

Verklaren zonder oorzaken te geven.ⁱ

Arno G. Wouters

Algemeen Nederlands Tijdschrift voor Wijsbegeerte 94(3): 178-193

1. Inleiding

Wetenschap produceert (minstens) drie soorten kennis: beschrijvingen, voorspellingen en verklaringen. Beschrijvingen vertellen ons wat het geval is; voorspellingen vertellen ons wat in bepaalde condities het geval zal zijn; maar wat doet een verklaring? Waarom is een verklaring een belangrijk wetenschappelijk succes? Wat voegen verklaringen toe aan onze kennis?

De causale theorie van verklaren, zoals die verdedigd is door ondermeer Wesley Salmon (1984), beantwoordt deze vraag als volgt: verklaringen tonen ons de gebeurtenissen en mechanismen die de te verklaren toestand of gebeurtenis tot stand brengen. Een verklaring van een zonsverduistering legt bijvoorbeeld uit dat die zonsverduistering ontstaat doordat de maan tussen de aarde en de zon schuift. Een verklaring laat, volgens deze theorie, dus zien dat er een causaal verband is tussen de in de verklaring beschreven standen van zaken (de stand van de zon, maan en aarde op een bepaald tijdstip) en de te verklaren gebeurtenis.

In dit artikel zal ik laten zien dat de causale theorie van verklaren niet van toepassing is op het soort redeneringen dat een bioloog “functionele verklaring” of “ecologische verklaring” noemt. Dergelijke verklaringen geven geen inzicht in de manier waarop het te verklaren verschijnsel tot stand komt. Hun verklarend karakter ontlenen zij aan het feit dat zij het te verklaren verschijnsel inpassen in een geheel van functionele afhankelijkheidsrelaties.

Ik begin met een introductie waarin ik uiteenzet wat filosofen zoal gezegd hebben over functionele verklaringen. Vervolgens bespreek ik een voorbeeld van een ecologische verklaring. Daarna zal ik laten zien dat dergelijke verklaringen niet causaal van aard zijn. Ik besluit met een bespreking van de vraag wat dergelijke verklaringen toevoegen aan onze kennis.

ⁱDit artikel is een verbeterde versie van de voordracht met dezelfde titel die ik hield op het tweede Vlaams-Nederlandse Congres voor Algemene en Speciale Wetenschapsfilosofie (Leusden, 18-20 mei 2001). De auteur dankt de aanwezigen, met name Anne Ruth Mackor en Hans Radder, voor hun kritische commentaar. Dit was een aangename stimulans om een aantal punten verder uit te werken.

2. Het standaardbeeld van functionele verklaringen

“Functionele” en “ecologische” verklaringen (in het vervolg spreek ik kortweg over “functionele verklaringen”) vormen een onderdeel van de functionele biologie. De functionele biologie is dat gedeelte van de biologie dat zich bezighoudt met de bouw en activiteit van individuele organismen. Zoals de naam suggereert, hebben functietoeschrijvingen een belangrijke plaats in dit deel van de biologie. Er zijn in de functionele biologie tenminste twee soorten verklaringen waarin een beroep op functies gedaan wordt:

- verklaring van een activiteit of capaciteit van een (deel van een) organisme in antwoord op een hoe-vraag (Hoe vliegt een vogel? Hoe wordt het bloed rondgepompt?),
- verklaring van de vorm of activiteit van een (deel van een) organisme in antwoord op een waarom-vraag (Waarom hebben zoveel organismen een bloedsomloop? Waarom eten Kleine zwanen de wortelknolletjes van fonteinkruiden?)

In het eerste soort verklaringen gaat het om het mechanisme dat de betreffende activiteit of capaciteit tot stand brengt, in het tweede om het biologisch voordeel van die vorm of activiteit. In dit artikel zal ik mij verder beperken tot het tweede soort verklaringen.ⁱⁱ

De meeste wetenschapsfilosofen gaan er (expliciet of impliciet) van uit dat een functionele verklaring een vraag van de vorm ‘waarom hebben *s*-organismen voorwerpⁱⁱⁱ *t*?’ beantwoordt met een functietoeschrijving van de vorm ‘de functie van *t* in *s*-organismen is activiteit / effect *f*’. Zo zou de bewering ‘de functie van het hart is het voortstuwen van het bloed’ verklaren waarom gewervelde dieren een hart hebben. Dit uitgangspunt is voor het eerst verwoord door John Canfield:

Someone might say, 'Explain the function of the thymus', or ask, 'What is the function of the thymus?' or 'Why do animals have a thymus?' When we answer, 'The function of the thymus is [such and such]' we have, it seems plain, given an explanation (Canfield 1964: 293)

Het is in niet minder duidelijke vorm terug te vinden in een recente wetenschapsfilosofische encyclopedie:

Typically, a functional explanation in biology says that an organ *x* is present in an animal because *x* has function *F* (Woodfield 2000: 493)

ⁱⁱIn mijn proefschrift (Wouters 1999) heb ik dit soort verklaringen ‘design verklaringen’ genoemd.

ⁱⁱⁱIn dit artikel gebruik ik ‘voorwerp’ voor alles waaraan volgens een of andere filosofische theorie een biologische functie toegeschreven kan worden: delen, activiteiten, eigenschappen en kenmerken van (delen en activiteiten van) organismen.

Een tweede uitgangspunt is de opvatting dat een functie een *effect* is. Het idee is dat een voorwerp verschillende soorten effecten heeft. Sommige effecten zijn functies en andere niet. Een hart, bijvoorbeeld, heeft de beweging van het bloed tot effect, maar ook het ontstaan van bepaalde geluiden. Het eerste is een functie, de tweede niet. Het formuleren van een criterium om te beoordelen welke effecten functies zijn en welke niet zou één van de belangrijkste taken van een filosofische theorie van functie zijn.

Gegeven de veronderstelling dat functionele verklaringen enkel uit functietoeschrijvingen bestaan, gegeven het idee dat een functie een effect is, en gegeven de veronderstelling dat verklaringen causaal van aard zijn, wordt de belangrijkste vraag die een filosofische theorie van functionele verklaring moet beantwoorden, de vraag hoe een beroep op een functie (d.w.z. op een effect) van het te verklaren verschijnsel dat verschijnsel kan verklaren. Een effect is immers het gevolg van het optreden van het te verklaren verschijnsel en kan dus niet de oorzaak van dat verschijnsel zijn. Er zijn ruwweg twee benaderingen te onderscheiden: de etiologische theorie en de levenskansenbenadering. De eerste beschouwt een functietoeschrijving als een uitspraak over de selectiegeschiedenis van dit soort verschijnselen; de tweede beschouwt een functietoeschrijving als een uitspraak over de levenskansen van het organisme dat het verschijnsel vertoont.

