ili neuroznanost prikladnija je teorija funkcija kao uzročnih uloga (usp., primjerice, Godfrey-Smith 1994). No postoji i „unutardisciplinarni pluralizam“ prema kojemu se različita razumijevanja pojma biološke funkcije koriste unutar iste biološke discipline (usp. Garson 2016). Smatramo kako pluralizam nije zadovoljavajuća pozicija jer vodi u pomutnju u vezi upotrebe pojma funkcije. U poglavlju 4 na studiji slučaja pripisivanja funkcionalnosti ljudskom genomu opisali smo kako rasprava među samim znanstvenicima pokazuje kako i oni sami ipak podrazumijevaju da postoji jedan ispravan način korištenja pojma funkcije, ili barem onoga što se naziva „prava funkcija“ u biologiji.

Drugo gledište, koje predlaže zamjenu, rafiniranje ili čak eliminaciju pojma funkcije u biologiji razmotrili smo pobliže u poglavlju 1. U ovom poglavlju razmotrili smo neke recentne prijedloge koji zastupaju ideju eliminacije i zamjene funkcijskog jezika preciznijim pojmovima koji bi bolje odražavali znanstvene prakse i jezik. Zastupali smo gledište kako argumentacija u prilog eli-

minacije pojma funkcija povlači za sobom eliminaciju i drugih važnih pojmova kao što je, između ostalih, uzročnost. Drugim riječima, isti razlozi koji se koriste za eliminaciju pojma funkcija mogu se upotrijebiti za eliminaciju izuzetno važnog pojma za znanost kao što je pojam uzroka. Iako je to kao filozofska pozicija sasvim legitimno, smatramo kako se radi o suviše ekstremnoj posljedici da bismo takvu poziciju dalje razmatrali unutar naturalističkog pristupa znanosti koji želi ostati blizak govoru i praksi samih znanstvenika.

Argumenti u prilog eliminativizma razmotreni u poglavlju 1, posebice recentna argumentacija u Germain i Ratti (2022), velikim dijelom zapravo kritizira etiološki pristup biološkim funkcijama. S jedne strane, etiološki pristup optužuje se za panadaptacionizam jer, prema kritičarima, sve što ima neku korisnu ulogu poistovjećuje s djelovanjem prirodne selekcije. S druge strane, isti se pristup optužuje kako sa sobom nosi problematičnu analogiju s dizajnom s kojom evolucijska biologija treba napokon raskinuti. Detaljno smo u poglavlju 2 razmotrili etiološke teorije funkcija i probleme s kojima se suočavaju te glavni konkurentski pristup i pripadne teorije, tj., biološke funkcije kao uzročne uloge. Osnovni problem ovog, drugog, pristupa predmetnoj raspravi sastoji se u nedovoljnom ispunjavanju triju temeljnih teoretskih zahtjeva koje bi epistemički dobra teorija bioloških funkcija trebala ispuniti: (1) razlikovanje između funkcije i slučajnog učinka, (2) eksplanatorni doprinos funkcijskih iskaza i (3) normativnost funkcija.

U pogledu etiološkog pristupa, složili smo se s kritičarima kako se jaki etiološki pristup ili teorija selektiranih učinaka suočava sa značajnim problemima. Stoga smo u poglavlju 3 detaljno razmotrili alternativne varijante etioloških teorija koje su ponuđene kako bi riješile te probleme. Jedna od teorija koju razmatramo i branimo jest naša umjerena etiološka teorija koja oslabljuje uvjet djelovanja prirodne selekcije u pripisivanju funkcija biološkim entitetima. Prema našoj teoriji, da bismo određenoj

osobini pripisali funkciju mora se utvrditi pozitivan doprinos fitnesu organizma koji posjeduje tu osobinu, da je taj doprinos postojao i kod predaka tog organizma te kako se spomenuti uzročni proces koji je u podlozi tog doprinosa odvija sustavno i pravilno. Drugim riječima, postoji jasno strukturirani mehanizam koji to osigurava. Postojanje takvog mehanizma najčešće je rezultat prirodne selekcije, barem takozvane negativne ili pročišćavajuće selekcije. No, uvjet djelovanja prirodne selekcije oslabljen je na način da se funkcionalnost pripisuje i osobinama koje su tek pod indirektnim utjecajem selekcijskih pritisaka. Primjerice, moguće je da određena filogenetska i razvojna ograničenja ograničavaju prostor mogućih uzročnih procesa s funkcionalnim učinkom te da se određene osobine na određeni način šlepaju na osobine koje su pod djelovanjem prirodne selekcije.

