

Füsioloogia keskne mõisteline nelik – funktsioon, kohastumine, homöostaas ja organism

Andres Soosaar – Tartu Ülikooli bio- ja siirdemeditsiini instituudi külalisdotsent

Intro – elusa teadusliku mõistmise tööjaotuse mitmekesisusest

Väga üldise määratluse kohaselt tegeleb füsioloogia elusorganismide talitluste uurimisega. Distipliini arengut on suunanud nii loodusteaduse üldine arengulugu kui ka meditsiini käekäik, mis koosmõjus on rahuldanud nii elu täielikuma mõistmise soovist kannustatud teaduslikku uudishimu kui inimelu parema kulu praktilisi vajadusi meditsiinis ja teisteski valdkondades. Samas ei ole füsioloogia bioloogia sünonüümiks, vaid ikka üksnes osa sellest. Füsioloogia avaras tähenduses koondab enesesse kõike seda, mis käsitleb elusa funktsioneerimisega seonduvat ja eristub seeläbi morfoloogilise bioloogia aladest (anatomia ja histoloogia), mis keskenduvad elusa ehitusliku struktuuri uurimisele. Lisaks eeltoodud meditsiinis nii levinud struktuuri ja selle omaduste eristusel põhinevale jaotusele jagas Ernst Mayr üle poole sajandi tagasi ilmunud mõjukas artikkel (Mayr 1989) kogu eluteaduse funktsionaalse bioloogia ja evolutsioonilise bioloogia harudeks, mis erinevad üksteisest oluliselt meetodi, küsimuse asetuse ja põhjuslikkuse viisi alusel. Funktsionaalse bioloogia universaalne seletusliku eesmärgi küsimus on „Kuidas?“, seevastu evolutsioonilise bioloogia samalaadne küsimus on „Miks?“. Erinevatel bioloogia harudel on üksteisele aegajalt lähenev ja siis jälle kaugenev omaette arengulugu, mida ilmestab ometi nende mitmekülgne vastasmõju. Et elu oma mitmekülguses ja terviklikkuses on seni olnud ühele täpselt ja kitsalt piiritletud teaduslikule lähenemisele liiga raske pähkel, siis tulebki erinevatel lähenemistel eraldi ja siiski ka üheskoos elu parema mõistmise poole püüelda. Nii on ka viimased mõnikümne aastat geenide uurimise järjest uuenevate võimalustega innukat empiirilist uurimistööd tekitanud kõhklusi Mayri elegantse jaotuse sobivuses (Laland jt 2011), kuid küllap on tegemist taas bioloogia eri valdkondade üksteisele lähenemise uue faasiga elusorganismide talitluste ja evolutsiooni mõistmisel. See elusa tunnetamise dialektika on avaldanud suurt mõju ka bioloogiast väljapoole, s.t teistele inimtegevuse valdkondadele ning inimese mõistmisele ja käsitamisele endale. Küllap on mainitud bioloogia alavaldkondade omavahelisel sidumisel keskne roll kohastumise mõistel, mida elusorganismide eksistentsi kirjeldamisel mitmekülgsest kasutatakse. Samas on nende suurimaks omavahelise mittemõistmise allikaks erinev suhtumine teleoloogiasse ehk eluprotsesside eesmärgipärasuse vaatesse, mida funktsionaalses bioloogias üpris meelsasti kasutatakse, kuid evolutsioonibioloogias ühemõtteliselt ignoreeritakse.

Funktsionaalse bioloogia sisustamisel on füsioloogial keskne roll. Kui evolutsiooniline bioloogia tegeleb elusa arenguga üksteisele järgnevate põlvkondade jooksul, siis füsioloogia peamiseks tegevusväljaks on konkreetsetes organismides toimuv sündimise hetkest surmani välja. Eks reproduktiivse süsteemi füsioloogia tegele ka järglaste saamise ja nende elu algusega, kuid sellegi puhul on esiplaanil individuaalse arengu protsesside ja nende regulatsiooni kaardistamine, mitte evolutsiooniga seonduv. Küllap on elusate asjade võimete ning neid loovate jõudude tunnetamine inimesi paelunud nende vaimse teekonna algusest saati ja selgitusi on nende kohta aegade jooksul ringelnud õige erinevaid, kuid enam-vähem tänapäevases tähenduses saab füsioloogia viljelemisest rääkida paar viimast aastasada ning seda sisustab järjest tugevnev või 20. sajandist alates lausa kõigutamatu usk loodusteaduslikku maailmapilti ja eksperimentaalsesse meetodisse. See viimane loob