De etiologische theorie (Neander 1980, 1983, 1991a,b, Millikan 1984, 1989, 1993, Mitchell 1989, Brandon 1990, Griffiths 1993, Godfrey-Smith 1994) biedt een elegante uitweg uit het bovengenoemde probleem.^{iv} Dit is dan ook de theorie die onder wetenschapsfilosofen de grootste aanhang heeft. Volgens deze theorie is een functie een effect dankzij welke het voorwerp waaraan de functie toegeschreven wordt in het verleden uitverkoren werd in het proces van natuurlijke selectie. De functie van het hart, bijvoorbeeld, is het voorstuwen van het bloed als het voorstuwen van het bloed datgene is wat harten in het verleden deden, waardoor het hart in de loop van de selectiegeschiedenis ontstond en/of gehandhaafd bleef. Iets preciezer geformuleerd,

^{iv}De meest invloedrijke etiologische theorie is die van Millikan (1984). Deze theorie beoogt de manier waarop wij voorwerpen (delen en gedragingen van organismen, menselijke handelingen, gewoonten en rituelen, technische artefacten, woorden, grammaticale constructies etc.) op basis van hun functie categoriseren, te beschrijven en te verklaren. Ik ben van mening dat (i) delen en gedragingen van organismen in de biologie niet gecategoriseerd worden op de door Millikan beschreven manier, (ii) de toekenning van functies in de biologie niets te maken heeft met de geschiedenis van het voorwerp waaraan een functie toegekend wordt (Wouters 1999, hoofdstuk 7). In dit artikel ga ik daar echter niet op in. Hier is de vraag aan de orde of etiologische theorieën (in het algemeen) inzicht geven in functionele *verklaringen*. Elders in dit nummer bespreken Wybo Houkes en Pieter Vermaas de toepasbaarheid van de etiologische theorie op het domein van technische artefacten.

volgens de etiologische theorie is de functie van een voorwerp in een zeker organisme een effect dat in het verleden werd voortgebracht door hetzelfde soort voorwerp in de voorouders van dat organisme; een effect dankzij welke deze voorouders meer nakomelingen kregen dan hun concurrenten die dit voorwerp misten of waarin dat voorwerp een andere vorm had, als gevolg waarvan dit soort voorwerp haar huidige aandeel in de populatie verkreeg of handhaafde. Mijn hart heeft dus de functie het bloed voor te stuwten, als het hart van mijn voorouders het bloed voortstuwde, er in die voorouderpopulatie varianten waren met een hart dat het bloed niet of minder goed voortstuwde en mijn voorouders als gevolg van dit verschil meer nakomelingen kregen dan die concurrenten.

De etiologische theorie identificeert de functie van een voorwerp van een organisme dus niet met een effect van dat voorwerp in dat organisme, maar met een effect dat een voorwerp van hetzelfde soort in het verleden heeft gehad op het voortplantingssucces van de voorouders van dat organisme. Effecten in het verleden kunnen zonder veel problemen gezien worden als oorzaken van verschijnselen in het heden en het probleem hoe een functietoeschrijving verklarend kan zijn is daarmee opgelost: de functie van een voorwerp is een effect van een overeenkomstig voorwerp in het verleden dat de aanwezigheid van dat voorwerp in het heden verklaart (via het mechanisme van natuurlijke selectie). Functietoeschrijvingen zijn, met andere woorden, verklarend omdat ze specificeren hoe een voorwerp ontstaan is en/of gehandhaafd bleef in de populatie in het proces van natuurlijke selectie.^v

Volgens de levenskansenbenadering (Canfield 1964, 1965, Ruse 1971, Bigelow & Pargetter 1987, Horan 1989, Wimsatt 1972) specificereert een functietoeschrijving de effecten van een voorwerp die de levenskansen van organismen met dat voorwerp vergroten. Het voortstuwten van het bloed is volgens deze theorie een functie van het hart omdat dit effect de levenskansen van organismen met een hart verhoogt. De productie van harttonen heeft bij de meeste niet-menselijke organismen geen gevolgen voor de levenskansen en is dus geen functie. De levenskansenbenadering heeft heden ten dage nauwelijks aanhang onder wetenschapsfilosofen, met name omdat deze benadering moeilijk te verenigen is met een causale theorie van verklaren. De verschillende proponenten van de levenskansenbenadering verschillen van mening over de manier waarop functietoeschrijvingen verklarend zijn. Bigelow & Pargetter (1987) trachten de levenskansenbenadering te verenigen met een causale theorie van verklaring door te benadrukken dat een functie een dispositie is. Volgens hun theorie van functie (de dispositietheorie) ontleent een effect z'n status van functie niet aan het feit dat dat effect de levensduur of het aantal nakomelingen van een organisme daadwerkelijk verhoogd, maar aan de dispositie (neiging) om die zaken te verhogen. Helaas geven Bigelow & Pargetter geen voorbeelden, maar ik stel me er

^vDeze verdienste van de etiologische theorie wordt benadrukt door ondermeer Salmon (1989, § 3.8), Mitchell (1989), Neander (1991b) en Godfrey-Smith (1994).

ongeveer het volgende bij voor. Nachtvlinders vouwen doorgaans hun voorvleugels over de achtervleugels. Sommige soorten hebben felle oogvlekken op de bovenkant van de achtervleugels; als ze opgeschrikt worden openen ze de voorvleugels waardoor deze oogvlekken zichtbaar worden. De vermoedelijke functie van dit gedrag is het afleiden van een mogelijke belager. Door het gebruik van de term ‘dispositie’ lijken Bigelow & Pargetter het volgende te willen benadrukken: ook als het gedrag in een bepaald organisme het functionele effect niet heeft (de vlinder toont de oogvlekken maar wordt toch opgegeten), heeft dit gedrag, volgens de dispositietheorie, in dat organisme de functie belagers af te leiden. Het afleiden van belagers is immers de manier waarop het gedrag de *kans* van dat organisme om te overleven verhoogd.

In de opvatting van Bigelow & Pargetter laat de dispositietheorie zien hoe een functietoeschrijving verklarend is. Net zoals de breekbaarheid van een glas (d.w.z. de dispositie om te breken) verklaart dat glas in bepaalde omstandigheden breekt, zo verklaart de functie (d.w.z. de manier waarop een voorwerp bijdraagt aan de dispositie om te overleven) hoe een organisme overleeft.

Op zowel de etiologische theorie als de dispositietheorie is vanuit filosofische oogpunt van alles op en aan te merken. Ik zal daar in dit artikel niet diep op ingaan. Ik beperk mij tot de vraag of deze theorieën ons helpen te begrijpen hoe functionele verklaringen bijdragen aan het verderen van biologische kennis. Ik zal betogen dat de etiologische theorie ons geen stap verder helpt en dat de levenskansenbenadering op de goede weg zit, maar in zijn huidige vorm nog veel te wensen over laat.

3. Een voorbeeld uit de praktijk van het biologisch onderzoek

3.1 De onvrije natuur

Ik zal dat laten zien aan de hand van een voorbeeld. Mijn voorbeeld komt uit een boek met de veelzeggende titel *De Onvrije Natuur* (Tinbergen et al. 2000). De auteurs van dit boek proberen het gedrag van de organismen die zij bestuderen te verklaren door dit gedrag voor te stellen als een reeks ‘beslissingen’, als een serie ‘keuzen’ uit alternatieven.

Organismen moeten voortdurend ‘beslissingen’ nemen. Maak ik veel of weinig zaden, en laat ik die vroeg of laat in het jaar kiemen? Trek ik door naar Afrika of blijf ik in de Waddenzee? Begin ik dit jaar aan een tweede broedsel of laat ik het bij één? (Tinbergen et al. 2000: 8)

Het gedrag is verklaard als we begrijpen waarom de ‘keus’ die feitelijk door de bestudeerde organismen gemaakt wordt voor het organisme de voordeligste keus is. Telkens opnieuw blijkt dat de gedragsmogelijkheden zo beperkt zijn dat de organismen geen andere keus hebben dan te doen wat ze feitelijk doen.