Time, s jedne strane, odbijamo prigovor panadaptacionizma, jer je očito da nije svaki sustavni pozitivan doprinos fitnesu organizma i njegovih predaka proizvod djelovanja prirodne selekcije. S druge strane, s obzirom na prigovor problematične analogije s dizajnom, smatramo kako je kritika potpuno neutemeljena. Naime, smatramo kako je analogija s dizajnom, koja počinje s Wrightom kao utemeljiteljem etiološkog pristupa te se nastavlja kod niza autora, kako smo to mogli vidjeti kroz odsječak 2.1, neproblematična i kompatibilna s evolucijskom biologijom. Posljedica ovakvog shvaćanja bioloških funkcija jest da svoju teoriju možemo primijeniti i za potrebe pripisivanja funkcija u sve značajnijem istraživačkom i tehnološkom području sintetičke biologije. Dodatno, ublažavanje uvjeta djelovanja prirodne selekcije omogućava pripisivanje funkcija u medicini, gdje se promjene u osobinama koje su proučavane, posebice mutacije ljudskih gena, odvijaju u vrlo kratkom vremenskom razdoblju te nije prošlo dovoljno vremena da bismo mogli govoriti o djelovanju prirodne selekcije.

Konačno, razmotrimo još pitanje na koji način naša teorija odgovara na preostale aspekte teoretskih zahtjeva. Djelovanje

mehanizma koji strukturirano i regularno dovodi do učinka koji smatramo funkcionalnim jest ono što čini razliku između funkcije i slučajnog, jednokratnog i/ili sekundarnog učinka. To je ujedno ono što utemeljuje normativnost bioloških funkcija. Drugim riječima, kada taj mehanizam počne pokazivati određeni otklon od svog *standardnog* djelovanja možemo govoriti o disfunkciji ili, u umjerenijoj varijanti, o suboptimalnom funkcioniranju. Naposljetku, pripisivanje funkcije ujedno nam daje odgovor na pitanje zašto je neka osobina zastupljena unutar populacije. Najčešće se taj odgovor poziva na prirodnu selekciju no, kao što smo ranije naveli, to ne mora biti isključivo selekcija. U određenim slučajevima, da bismo objasnili zašto je određena osobina prisutna, nije dovoljno pozivati se na djelovanje selekcije, već i na činjenicu da su postojala jasna ograničenja na moguće varijante na koje selekcija uopće može djelovati. No, za pretpostaviti je kako je za postojanje ograničenja s važnim posljedicama u smislu doprinosa fitnessu u prošlosti također postojao jaki selekcijski pritisak. Tako da je teško jasno razgraničiti ove dvije vrste slučajeva, ali ističemo kako naša teorija zahvaća i jedne i druge. Nadalje, zahvaća slučajeve nastanka novih funkcija prije djelovanja prirodne selekcije koji su nam važni za medicinu, a koje smo detaljno razmotrili u poglavlju 4. Vidjeli smo kako u takvim slučajevima određeni adaptivni novi doprinos polako raste i dobiva na važnosti šlepanjem na postojeću infrastrukturu. No i dalje pozivanje na funkciju, tj. spomenuti adaptivni doprinos, objašnjava zašto se takav mehanizam stabilno nastavlja dalje odvijati. Naime, kada ga ne bi bilo, onda bi sekvenca s takvim doprinosom vrlo brzo deteriorirala nazad u nefunkcionalno stanje.

Zaključno, napomenimo kako se zahtjev da funkcionalni iskazi moraju biti ekplanatorni prema našoj teoriji ne odnosi samo na objašnjenja toga zašto je određena osobina prisutna. Smatramo kako funkcijski iskazi daju i takva objašnjenja i objašnjenja koja odgovaraju na pitanje čemu služi određeni nositelj funkcije. Naime, kao što smo obrazložili, zastupamo objedinja-

vanje etiološkog pristupa s pristupom funkcijama kao uzročnim ulogama. Stoga se ova druga vrsta objašnjenja koju nam daje funkcijski iskaz odnosi na identifikaciju toga koja je od aktivnosti ili posljedica određene osobine ona za koju možemo reći da je ono čemu ta osobina služi. To je u našem slučaju opet ona posljedica koja stabilno i regularno doprinosi fitnessu organizma i njegovih predaka. Drugim riječima, ne možemo svaku aktivnost ili posljedicu dane osobine karakterizirati kao ono čemu ta osobina služi, već samo one koje ispunjavaju gornje uvjete.