Laat u niet misleiden door het gebruik van woorden als “keus” en “beslissing”. De auteurs zetten ze niet voor niets tussen aanhalingstekens. Dergelijke termen wekken de indruk dat de

auteurs intentionele verklaringen geven van het gedrag waarin ze geïnteresseerd zijn. Dat dit niet het geval is, blijkt uit ondermeer uit de verscheidenheid aan mechanismen die ‘beslissingen’ kunnen nemen. Een intentionele verklaring zegt iets over de manier waarop een bepaalde gedraging gegenereerd wordt. Van een intentionele verklaring kan pas sprake zijn als er op individueel niveau een mechanisme aanwezig is dat tot verschillende uitkomsten kan leiden. Dit is bij de door de auteurs behandelde ‘beslissingen’ lang niet altijd het geval. De hoeveelheid zaden die een plant produceert en het seizoen waarin deze ontkiemen is doorgaans een soortskenmerk en het is de evolutie die hier de ‘beslissing’ genomen heeft. Kanoetstrandlopers uit Siberië gaan door naar Afrika, terwijl hun soortgenoten uit Groenland en Noordoost-Canada in de Waddenzee blijven. Ook hier is van individuele afweging geen sprake, je herkomst bepaalt waar je naar toe gaat. De ‘beslissing’ om al dan niet een tweede broedsel te beginnen wordt daarentegen wel bewerkt met een mechanisme dat niet alleen verschillende uitkomsten kan opleveren, maar dat feitelijk ook doet: het ene jaar wordt het ene soort gedrag vertoont een ander jaar het andere.

De verklaringen die de schrijvers van *De Onvrije Natuur* naar voren brengen laten zich alleen begrijpen als we ze opvatten als functionele verklaringen. Functionele verklaringen zeggen iets over de vorm van het gedrag maar i.t.t. intentionele verklaringen maken ze geen veronderstellingen m.b.t. de manier waarop het gedrag door het individu gegenereerd wordt. Anders dan intentionele verklaringen veronderstellen functionele verklaringen dan ook geen keuzemechanisme dat verschillende gedragingen kan genereren. De “keuzen” waar de onderzoekers in *De Onvrije Natuur* over spreken zijn dan ook lang niet altijd keuzen tussen verschillende mogelijke gedragingen die organismen kunnen / moeten maken, maar alternatieve gedragingen die bij andere organismen (al dan niet van dezelfde soort) voorkomen, die dezelfde organismen in andere omstandigheden, of op andere tijdstippen, vertonen, of die uitsluitend uit het brein van de onderzoekers stammen. Een functionele verklaring laat zien dat het gedrag dat feitelijk vertoond wordt voor de individuen die dat gedrag uitvoeren gunstiger is (in termen van voortplantings-succes) dan de alternatieve gedragingen, of zelfs dat de alternatieve gedragingen tot dood en non-reproductie zouden leiden. Dit laatste (de alternatieven hebben dood en non-reproductie tot gevolg) is precies wat de onderzoekers met “onvrij” bedoelen. “Onvrij” slaat dus niet op de *dwang* om een bepaalde gedrag te vertonen, maar op de *noodzaak* van dat gedrag. Noodzaak in de zin van nodig om te kunnen blijven leven en nakomelingen te produceren.

3.2 Kleine zwanen, grote trek

De verklaring die ik als voorbeeld naar voren wil brengen betreft de vraag waarom Kleine zwanen tijdens de voorjaarstrek maandenlang uitsluitend de wortelknolletjes van fonteinkruiden eten. Deze vraag wordt behandeld in het door Jan Beekman geschreven hoofdstuk “Kleine zwanen, grote trek” (Beekman 2000).

De Kleine zwanen die in Nederland, Groot-Brittannië en Ierland verblijven, broeden in Noord-Rusland in de delta van de Petsjora rivier en de kusttoendra langs de Barentstzee. De reis van de overwinteringsgebieden naar de broedgebieden neemt zo'n 3 1/2 maand in beslag. De reis verloopt in een aantal etappes. De zwanen leggen telkens in enkele dagen een grote afstand (tot 1200 km) af, en blijven dan 2-3 weken op dezelfde plaats rondhangen. De trek begint half februari. In eerste instantie begeven de zwanen zich naar Duitsland en Denemarken. Eind maart vliegen de vogels door naar de kustwateren van Estland. Half april arriveren de eerste exemplaren in het Russische deel van de Finse Golf. Begin mei is de Witte Zee bereikt, vanwaar de zwanen eind mei, begin juni naar de broedgebieden vertrekken.

In de overwinteringsgebieden eten de zwanen vooral gras. In Duitsland en Denemarken verschuift het dieet naar koolzaad en aardappelrestanten. Tijdens de rest van de reis eten ze uitsluitend nog de wortelknolletjes van fonteinkruiden.

De verklaring die Beekman voor deze 'keus' geeft schittert in z'n eenvoud: de zwanen hebben geen andere 'keus'. Er is in de doortrekgebieden omstreeks de tijd dat de zwanen daar verblijven niets anders te eten. Dit lijkt in eerste instantie een saai antwoord. Het wordt echter heel wat minder saai op het moment dat je bedenkt dat dit gebrek aan keuzevrijheid een gevolg is van een eerdere 'keus', namelijk de 'keus' om al in februari te vertrekken. Ganzen, bijvoorbeeld, vertrekken veel later in het jaar en volgen het front van ontluikende grassen. Waarom doen de zwanen dat niet?

Om dat te verklaren beroept Beekman zich op een tweetal factoren, namelijk (1) de vereiste aankomstdatum en (2) de benodigde reistijd. Ieder van deze factoren kan weer verder verklaard worden. De vereiste aankomstdatum wordt als volgt verklaard. De zwanen moeten voor het einde van de zomer weer uit de broedgebieden vertrokken zijn. Als ze ook maar een dag te laat vertrekken volgt, genadeloos, de dood. De arctische zomer duurt gemiddeld slechts 120 dagen. Na het leggen van de eieren duurt het ongeveer 110 dagen voor de jongen in staat zijn om te trekken. Er lijkt zo'n tien dagen speling te zijn (wat op zich al krap is). Hoe vroeger je met broeden begint hoe beter je van die speling kunt profiteren. Maar dat niet alleen: in de broedgebieden heerst hevige concurrentie om nestplaatsen, hetgeen ondermeer blijkt uit de frequent optredende gevechten. Deze gevechten worden gewonnen door de zwaarste mannetjes. De zwanen die als eerste de laatste pleisterplaats in de Witte Zee bereiken, bezetten de beste voedsel-territoria en hebben bovendien meer tijd om op te vetten dan degenen die later arriveren. De zwanen die het vroegst in de Witte Zee arriveren zijn daardoor sterker dan degenen die later arriveren en vergroten zo hun kansen op een geschikte nestplaats. Een zwaan moet dus eigenlijk in de broedgebieden arriveren op het moment dat het terrein daar geschikt is om met broeden te starten.