Reference

- Abrusán, György. 2013. „Integration of New Genes into Cellular Networks, and Their Structural Maturation”. *Genetics* 195 (4): 1407. –17. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.152256>.
- Amundson, Ron i George V. Lauder. 1994. „Function without Purpose”. *Biology and Philosophy* 9 (4): 443. – 69. <https://doi.org/10.1007/BF00850375>.
- Bateson, Patrick i Kevin N. Laland. 2013. „Tinbergen’s Four Questions: An Appreciation i an Update”. *Trends in Ecology and Evolution* 28 (12): 712. – 18. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.013>.
- Bechtel, William i Adele Abrahamsen. 2005. „Explanation: A Mechanist Alternative”. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 36 (2): 421. – 41. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2005.03.010>.
- Beckner, Morton. 1969. „Function and Teleology”. *Journal of the History of Biology* 2 (1): 151. – 64. <https://doi.org/10.1007/BF00137271>.
- Bellazzi, Francesca. 2025. „Biochemical Functions”. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 723241. <https://doi.org/10.1086/723241>.
- Brandon, Robert N. 1990. *Adaptation and Environment*. Princeton (N.J.): Princeton university press.
- Brunet, Tyler D. P., W. Ford Doolittle i Joseph P. Bielawski. 2021. „The Role of Purifying Selection in the Origin and Maintenance of Complex Function”. *Studies in History and Philosophy of Science Part A* 87 (June):125. – 35. <https://doi.org/10.1016/j.shp-sa.2021.03.005>.
- Brzović, Zdenka, Justin Garson i Predrag Šustar, ur. 2025. *Philosophy of Biological Functions*. New York-London: Routledge.
- Brzović, Zdenka i Predrag Šustar. 2020. „Postgenomics Function Monism”. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 80, 101243. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2019.101243>.
- Buller, David J. 1998. „Etiological Theories of Function: A Geographical Survey”. *Biology and Philosophy* 13 (4): 505. – 27. <https://doi.org/10.1023/A:1006559512367>.
- Camp, Elisabeth. 2020. „Imaginative Frames for Scientific Inquiry: Metaphors, Telling Facts, and Just-So Stories”. *The Scientific Imagination*, ur. Arnon Levy i Peter Godfrey-Smith, 304. – 36. New York: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780190212308.003.0014>.

- Caro, Tim, Amanda Izzo, Robert C. Reiner, Hannah Walker i Theodore Stankowich. 2014. „The Function of Zebra Stripes”. *Nature Communications* 5 (1): 3535. <https://doi.org/10.1038/ncomms4535>.
- Carvunis, Anne-Ruxandra, Thomas Rolland, Ilan Wapinski, Michael A. Calderwood, Muhammed A. Yildirim, Nicolas Simonis, Benoit Charleoteaux i sur. 2012. „Proto-Genes and de Novo Gene Birth”. *Nature* 487 (7407): 370. – 74. <https://doi.org/10.1038/nature11184>.
- Clark, Michael B., Paulo P. Amaral, Felix J. Schlesinger, Marcel E. Dinger, Ryan J. Taft, John L. Rinn, Chris P. Ponting i sur. 2011. „The Reality of Pervasive Transcription”. Ur. Michael B. Eisen. *PLoS Biology* 9 (7): e1000625. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000625>.
- Craver, Carl F. 2001. „Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy”. *Philosophy of Science* 68 (1): 53. – 74. <https://doi.org/10.1086/392866>.
- Craver, Carl F. i Lindley Darden. 2013. *In Search of Mechanisms: Discoveries across the Life Sciences*. Chicago; London: The University of Chicago Press.
- Cummins, Robert. 1975. „Functional Analysis”. *Journal of Philosophy* 72: 741. – 64. <https://doi.org/10.2307/2024640>.
- . 1983. *The Nature of Psychological Explanation*. Cambridge, Mass: MIT press.
- . 2002. „Neo-Teleology”. U *Functions*, ur. André Ariew, Robert Cummins i Mark Perlman, 157. – 72. Oxford: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780199255801.003.0007>.
- Čačev, Tamara, Gorica Grozdanić, Karlo Horvatin, Željko Krstina. 2021. *BIOLOGIJA 4: udžbenik biologije za četvrti razred gimnazije*. Zagreb: Profil Klett.
- Davini, Claudio. 2021. „Il Concetto Di Funzione in Filosofia Della Biologia”. *APhEx* 23.
- Doolittle, W. Ford. 2013. „Is Junk DNA Bunk? A Critique of ENCODE”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (14): 5294. – 5300. <https://doi.org/10.1073/pnas.1221376110>.
- Elliott, Tyler A., Stefan Linquist i Ryan T. Gregory. 2014. „Conceptual and Empirical Challenges of Ascribing Functions to Transposable Elements”. *The American Naturalist* 184 (1): 14. – 24. <https://doi.org/10.1086/676588>.
- ENCODE Project Consortium. 2012. „An Integrated Encyclopedia of DNA Elements in the Human Genome”. *Nature* 489 (7414): 57. – 74. <https://doi.org/10.1038/nature11247>.