De benodigde reistijd wordt (behalve uit de afstand tussen de broedgebieden en de overwinteringsgebieden) vooral verklaard uit de lichaamsgrootte van de Kleine zwaan. Niettegenstaande

hun naam, zijn Kleine zwanen in vergelijking met andere trekvogels behoorlijk groot. Ze wegen 5–7 kilo en zijn veel groter dan ganzen. Dit heeft belangrijke gevolgen voor de benodigde reistijd. Uit berekeningen aan de hand van modellen en experimenten blijken de volgende fysiologische wetmatigheden:

- de hoeveelheid energie die nodig is om te vliegen neemt exponentieel toe met het lichaamsgewicht;
- het percentage vet (de belangrijkste brandstofreserve) dat een vogel kan opslaan zonder dat deze te zwaar wordt om te vliegen, neemt af met het lichaamsgewicht;
- grotere vogels hebben meer tijd nodig om op te vetten dan kleine vogels.

Als gevolg hiervan kan een Kleine zwaan veel minder grote afstanden afleggen dan kleinere vogels zoals ganzen. Een weldoorvoede Kleine zwaan kan ruim duizend kilometer achtereen vliegen en moet daarna gedurende enkele weken opvetten voor hij weer verder kan.

Samenvattend luidt de verklaring in mijn voorbeeld: gezien de (fysische en sociale) condities in de broedgebieden en de tijd die de jongen nodig hebben om te volgroeien moet een Kleine zwaan in het broedgebied arriveren op het moment dat dit geschikt is voor het broeden; gezien de af te leggen afstand en de grootte van de Kleine zwaan moet de zwaan dan al in februari vertrekken; gezien de condities van de doortrekgebieden in die tijd zit er dan niets anders op dan wortelknolletjes te eten. Als de Kleine zwaan niet in staat en bereid zou zijn wortelknolletjes te eten zou hij of niet vroeg genoeg kunnen vertrekken of doodgaan tijdens de trek (zie fig. 1).

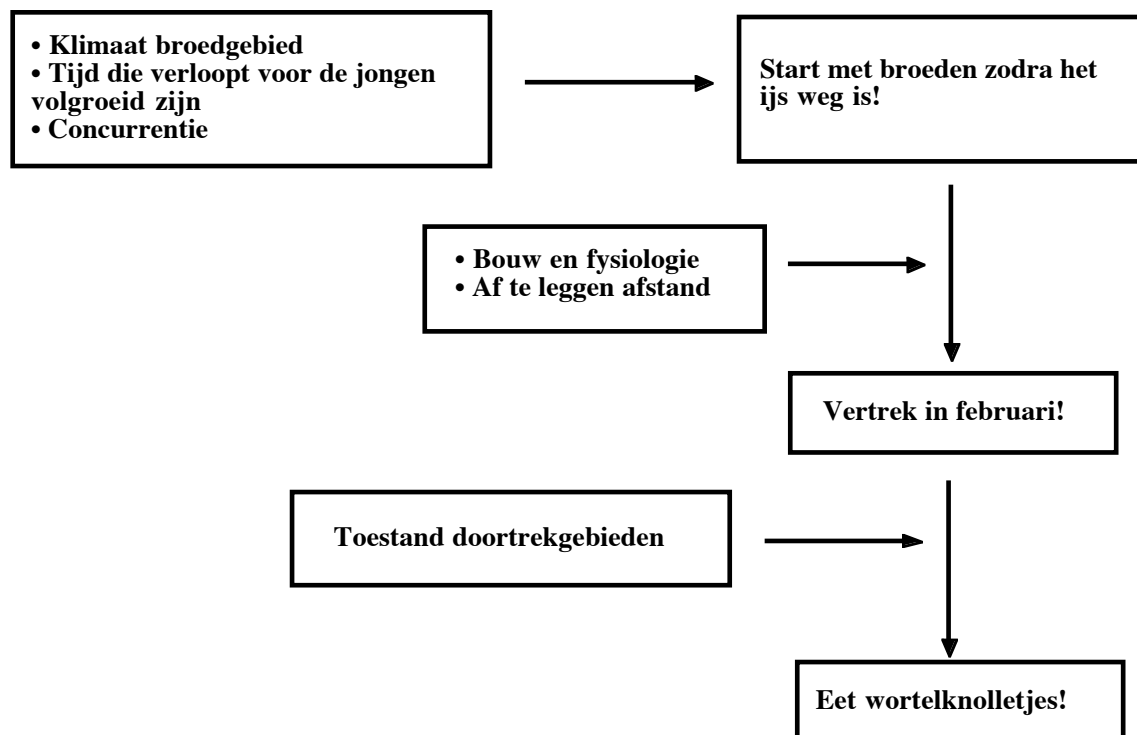


Fig. 1: Hoe ‘onvrij’ Kleine zwanen in hun trekgedrag zijn

4. Evaluatie van het standaardbeeld aan de hand van dit voorbeeld

4.1 De structuur van de verklaring

Zoals gezegd bestaat een functionele verklaring volgens het standaardbeeld van functionele verklaringen uit een functietoeschrijving in antwoord op een waarom-vraag. In het verhaal van Beekman heeft de volgende functietoeschrijving een belangrijke rol: ‘de functie van het eten van wortelknolletjes is het verkrijgen van energie’ (hoewel deze nogal impliciet blijft). In een eerste reconstructie volgens het standaardbeeld zou de verklaring in mijn voorbeeld dus de vraag ‘waarom eten Kleine zwanen in bepaalde periodes van hun leven uitsluitend wortelknolletjes?’ beantwoorden met de functietoeschrijving ‘de functie van het eten van wortelknolletjes is het verkrijgen van energie’.

Een meer informatieve reconstructie kan worden verkregen met de volgende functietoeschrijving: ‘de functie van het eten van wortelknolletjes is het bereiken van het broedgebied op zo’n tijdstip dat de kans optimaal is dat de jongen volgroeid zijn voor de zwanen weer wegtrekken’.

Beide reconstructies stuiten op problemen. Ten eerste is in beide gevallen de verklaring die Beekman geeft veel informatiever dan de reconstructie. Beekman legt een relatie tussen enerzijds het eten van wortelknolletjes en anderzijds de grootte van de zwaan, de fysische eigenschappen van het broedgebied, de onderlinge concurrentie, en de tijd die de jongen nodig hebben om te volgroeien. In de reconstructies is daar niets van terug te vinden. Ten tweede doet geen van beide reconstructies recht aan de getrapte *structuur* van ‘keuzen’ die Beekman ons presenteert (en die ik in figuur 1 weergegeven heb): de ‘keus’ om in arctische gebieden te overwinteren kan alleen succesvol zijn als je ook ‘kiest’ om vroeg te vertrekken en die ‘keus’ kan alleen succesvol zijn als je in staat en bereid bent wortelknolletjes te eten.

Dit soort problemen is inherent aan het standaardbeeld. Volgens het standaardbeeld bestaat een functionele verklaring immers uitsluitend uit beweringen die de effecten van het te verklaren gedrag specificeren. Dergelijke specificaties vertellen ons op z’n hoogst hoe het gedrag een bepaald probleem oplost. Functionele verklaringen beperken zich echter niet tot het specificeren van een oplossing; ze vertellen ook hoe het probleem ontstaat. Een reconstructie die een verklaring uitsluitend voorstelt als een opsomming van de consequenties van het te verklaren gedrag kan aan dat laatste geen recht doen. Daarvoor moeten we verder kijken dan de effecten van het te verklaren gedrag naar de overige eigenschappen van het organisme en de omgeving waarin het leeft.