- Endler, John A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Prvo izdanje. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Franklin, Laura R. 2008. „From a Microbiological Point of View”. New York. Columbia University.
- Frietze, Seth i Judith Leatherman. 2014. „Examining the Process of *de Novo* Gene Birth: An Educational Primer on “Integration of New Genes into Cellular Networks, and Their Structural Maturation”“. *Genetics* 196 (3): 593. – 99. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.160895>.
- Garson, Justin. 2014. „Realism, Conventionalism, and Irrealism about Biological Functions: A Reply to Schyfter”. *Social Epistemology Review and Reply Collective*. <https://social-epistemology.com/2014/05/21/realism-conventionalism-and-irrealism-about-biological-functions-a-reply-to-schyfter-justin-garson/>.
- . 2016. *A Critical Overview of Biological Functions*. Cham: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-32020-5>.
- . 2018. „How to Be a Function Pluralist”. *The British Journal for the Philosophy of Science* 69 (4): 1101. – 22. <https://doi.org/10.1093/bjps/axx007>.
- . 2019. *What Biological Functions Are and Why They Matter*. Cambridge, New York: Cambridge University Press.
- . 2022. *The Biological Mind: A Philosophical Introduction*. Drugo izdanje. Milton Park New York: Routledge, Taylor and Francis group.
- . 2023. „Putting History Back into Mechanisms”. *The British Journal for the Philosophy of Science* 74 (4): 921. – 40. <https://doi.org/10.1086/715112>.
- Germain, Pierre-Luc, Emanuele Ratti i Federico Boem. 2014. „Junk or Functional DNA? ENCODE and the Function Controversy”. *Biology and Philosophy* 29 (6): 807. – 31. <https://doi.org/10.1007/s10539-014-9441-3>.
- Glennan, Stuart. 2017. *The New Mechanical Philosophy*. Prvo izdanje. Oxford: Oxford University Press.
- Godfrey-Smith, Peter. 1994. „A Modern History Theory of Functions”. *Noûs* 28 (3): 344. – 62. <https://doi.org/10.2307/2216063>.
- . 2003. *Theory and Reality: An Introduction to the Philosophy of Science*. Chicago: University of Chicago Press.
- . 2007. „Conditions for Evolution by Natural Selection”: *Journal of Philosophy* 104 (10): 489. – 516. <https://doi.org/10.5840/jp-hil2007104103>.