In paragraaf 5.1 geeft ik een explicatie van de structuur van functionele verklaringen die met dit inzicht rekening houdt. In de volgende paragrafen laat ik zien dat noch de etiologische, noch de dispositietheorie de kracht van Beekmans verklaring voldoende tot zijn recht laten komen.

4.2 De etiologische theorie

Volgens de etiologische theorie zou de verklaring ons inzicht geven in de selectiegeschiedenis van het trekgedrag. Volgens deze theorie veronderstelt Beekmans verklaring dat er in het verleden varianten in de populatie bestaan hebben die geen of minder wortelknolletjes konden of wilden eten en varianten die de neiging hadden niet in februari (maar eerder of later in het jaar) uit de overwinteringsgebieden te vertrekken. Beekmans verklaring vertelt ons, volgens de etiologische theorie, dat de neiging van Kleine zwanen om wortelknolletjes te eten gehandhaafd bleef in de populatie omdat afwijkende varianten die niet in staat of bereid waren wortelknollejes te eten al snel weer uit de populatie verdwenen doordat ze te weinig energie hadden. Tevens vertelt de verklaring ons dat de neiging om in februari te vertrekken gehandhaafd bleef doordat varianten die de neiging hadden om op een ander tijdstip te vertrekken te vroeg of te laat arriveerden waardoor hun broedsucces nihil was.

Deze interpretatie doet geen recht aan de verdienste van Beekmans verklaring. Die verdienste is gelegen in het inzicht in de relatie tussen enerzijds het eten van wortelknolletjes en anderzijds het gewicht van de vogel, de te overbruggen afstand en de condities van de broed- en doortrekgebieden. Deze relatie is niet historisch van aard. Het is een (synchrone) relatie tussen een bepaald kenmerk van bepaalde individuen en de andere kenmerken van die individuen en de omgeving waarin ze leven, geen (diachrone) relatie tussen een individu en het functioneren van z'n voorouders. Het trekgedrag heeft ongetwijfeld een selectiegeschiedenis, maar Beekmans verklaring gaat niet op die geschiedenis in en veronderstelt zelfs niet dat het gedrag een selectiegeschiedenis heeft. Iemand die niet op de hoogte is van de evolutietheorie, maar wel van het leven van de Kleine zwaan, en van de relevante condities en wetmatigheden kan de verklaring begrijpen of bedenken. De verklaring werkt ook als zou blijken dat het gedrag niet door selectie maar door zelforganisatie ontstaan is. Zelfs een creationist kan de verklaring accepteren. De noden van een organisme zijn immers volledig bepaald door de toestand op het moment dat de nood zich voordoet, niet door de geschiedenis van die toestand. Een duik in de geschiedenis kan ons leren waarom de neiging om wortelknolletjes te eten zich ontwikkeld heeft en hoe de Kleine zwanen in de situatie gekomen zijn dat ze het nodig hebben om wortelknolletjes te eten, maar om vast te stellen dat het nodig is om wortelknolletjes te eten en te begrijpen waarom dat nodig is, hebben we niets aan de geschiedenis. Dit is analoog aan de situatie in een schaakpartij: hoewel de stand op een zeker moment afhangt van het spelverloop tot dat moment, hangt het uitsluitend van de stand af wat de beste zet is. Kennis van het spelverloop helpt niet om te beoordelen wat de beste zet is en evenmin om te begrijpen waarom die zet de beste is.

Dat de verklaring zich niet met de geschiedenis bezig houdt, blijkt ook uit het soort evidentie dat Beekman aanvoert ter ondersteuning van zijn verklaring. Beekman doet geen poging vast te stellen wat de reële varianten zijn die in het verleden opdoken; hij stelt geen fylogenetische stamboom op; hij onderzoekt niet of de bestaande verschillen tussen Kleine zwanen een erfelijke

basis hebben. Evenmin vertelt hij ons hoe lang het gedrag al in de populatie bestaat en hoe lang het duurt voor het verdwenen zou zijn als er geen selectie zou optreden. In plaats daarvan presenteert hij veldwaarnemingen betreffende de trekroute, berekeningen betreffende brandstofgebruik en vliegvermogen, tellingen, grafieken betreffende de relatie tussen de gevlogen afstand en de duur van de pauze die daarop volgt, gegevens over de toestand van de gebieden waar de zwaan leeft, gedragswaarnemingen die de hypothese van concurrentie ondersteunen, en waarnemingen betreffende de relatie tussen gewicht en broedsucces, en tussen doortrekperiode en broedsucces. Allemaal zaken die niet de selectiegeschiedenis betreffen maar relaties tussen omstandigheden, gedragingen en broedsucces.

Zoals gezegd levert de opvatting dat functionele verklaringen historisch van aard zijn, een elegant antwoord op de vraag hoe functionele verklaringen verklarend zijn: ze specificeren een effect dat in het verleden feitelijk een rol heeft gespeeld in het ontstaan en handhaven van het gedrag in het proces van natuurlijke selectie. Mijn voorbeeld toont echter aan dat die opvatting onjuist is. De charme van de verklaringen in *De Onvrije Natuur* lijkt er juist in te liggen dat ze ons wat leren over het gedrag zonder op de specifieke oorzaken en de geschiedenis van dat gedrag in te gaan. Een filosofische theorie m.b.t. functionele verklaringen zou dus moeten laten zien hoe biologen verklaringen kunnen geven zonder op de selectiegeschiedenis in te gaan. De etiologische theorie heeft ons wat dit betreft niets te bieden. De levenskansenbenadering pretendeert precies dit te doen. In de volgende paragraaf zal ik nagaan in hoeverre dit gelukt is.

4.3 De dispositietheorie

Volgens de dispositietheorie zou een verklaring ons vertellen hoe het te verklaren gedrag bijdraagt tot de dispositie, van de organismen die dit gedrag vertonen, om te overleven en zich voort te planten. Volgens de dispositietheorie vertelt de verklaring van Beekman dat het vermogen en de bereidheid maandenlang van wortelknolletjes te leven bijdraagt aan de fitness van de organismen die die gewoonte hebben doordat die gewoonte het mogelijk maakt vroeg te vertrekken, hetgeen weer bijdraagt aan een vroege aankomst in de broedgebieden, hetgeen weer bijdraagt aan een optimalisatie van de kans dat de jongen tijdig volgroeid zijn.

Deze verklaring komt een eind in de goede richting. Ten eerste kan de dispositietheorie, anders dan de etiologische theorie, een verband leggen tussen het eten van wortelknolletjes en het broedsucces: het eten van wortelknolletjes maakt het mogelijk dat de zwaan vroeg genoeg kan vertrekken om op tijd in de broedgebieden te arriveren. Ten tweede lijken de onderzoekers zich inderdaad bezig te houden met de voordelen van een bepaald soort gedrag voor de organismen die dit gedrag vertonen en niet met het broedsucces in het verleden.