- . 2009. *Darwinian Populations and Natural Selection*. New York: Oxford University press.
- . 2014. *Philosophy of Biology*. Princeton Foundations of Contemporary Philosophy. Princeton: Princeton university press.
- Gorham, Geoffrey. 2009. *Philosophy of Science: A Beginner's Guide*. Richmond: Oneworld.
- Gould, Stephen Jay i Elisabeth S. Vrba. 1982. „Exaptation - A Missing Term in the Science of Form”. *Paleobiology* 8 (1): 4. – 15.
- Goy, Ina i Eric Watkins, ur. 2014. *Kant's Theory of Biology*: De Gruyter. <https://doi.org/10.1515/9783110225792>.
- Graur, D., Y. Zheng, N. Price, R. B. R. Azevedo, R. A. Zufall i E. Elhik. 2013. „On the Immortality of Television Sets: ‘Function’ in the Human Genome According to the Evolution-Free Gospel of ENCODE”. *Genome Biology and Evolution* 5 (3): 578. – 90. <https://doi.org/10.1093/gbe/evt028>.
- Griffiths, Paul E. 1993. „Functional Analysis and Proper Functions”. *The British Journal for the Philosophy of Science* 44 (3): 409. – 22. <https://doi.org/10.1093/bjps/44.3.409>.
- . 1994. „Adaptive Eksplanation and the Concept of a Vestige”. U *A Review of Paul Griffiths* (ur.), *Trees of Life: Essays in Philosophy of Biology*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1992, ur. David L. Hull, 111. – 31. Kluwer.
- Ingolia, Nicholas T., Gloria A. Brar, Noam Stern-Ginossar, Michael S. Harris, Gaëlle J. S. Talhouarne, Sarah E. Jackson, Mark R. Wills i Jonathan S. Weissman. 2014. „Ribosome Profiling Reveals Pervasive Translation Outside of Annotated Protein-Coding Genes”. *Cell Reports* 8 (5): 1365. – 79. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2014.07.045>.
- Jacob, François. 1977. „Evolution and Tinkering”. *Science* 196 (4295): 1161. – 66. <https://doi.org/10.1126/science.860134>.
- Keeling, Diane M., Patricia Garza, Charisse M. Nartey i Anne-Ruxandra Carvunis. 2019. „The Meanings of ‘function’ in Biology and the Problematic Case of de Novo Gene Emergence”. *eLife* 8 (November): e47014. <https://doi.org/10.7554/eLife.47014>.
- Kellis, Manolis, Barbara Wold, Michael P. Snyder, Bradley E. Bernstein, Anshul Kundaje, Georgi K. Marinov, Lucas D. Ward i sur. 2014. „Defining Functional DNA Elements in the Human Genome”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111 (17): 6131. – 38. <https://doi.org/10.1073/pnas.1318948111>.

- Kimura, Motoo. 1968. „Evolutionary Rate at the Molecular Level”. *Nature* 217 (5129): 624. – 26. <https://doi.org/10.1038/217624a0>.
- Kingma, Elselij. 2020. “Functions and Health at the Interface of Biology and Technology”. *Noûs* 54 (1): 182. – 203. <https://doi.org/10.1111/nous.12259>.
- Kitcher, Philip. 1993. „Function and Design”. *Midwest Studies in Philosophy* 18: 379. – 97. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4975.1993.tb00274.x>.
- Levy, Arnon. 2020. „Metaphor and Scientific Explanation”. U *The Scientific Imagination*, ur. Arnon Levy i Peter Godfrey-Smith, Prvo izdanje, 280. – 303. New York. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780190212308.003.0013>.
- Lindblad-Toh, Kerstin, Manuel Garber, Or Zuk, Michael F. Lin, Brian J. Parker, Stefan Washietl, Pouya Kheradpour i sur. 2011. „A High-Resolution Map of Human Evolutionary Constraint Using 29 Mammals”. *Nature* 478 (7370): 476. – 82. <https://doi.org/10.1038/nature10530>.
- Linquist, Stefan, W. Ford Doolittle i Alexander F. Palazzo. 2020. „Getting Clear about the F-Word in Genomics”. ur. Jonathan Flint. *PLOS Genetics* 16 (4): e1008702. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008702>.
- Lipton, Peter. 2009. „Understanding without Explanation”. U *Scientific Understanding: Philosophical Perspectives*, ur. Henk W. de Regt, Sabina Leonelli i Kai Eigner. 43 – 63. Pittsburgh. University of Pittsburgh Press.
- Loewe, L. 2008. „Negative Selection”. *Nature Education* 1 (1): 59.
- Losee, John. 2001. *A Historical Introduction to the Philosophy of Science*. Četvrto izdanje. Oxford: Oxford university press.
- Matthen, Mohan i André Ariew. 2002. „Two Ways of Thinking about Fitness and Natural Selection”. *The Journal of Philosophy* 99 (2): 55. – 83. <https://doi.org/10.2307/3655552>.
- Matthewson, John. 2015. „Defining Paradigm Darwinian Populations”. *Philosophy of Science* 82 (2): 178. – 97. <https://doi.org/10.1086/680665>.
- . 2020. „Does Proper Function Come in Degrees?” *Biology and Philosophy* 35 (4): 39. <https://doi.org/10.1007/s10539-020-09758-y>.
- Mayr, Ernst. 1961. „Cause and Effect in Biology”. *Science* 134 (3489): 1501. – 6.
- Millikan, Ruth G. 1986. *Language, Thought, and Other Biological Categories: New Foundations for Realism*. Cambridge, Massachusetts. MIT Press.