Toch stuit ook de dispositionele interpretatie op een aantal problemen. Ten eerste is het zo dat de voordelen van het te verklaren gedrag in de verklaring van Beekman weliswaar een belangrijke rol spelen, maar dat er daarnaast ook allerlei andere factoren een rol spelen, zoals de om-

standigheden waarin het organisme leeft en allerlei fysiologische wetmatigheden. Een goede uiteenzetting van functionele verklaringen zal ook aan deze aspecten van de verklaring aandacht moeten besteden.

Ten tweede, is het zo dat de dispositietheorie het voorstelt alsof een functionele verklaring beoogt het overleven en voortplanten van een bepaalde organismen te verklaren (deze zwaan kon zich succesvol voortplanten dankzij het feit dat hij wortelknolletjes at waardoor hij in staat was zonder problemen de broedgebieden te bereiken ondanks dat hij al in februari vertrokken was). De onderzoeker in mijn voorbeeld lijkt echter in eerste instantie het trekgedrag te willen verklaren (de Kleine zwaan eet wortelknolletjes omdat er niets anders is, hij vertrekt in februari omdat hij dan voldoende tijd heeft om aan het begin van het broedseizoen de broedgebieden te bereiken), niet het broedsucces. Hij noemt het broedsucces regelmatig, maar het beroep op het broedsucces is een middel om het trekgedrag te verklaren, niet het doel van de verklaring.

Dit tweede probleem is inherent aan iedere poging om de levenskansenbenadering te combineren met een causale theorie van verklaren. Omdat de voordelen van een bepaald gedrag voor een bepaald organisme het gedrag van dat organisme niet veroorzaken, kan een verklaring die het gedrag van een bepaald organisme verklaart met een beroep op de voordelen van het gedrag voor dat organisme nooit causaal van aard zijn. Toch lijkt dit (het verklaren van het gedrag van een bepaald organisme met een beroep op de voordelen van het gedrag voor dat organisme) precies te zijn wat een verklaring als die van Beekman doet. Het idee dat dergelijke verklaringen niet causaal van aard zijn, moet dus hoogst serieus genomen worden.

4.4 Conclusie

Samenvattend, kunnen we aan de hand van dit voorbeeld constateren dat: (1) functionele verklaringen een complexe structuur hebben die zich niet laat reduceren tot een collectie functietoeschrijvingen, (2) functionele verklaringen zich bezig lijken te houden met synchrone verbanden tussen de verschillende eigenschappen van een organisme en de omgeving waarin het leeft, inplaats van met de geschiedenis van het gedrag, (3) functionele verklaringen ons geen inzicht lijken te geven in de oorzaken van het te verklaren gedrag. In de volgende sectie schets ik een uitwerking van de levenskansenbenadering die aan al deze constatering recht doet.

5. Verklaren zonder oorzaken te geven

5.1 Structuur van functionele verklaringen

In mijn opvatting moeten de 'keuzen' waar de onderzoekers over spreken opgevat worden als hypothetische alternatieve gedragingen. Een functionele verklaring van een bepaalde gedraging beantwoordt de vraag waarom het feitelijk vertoonde gedrag vertoond wordt, en niet een of andere alternatieve gedraging. De vraag die een dergelijke verklaring beantwoordt heeft dus de

vorm ‘Waarom doen s -organismen activiteit i op wijze m_1 inplaats van op wijze $m_2 \dots m_n$ ’, bijvoorbeeld ‘Waarom eten Kleine zwanen gedurende de trek lange tijd uitsluitend de wortelknolletjes van fonteinkruiden inplaats van iets anders?’.

Een functionele verklaring beantwoordt deze vraag door uit te leggen waarom het werkelijke gedrag voor de organismen die dat gedrag vertonen, op het moment dat ze dat vertonen en in de condities waarin ze het vertonen, voordeliger is dan die alternatieve gedragingen. Voordeliger in de zin dat de fitness van het organisme groter is als het de gedragingen vertoont die het vertoont dan wanneer het in plaats van dat gedrag de alternatieve gedragingen zou vertonen.

Als eerste stap specificceert de verklaring een rol die het te verklaren gedrag vervult in het vermogen van bepaalde organismen (in het voorbeeld Kleine zwanen) om zich te handhaven en nakomelingen voort te brengen. Deze rol is de functie van het gedrag.^{vi} In het voorbeeld wordt aan het eten van wortelknolletjes de functie van energiebron toegeschreven. Vervolgens gaat de verklaring in op de vraag waarom deze functie vervuld wordt op de manier waarop ze vervuld wordt (in het voorbeeld door het eten van wortelknolletjes) en niet op een van de alternatieve manieren. Dit deel van de verklaring specificceert welke kenmerken van het organisme en van de omgeving waarin het leeft het voordeliger of zelfs nodig maken om de functie te vervullen op de manier waarop die functie vervuld wordt. Tevens wordt uitgelegd hoe het komt dat die kenmerken deze invulling voordeliger of nodig maken.

Met andere woorden, een functionele verklaring

- (i) specificceert een functie van het te verklaren gedrag,
- (ii) specificceert de condities die het nodig of voordelig maken dat de functie vervuld wordt zoals ze vervuld wordt, en
- (iii) legt uit hoe het komt dat die condities het nodig of voordelig maken dat de functie vervuld wordt zoals ze vervuld wordt.

In veel functionele verklaringen van gedrag heeft de verklaring ad. (iii) twee onderdelen: een specificatie van een structuur van afhankelijkheden die er tussen de condities en het te verklaren gedrag bestaat (in het voorbeeld weergegeven in figuur 1) en een uiteenzetting van de manier waarop die afhankelijkheden gerelateerd zijn tot de wetten der natuur (in het voorbeeld ondermeer de verklaring van de relatie tussen grootte van de vogel en benodigde reisduur op grond van fysiologische wetmatigheden).

Schematisch voorgesteld ziet zo’n functionele verklaring er als volgt uit:

S -organismen doen activiteit i op wijze m_1 inplaats van op wijze $m_2 \dots m_n$ omdat:

- (1) bij s -organismen heeft activiteit i functie f
- (2) s -organismen leven in condities $c_1 \dots c_n$

^{vi}Zie Cummins (1975), Wouters (1999, hoofdstuk 2) en Craver (2001) voor een bespreking van deze notie van functie.

- (3) condities $c_1 \dots c_n$ maken via R dat in s -organismen f beter vervuld wordt als i op wijze m_1 gedaan wordt dan wanneer i op wijze $m_2 \dots m_n$ gedaan wordt
- (4) (verklaring van R)

In mijn voorbeeld:

Kleine Zwanen eten gedurende het grootste deel van de voorjaartrek de wortelknolletjes van fontein-kruiden en niets anders omdat:

- (1) Bij Kleine zwanen heeft eten de functie energie te verkrijgen.
- (2) Kleine zwanen broeden in arctische gebieden; na het leggen van de eieren duurt het ruim 110 dagen voor de jongen in staat zijn weg te trekken; de arctische zomer begint in juni en duurt gemiddeld 120 dagen, er heerst grote concurrentie om voedsel en nestplaatsen in de broedgebieden; Kleine zwanen wegen 5–7 kilo; Klein zwanen overwinteren in Nederland, Groot-Brittannië en Ierland; in de doortrekgebieden zijn op het moment dat de zwanen daar aanwezig zijn de wortelknolletjes van fontein-kruiden de enige beschikbare voedingsbron.
- (3) Gegeven de condities in de broedgebieden en de tijd die verloopt voor de jongen volgroeid zijn, kunnen de zwanen hun jongen alleen grootbrengen als ze starten met broeden zodra de broedgebieden daar geschikt voor zijn. Gezien het gewicht van de zwanen en de af te leggen afstand lukt dit alleen als ze in februari vertrekken. De zwanen zijn dan vanaf maart in gebieden waar wortelknolletjes de enige voedselbron vormen. Kleine zwanen kunnen dus alleen voldoende energie binnenkrijgen als ze in staat en bereid zijn gedurende de trek uitsluitend wortelknolletjes te eten.
- (4a) Gegeven de veronderstelling dat zwanen alleen tijdens de zomer in de arctische gebieden kunnen leven, spreekt de relatie tussen de duur van de arctische zomer, de tijd die nodig is om de jongen groot te brengen en de noodzaak op tijd in de broedgebieden te arriveren voor zich (het is een kwestie van optellen en aftrekken). Het feit dat de concurrentie de druk om vroeg te arriveren vergroot, wordt verklaard doordat de zwanen die het eerste op de laatste pleisterplaats arriveren de beste voedselplekken bezetten ('wie het eerst komt die het eerst maalt') en de langste tijd hebben om op te vetten. Daardoor zijn de zwanen die vroeg arriveren sterker en dus beter in staat zich een nestplaats te veroveren. Het 'wie het eerst komt die het eerst maalt' principe, wordt op zijn beurt weer verklaard op basis van de veronderstelling dat het makkelijker is een voedselterritorium te verdedigen dan het met geweld te veroveren (dit laatste principe is nogal impliciet en blijft onverklaard).
- (4b) De relatie tussen de benodigde reisduur, de afstand en het gewicht van de zwaan wordt gelegd met behulp van een aantal fysiologische wetmatigheden.

5.2 Het karakter van functionele verklaringen

Hoe draagt een verklaring met een dergelijke structuur nu bij aan de wetenschap? Wat hebben we er aan om de in de verklaring genoemde feiten in het geschetste verband te plaatsen? Wat voegt dat toe aan onze kennis?

Laten we, om te beginnen, deze vragen eens stellen met betrekking tot causale verklaringen. Denk bijvoorbeeld aan een verklaring van een zonsverduistering. Deze laat zien hoe de maan tussen de aarde en de zon schuift. Wat voegt die verklaring toe aan de in de verklaring beschreven feiten zoals de positie van de zon, maan en aarde en de baan van het licht? Volgens de causale theorie van verklaring luidt het antwoord op deze vraag: ‘het inzicht dat de genoemde feiten op een bepaalde manier samenhangen, natuurlijk’. De verklaring laat zien *hoe de zonsverduistering voortgebracht werd* door de in de verklaring genoemde gebeurtenissen, processen en mechanismen. Meer algemeen gesteld: een causale verklaring legt uit hoe de te verklaren gebeurtenis of toestand tot stand komt, door een aantal oorzaken van die gebeurtenis / toestand te specificeren en de processen of mechanismen die die oorzaken verbinden met te verklaren gebeurtenis / toestand te beschrijven (zie Salmon 1984, Glennan 1996). Het belangrijkste product van een causale verklaring is dus: inzicht in de relatie tussen de te verklaren gebeurtenis / toestand en de oorzaken daarvan.

Ik heb hierboven al verdedigd dat de verklaring van Beekman niet laat zien hoe het trekgedrag tot stand gekomen is. Toch laat Beekmans verklaring wel degelijk zien hoe de in de verklaring genoemde feiten samenhangen. De aard van de samenhang die een functionele verklaring toont is echter anders dan de aard van de samenhang die een causale verklaring toont. Terwijl een causale verklaring laat zien hoe de te verklaren gebeurtenis of toestand tot stand kwam, laat een functionele verklaring zien waarom de te verklaren eigenschap nodig of voordelig is. Een functionele verklaring toont ons hoe de te verklaren eigenschap(en) passen in een structuur van functionele afhankelijkheden.^{vii} Beekman verklaart bijvoorbeeld het vermogen en de bereidheid van Kleine zwanen om wortelknolletjes te eten door te laten zien hoe de levenskansen van een Kleine zwaan afhankelijk zijn van dat gedrag. Het product van een functionele verklaring is dus inzicht in de manier waarop een levend organisme afhankelijk is van de te verklaren eigenschap(en).

Voor alle duidelijkheid: net zoals een causale verklaring zich niet beperkt tot de constatering dat de omstandigheden kennelijk zo waren dat het te verklaren gebeurtenis / toestand tot stand kwam (maar tevens de oorzaken specificeert en de verbinding tussen de oorzaken en het effect beschrijft), zo beperkt een functionele verklaring zich niet tot de constatering *dat* een bepaalde eigenschap nodig of voordelig is. Een functionele verklaring legt tevens uit *waarom* die eigenschap nodig of voordelig is. Dit gebeurt door (1) te verwijzen naar condities (zoals de grootte van de zwaan, de afstand tussen broed- en overwinteringsgebied etc.) die de te verklaren eigenschap nodig maken (die als het ware om de verklaren eigenschap vragen) en (2) uit te leggen hoe die afhankelijkheidsrelatie (‘... maakt ... nodig’) samenhangt met wat fysisch gezien al dan niet

^{vii}Zie Wouters (1999, § 8.3.4) voor een analyse van de notie van functionele afhankelijkheid.

mogelijk is (d.w.z. met welke mechanismen levensvatbaar zijn; anders gezegd, met welke vormen van materie op het organismale organisatieniveau al dan niet kunnen bestaan).

5.3 De epistemologie van functioneel verklaren

Een goed inzicht in de structuur van functionele verklaringen is niet alleen van belang om het karakter van functionele verklaringen te begrijpen, maar ook om greep te krijgen op de eisen die aan dit soort verklaringen gesteld worden. Wanneer is het te verklaren verschijnsel begrepen?

In het algemeen zullen we van een goede verklaring vereisen dat de beweringen waaruit deze opgebouwd is en de veronderstellingen die de verklaring maakt, onderbouwd en houdbaar zijn. Iemand die een of meer van de beweringen in een verklaring niet accepteert zal immers ook niet vinden dat de verklaring hem helpt het te verklaren verschijnsel te begrijpen.

Net zo belangrijk voor de mate waarin een verklaring ons het te verklaren fenomeen doet begrijpen is de volledigheid van de verklaring. Een verklaring die niet volledig genoeg is geeft niet voldoende inzicht. Een verklaring die te gedetailleerd is draagt echter evenmin bij tot begrip: we zien dan door de bomen het bos niet meer. De boven geschetste structuur suggereert dat er aan de volledigheid van een functionele verklaring drie verschillende aspecten zitten: precisie, uitgebreidheid en diepte. Als we een functionele verklaring opvatten als een weergave van een netwerk van functionele afhankelijkheden dan heeft de precisie te maken met de mate waarin de direct relevante knopen weergegeven zijn, uitgebreidheid met de mate waarin de direct relevante knopen ingebed zijn in een netwerk en diepte met de mate waarin de relatie tussen de knopen verklaard is.