- . 1989. „In Defense of Proper Functions”. *Philosophy of Science* 56 (2): 288. – 302.
- Neander, Karen. 1988. „What Does Natural Selection Explain? Correction to Sober”. *Philosophy of Science* 55 (3): 422. – 26.
- . 1991. „Functions as Selected Effects: The Conceptual Analyst’s Defense”. *Philosophy of Science* 58 (2): 168. – 84.
- . 1995. „Pruning the Tree of Life”. *The British Journal for the Philosophy of Science* 46 (1): 59. – 80. <https://doi.org/10.1093/bjps/46.1.59>.
- Neander, Karen i Alex Rosenberg. 2012. „Solving the Circularity Problem for Functions: A Response to Nanay”. *Journal of Philosophy* 109 (10): 613. – 22. <https://doi.org/10.5840/jphil20121091030>.
- Neme, Rafik i Diethard Tautz. 2014. „Evolution: Dynamics of De Novo Gene Emergence”. *Current Biology* 24 (6): R238. – 40. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.02.016>.
- Nicholson, Daniel J. 2020. „On Being the Right Size, Revisited: The Problem with Engineering Metaphors in Molecular Biology”. U *Philosophical Perspectives on the Engineering Approach in Biology: Living Machines?*, by Sune Holm i Maria Serban, 40. – 68. New York: Routledge.
- Ohta, Tomoko. 1973. „Slightly Deleterious Mutant Substitutions in Evolution”. *Nature* 246 (5428): 96. – 98. <https://doi.org/10.1038/246096a0>.
- Okasha, Samir. 2019. *Philosophy of Biology: A Very Short Introduction*. Prvo izdanje. Very Short Introductions. Oxford: Oxford University Press.
- Pennisi, Elizabeth. 2012. „ENCODE Project Writes Eulogy for Junk DNA”. *Science* 337 (6099): 1159. – 61. <https://doi.org/10.1126/science.337.6099.1159>.
- Plissonneau 2017., Clémence, Juliana Benevenuto, Norfarhan Mohd-Assaad, Simone Fouché, Fanny E. Hartmann i Daniel Croll. 2017. „Using Population and Comparative Genomics to Understand the Genetic Basis of Effector-Driven Fungal Pathogen Evolution”. *Frontiers in Plant Science* 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00119>.
- Ratti, Emanuele i Pierre-Luc Germain. 2022. „A Relic of Design: Against Proper Functions in Biology”. *Biology and Philosophy* 37 (4): 27. <https://doi.org/10.1007/s10539-022-09856-z>.
- Ruse, Michael. 2002. „Evolutionary Biology and Teleological Thinking”. U *Functions*, ur. André Ariew, Robert Cummins i Mark Perlman, 33. – 60. Oxford. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780199255801.003.0003>.

- Schwartz, Peter H. 1999. „Proper Function and Recent Selection”. *Philosophy of Science* 66 (S3): S210. – 22. <https://doi.org/10.1086/392726>.
- . 2002. „The Continuing Usefulness Account of Proper Function”. U *Functions: New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology*, ur. Andre Ariew, Robert Cummins i Mark Perlman. Clarendon Press.
- Searle, John R. 1995. *The Construction of Social Reality*. New York: Free Press.
- Siegal, Mark L. i Aviv Bergman. 2002. „Waddington’s Canalization Revisited: Developmental Stability and Evolution”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99 (16): 10528. – 32. <https://doi.org/10.1073/pnas.102303999>.
- Sober, Elliott. 1993. *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Chicago, IL: University of Chicago Press. <https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/N/bo3621916.html>.
- . 2000. *Philosophy of Biology*. Drugo izdanje. Dimensions of Philosophy Series. Boulder, Colo.: Westview Press.
- . 2013. „Trait Fitness Is Not a Propensity, but Fitness Variation Is”. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 44 (3): 336. – 41. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2013.03.002>.
- Stoltzfus, Arlin. 1999. „On the Possibility of Constructive Neutral Evolution”. *Journal of Molecular Evolution* 49 (2): 169. – 81. <https://doi.org/10.1007/PL00006540>.
- Šustar, Predrag. 2001. „La Generazione e l’impresa Critica. La Costituzione Della Filosofia Kantiana Della ‘Biologia’“. *Verifiche: rivista trimestrale di scienze umane* 30 (1): 75. – 136.
- . 2003. „Aristotele Sull’ Uso Delle Nozioni Semantiche Nella Biologia Dello Sviluppo”. U *Linguaggio, mente e mondo: saggi di filosofia del linguaggio filosofia della mente e metafisica*, ur. Massimiliano Carrara, Gabriele De Anna i Sara Magrin. 317-334. Padova: Il Poligrafo.
- . 2007. „Neo-Functional Analysis: Phylogenetical Restrictions on Causal Role Functions”. *Philosophy of Science* 74 (5): 601. – 15. <https://doi.org/10.1086/525607>.
- . 2019. *Harmonia Mundi*. Rijeka: Filozofski fakultet u Rijeci.
- Šustar, Predrag i Zdenka Brzović. 2014. „The Function Debate: Between ‘Cheap Tricks’ and Evolutionary Neutrality”. *Synthese* 191 (12): 2653. – 71. <https://doi.org/10.1007/s11229-014-0407-4>.

- Tautz, Diethard. 2014. „The Discovery of De Novo Gene Evolution”. *Perspectives in Biology and Medicine* 57 (1): 149. – 61. <https://doi.org/10.1353/pbm.2014.0006>.
- Tautz, Diethard i Tomislav Domazet-Lošo. 2011. „The Evolutionary Origin of Orphan Genes”. *Nature Reviews Genetics* 12 (10): 692. – 702. <https://doi.org/10.1038/nrg3053>.
- Tautz, Diethard, Rafik Neme i Tomislav Domazet-Lošo. 2013. „Evolutionary Origin of Orphan Genes”. U *Encyclopedia of Life Sciences*, Wiley. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0024601>.
- Tinbergen, N. 1963. „On Aims and Methods of Ethology”. *Zeitschrift Für Tierpsychologie* 20 (4): 410. – 33. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1963.tb01161.x>.
- Waddington, C. H. 1942. „Canalization of Development and the Inheritance of Acquired Characters”. *Nature* 150 (3811): 563. – 65. <https://doi.org/10.1038/150563a0>.
- Wagner, Andreas. 1996. „Does Evolutionary Plasticity Evolve?” *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 50 (3): 1008. – 23. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb02342.x>.
- Walsh, D. M. 1998. „The Scope of Selection: Sober and Neander on What Natural Selection Explains”: 250 – 264. *Australasian Journal of Philosophy*, <https://doi.org/10.1080/00048409812348391>.
- Weber, Marcel. 2004. *Philosophy of Experimental Biology*. Prvo izdanje. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511498596>.
- . 2017. „How Objective Are Biological Functions?” *Synthese* 194 (12): 4741. – 55. <https://doi.org/10.1007/s11229-017-1483-z>.
- Weisman, Caroline M. 2022. „The Origins and Functions of De Novo Genes: Against All Odds?” *Journal of Molecular Evolution* 90 (3. – 4): 244. – 57. <https://doi.org/10.1007/s00239-022-10055-3>.
- Wouters, Arno G. 2003. „Four Notions of Biological Function”. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 34 (4): 633. – 68. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2003.09.006>.
- Wright, Larry. 1973. „Functions”. *The Philosophical Review* 82 (2): 139. – 169. <https://doi.org/10.2307/2183766>.
- . 1976. *Teleological Explanations: An Etiological Analysis of Goals and Functions*. Berkeley Los Angeles London: University of California Press.
- Zhu, Jiang, Fuhong He, Songnian Hu i Jun Yu. 2008. „On the Nature of Human Housekeeping Genes”. *Trends in Genetics: TIG* 24 (10): 481. – 84. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2008.08.004>.