Ten eerste kan een verklaring meer of minder volledig zijn in de zin dat er meer of minder van de factoren die direct van invloed zijn op de mate waarin de te verklaren eigenschap voordelig is in de verklaring betrokken zijn. Dit aspect van volledigheid zal ik, bij gebrek aan een betere term, de *precisie* van de verklaring noemen. In het hier behandelde voorbeeld zou de precisie kleiner zijn geweest indien de noodzaak om zo vroeg mogelijk met broeden te beginnen alleen verklaard werd op basis van de duur van de zomer en de tijd die verloopt voor de jongen volgroeid zijn, zonder daarin de concurrentie te betrekken.

Ten tweede kan een verklaring meer of minder uitgebreid zijn. Een verklaring wordt *uitgebreid* door een van de factoren in de verklaring (bijvoorbeeld het tijdstip van vertrek) op zijn beurt te verklaren (dit tijdstip is gezien het gewicht en de af te leggen afstand nodig om op tijd te arriveren). Anders gezegd: een verklaring wordt uitgebreid door een verklarende factor zelf als de uitkomst van een ‘beslissing’ voor te stellen.

Het verschil tussen precisie en uitgebreidheid heeft te maken met de notie ‘direct relevant’. Relaties van functionele afhankelijkheid zijn niet transitief: de grootte van Kleine zwanen maakt het (tezamen met de gewenste aankomsttijd en de afstand) nodig dat de zwanen in februari vertrekken en die vertrektijd maakt het (tezamen met de toestand in de doortrekgebieden) nodig dat

Kleine zwanen wortelknolletjes eten. Het is echter niet zo dat de grootte van Kleine zwanen het (direct) nodig maakt om wortelknolletjes te eten: ook kleinere vogels die in februari vertrekken zouden wortelknolletjes moeten eten (er is immers geen andere voedselbron). Terwijl het vertrek in februari dus direct relevant is voor de noodzaak om wortelknolletjes te eten, is de grootte van de zwaan indirect relevant (via de noodzaak om in februari te vertrekken). Een verklaring wordt preciezer door meer direct relevante factoren in de verklaring te betrekken, de verklaring wordt uitgebreid door een relevante factor te verklaren.

Een derde manier waarop een verklaring meer of minder volledig kan zijn betreft de diepte. De *diepte* van een verklaring wordt bepaald door de mate waarin de afhankelijkheidsrelaties verklaard zijn op basis van onderliggende wetmatigheden. In het voorbeeld wordt de relatie tussen de grootte van Kleine zwanen en de noodzaak om in februari te vertrekken verdiept door een beroep te doen om een aantal fysiologische wetmatigheden. De verklaring zou nog verder verdiept kunnen worden door deze wetmatigheden op hun beurt te verklaren.

6. Conclusies

In de hedendaagse wetenschapsfilosofie wordt doorgaans verondersteld dat een functionele verklaring bestaat uit een functietoeschrijving in antwoord op een waarom-vraag. Mijn voorbeeld toont aan dat deze veronderstelling onjuist is. De verklaring in mijn voorbeeld (i) specificceert een functie van het te verklaren gedrag, (ii) specificceert de kenmerken van het organisme en de omgeving waarin het leeft die het nodig of voordelig maken dat de functie vervuld wordt op de manier waarop ze vervuld wordt en (iii) laat zien hoe de relatie tussen de verklarende kenmerken en het te verklaren gedrag samenhangt met de fysische beperkingen van levende mechanismen.

Mijn reconstructie laat zien dat de verklarende kracht van functionele verklaringen er in gelegen is dat deze verklaringen laten zien hoe het te verklaren verschijnsel past in een structuur van functionele afhankelijkheden. De reconstructie suggereert dat de mate waarin wij het te verklaren verschijnsel volledig begrepen hebben afhangt van de precisie, de uitgebreidheid en de diepte van de verklaring. Literatuur.

Literatuur

- Beekman, J.H. (2000), Kleine zwanen, grote trek. Hoe 'onvrij' Kleine zwanen in hun trekgedrag zijn. In: Tinbergen, J., J. Bakker, et al (ed.), *De onvrije natuur*; Utrecht: KNNV Uitgeverij, p. 24–32.
- Bigelow, J. & R. Pargetter (1987), Functions. *The Journal of Philosophy* **84**: 181-196.
- Brandon, R.N. (1990), *Adaptation and Environment*. Princeton: Princeton University Press.
- Canfield, J. (1964), Teleological Explanation in Biology. *British Journal for the Philosophy of Science* **14**: 285-295.
- Canfield, J. (1965), Teleological Explanation in Biology: A Reply. *British Journal for the Philosophy of Science*
- Craver, C.F. (2001), Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy. *Philosophy of Science* **68**: 53-74.

- Cummins, R. (1975), Functional Analysis. *The Journal of Philosophy* **72**: 741-765.
- Glennan, S.S. (1996), Mechanisms and the Nature of Causation. *Erkenntnis* **44**: 49-71.
- Godfrey-Smith, P. (1994), A Modern History Theory of Functions. *Nous* **28**: 344-362.
- Griffiths, P.E. (1993), Functional Analysis and Proper Functions. *British Journal for the Philosophy of Science* **44**: 409-422.
- Horan, B.L. (1989), Functional Explanations in Sociobiology. *Biology and Philosophy* **4**: 131-158, 205-228.
- Millikan, R.G. (1984), *Language, Thought, and Other Biological Categories*. Cambridge: MIT Press.
- Millikan, R.G. (1989), An Ambiguity in the Notion "Function". *Biology and Philosophy* **4**: 172-176.
- Millikan, R.G. (1993), Propensities, Exaptations, and the Brain. In: *White Queen Psychology and Other Essays for Alice*; Cambridge: The MIT Press, p. 31-50.
- Mitchell, S.D. (1989), The Causal Background of Functional Explanation. *International Studies in the Philosophy of Science* **3**: 213-230.
- Neander, K. (1980), Teleology in Biology. *Paper presented to the AAP conference in 1980*.
- Neander, K. (1983), *Abnormal Psychobiology*. La Trobe University. Ph.D. thesis.
- Neander, K. (1991a), Function as Selected Effects: The Conceptual Analyst's Defense. *Philosophy of Science* **58**: 168-184.
- Neander, K. (1991b), The Teleological Notion of 'Function'. *Australian Journal of Philosophy* **69**: 454-468.
- Ruse, M. (1971), Functional Statements in Biology. *Philosophy of Science* **38**: 87-95.
- Salmon, W.C. (1984), *Scientific Explanation and the Causal Structure of the World*. Princeton: Princeton University Press.
- Salmon, W.C. (1989), *Four Decades of Scientific Explanation*. Minneapolis: University of Minnesota Press.
- Tinbergen, J., J. Bakker, T. Piersma & J.v.d. Broek (ed.) (2000), *De onvrije natuur: verkenningen van natuurlijke grenzen*. Utrecht: KNNV Uitgeverij.
- Wimsatt, W.C. (1972), Teleology and the Logical Structure of Function Statements. *Studies in History and Philosophy of Science* **3**: 1-80.
- Woodfield, A. (2000), Teleological Explanation. In: Newton-Smith, W.H. (ed.), *A Companion to the Philosophy of Science*; Oxford: Blackwell, p. 492-494.
- Wouters, A.G. (1999), *Explanation Without A Cause*. Utrecht University. Ph.D. thesis.
<<http://www.knoware.nl/users/arnow/diss/>>.