Kazalo imena i pojmova

- alternativne etiološke teorije, 15, 103
- Aristotel, 29, 32
- Beckner, Morton, 61, 64
- Buller, David J., 74, 82, 103, 104, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 121, 124, 126, 127, 128, 129
- Cummins, Robert, 24, 32, 63, 85, 87, 88, 89, 90, 91, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 114, 115, 129, 130, 131, 134, 144
- Darwin, 45, 46, 106
- de novo teorija, 16, 138, 139, 161, 162, 163, 164, 165, 166,
- eliminativizam, 14, 17, 18, 19, 23, 26, 32, 33, 37, 38, 39, 40, 42, 43, 44, 51, 52, 71, 99
- ENCODE projekt, 48, 54, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 152, 154, 155, 157, 158, 170
- fitnes, 12, 13, 15, 23, 24, 25, 30, 47, 48, 51, 53, 54, 65, 66, 68, 72, 73, 74, 82, 84, 90, 91, 105, 106, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 121, 123, 124, 126, 127, 128, 129, 132, 134, 135, 136, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 155, 156, 159, 168, 170, 176, 177, 178
- funkcijski iskaz, 9, 10, 18, 20, 22, 26, 27, 39, 63, 66, 78, 80, 87, 93, 94, 95, 96, 99, 116, 117, 177, 178
- Garson, Justin, 11, 12, 27, 28, 29, 30, 31, 46, 48, 52, 54, 56, 58, 59, 64, 65, 67, 70, 73, 74, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 94, 101, 113, 116, 121, 122, 123, 124, 126, 153, 169, 174
- Germain, Pierre-Luc, 9, 22, 34, 37, 42, 43, 45, 46, 49, 95, 147, 151, 152, 175
- Godfrey-Smith, Peter, 43, 46, 52, 82, 90, 103, 108, 109, 110, 119, 120, 132, 174
- Gould, Stephen, 106, 107
- Griffiths, Paul, 103, 104, 105, 106, 107, 111, 119, 120
- Kant, Immanuel, 29, 35
- Kimura, Motoo, 148
- Kitcher, Philip, 61, 78, 101, 102, 113
- Matthewson, John, 130, 131, 132, 133
- mehanizam, 88, 101, 136, 145, 161, 165, 169, 170, 172, 176, 177
- Millikan, Ruth G., 58, 78, 79, 104, 108, 109, 116

- Neander, Karen, 52, 58, 59, 65, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 83, 104, 116, 161
- neoteleologija, 88, 91
- normativnost, 13, 55, 175, 177
- Ohta, Tomoko, 149
- prirodna selekcija, 31, 36, 56, 66, 68, 69, 79, 82, 85, 86, 87, 91, 98, 107, 114, 115, 116, 118, 120, 121, 124, 125, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 142, 145, 148, 149, 151, 153, 162, 164, 169, 170,
- Ratti, Emanuele, 9, 22, 33, 34, 37, 42, 43, 45, 46, 49, 175
- Ruse, Michael, 30, 32, 33, 34, 35, 36, 38, 40
- Schwartz, 103, 104, 118, 119, 120, 121, 124, 126
- Searle, John, 18, 37, 39
- selektirani učinak, 48, 56, 77, 98, 107, 118
- slaba etiološka teorija, 104, 111, 124, 129
- Stoltzfus, Arlin, 149
- teorija nastavljene korisnosti, 104, 119
- teorija nedavne prošlosti, 103, 104, 110, 119, 121, 124
- Tinbergen, Niko, 109, 110
- umjerena etiološka teorija, 15, 16, 55, 104, 112, 114, 117, 118, 126, 129, 131, 134, 139, 150, 151, 154, 155, 158
- uzročna uloga, 13, 14, 24, 32, 36, 49, 51, 52, 54, 70, 85, 86, 87, 92, 93, 94, 95, 97, 99, 102, 103, 111, 114, 127, 138, 144, 145, 146, 147, 151, 174
- Vrba, Elisabeth S., 106, 107
- Weber, Marcel, 18, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 31, 32, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 101
- Wouters, Arno G., 18, 46, 47, 48, 49, 82, 145
- Wright, Larry, 11, 52, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 74, 76, 79, 80, 89, 93, 95, 97, 99, 176