füsioloogide eneste arvates võimalusi end lahti rebida natuurfilosoofiast ja pakkuda eluprotsesside kohta tõsikäindlamat teadmist, samas ei ole nende seas kuhugile kadunud lootus kindlaks teha mõned vähesed universaalsed jaotused, protsesside kogumid ja printsiibid, mille alusel ühel hetkel analüütiliselt ära seletada elu erinevad ilmingud. Samas on viimase sajandi või pooleteisega meile teada olevate organismide talitluslike protsesside arv ja nendega seotud teave väga palju kasvanud, mis on omakorda algsest ühtsest suurest füsioloogiast tänapäevaks uuemaid ja tegelikult tänapäeval juba väga suuri teadusvaldkondi (biofüüsika, biokeemia, rakubioloogia, psühholoogia, neuroteadused, bioinformaatika) kujundanud. Mõned füsioloogia arenguloo äsja mainitud saadustest ja ka saavutustest kannavad metodoloogilises mõttes endal selgelt füüsikalise, keemilise või informatsioonilise reduktsionismi pitsurit, mille sisuks on organismis toimivate elunähtuste selgitamine vastavalt füüsika, keemia või informaatika mõistestiku ja metodoloogia abil. Reduktsionistlik füsioloogia on bioloogias ja meditsiinis tegutsejate seas suurt poolehoidu ja järgimist leidnud, kuid mõnedele teadusfilosoofidele mõistetavalt siiski ka jätkuvat skepsist ja alternatiivide otsimist kaasa toonud (vt ülevaateks näiteks El-Hani ja Emmeche 2000. aasta tööd).

Füsioloogia areng on toimunud käsikäes meditsiini käekäiguga, kus füsioloogia teadmised ja vahendid on haiguste diagnoosimisele ja ravile pakkunud järjest enam ratsionaalset sisu ja võimekust, mis omakorda on markeerinud meditsiini piire. Samas on meditsiin nii ideeliselt kui tegeliku elu arvukate näidete varal omakorda pakkunud füsioloogiale eristust normaalse ja ebanormaalse funktsioneerimise (tervise ja haiguse) vahel. Normaalse ja ebanormaalse eristamine evib loomulikult ka mitmemõõtmelist ontoloogilist aspekti ning kokkuvõttes määratleb organismi eksistentsiaalset stabiilsust nii looduslikus kui sotsiaalses keskkonnas. Teiselt poolt markeerib see eristus paranemise ja regeneratsiooni käigus toimivaid organismi kohastumuslike jõude nii nende protsessuaalse sisu kui mõju ulatuse vaatepunktist.

Teadusvaldkondades eristatakse teatud üldmõisteid ja spetsiaal mõisteid: esimesed loovad teatud komplektina valdkonna vaimse põhistruktuuri ühes seal toimivate kesksete seostega, teised kasvavad välja alusstruktuuri metodoloogilisest rakendamisest tekkivate konkreetsemate olukordade mõtestamise vajadusest. Käesoleva artikli eesmärgiks on kirjeldada füsioloogia nelja üldmõistet, mis loovad füsioloogia kontseptuaalse aluse ja avalduvad selgemalt või varjatumalt suuremas osas füsioloogiaalases uurimistöös ja selle tulemustes. Need mõisted iseloomustavad ühelt poolt teatud elussüsteemide (eeskätt inimese ja teiste imetajate organismide) talitluse erinevaid tahkusi ning teiselt poolt markeerivad nende süsteemide ontoloogilisi tingimusi. Töös esitatakse ka seoseid nende üldmõistete vahel, mis üheskoos mõistete enestega annavad olulise panuse füsioloogia kontseptuaalse ruumi kujundamisse mõistmaks nii eluprotsesside kompleksset iseloomu kui elus olemise mingeid konkreetsemaid invariante.

Füsioloogia areng ja filosoofia suured küsimused

Filosoofia uurimisvaldkonda kuulub muu hulgas oma mõistestiku abil elusa ning selle mitmekesise ontoloogilise tähenduse mõtestamine. Spekulatiivse natuurfilosoofia järgsel ajal mõjutab neid filosoofilisi arutelusid järjest suuremal määral eluteadustes toimuv. Nii on ka füsioloogiast ja füsioloogidelt pärinevad seisukohad ning omakorda selle aluseks tehtud

eksperimentaalne uurimistöö mitut moodi mõjutanud filosoofia suurte teemade sisustamist konkreetse materialistliku sisuga. Samas komplitseerib elusa enda mitmekülgset mõistmist see, et inimese tunnetusvõime jaoks on osutunud liiga keeruliseks korruga jälgida ja seostada elussüsteemi väliseid ilminguid ja organismides neid esile kutsuvaid arvukaid sündmusi. Nii tulebki äsja mainitud empiirilise eraldatuse ületamiseks rakendada vaimseid tehnikaid, mis suudavad fikseerida mõlema sfääri olemuslikke omadusi, protsesse ja nendevahelisi seoseid. Siit sugeneb ka vajadus füsioloogia ja teiste eluteaduste teoreetilisemat laadi uurimistöö ja üldistuste järele, mille tulemusi sobitatakse omakorda vastavate elunähtusi käsitlevate filosoofiliste aruteludega. Pikka aega empiirilisel alusel arenenud füsioloogia on muidugi kumulatiivse iseloomuga, mis loob teadusele korraliku sotsiaalse teabepanga ja mäluaparaadi, mida on võimalik rakendada mitme moel alates füsioloogia kui sotsiaalse nähtuse kirjeldamisest kuni kunagi varasemalt saadud andmetega uute teooriate testimiseni.

18. teisel poolel ja 19. sajandil sai enam-vähem käsikäes selgeks nii organismide väline makrovõimekus ja sisemine makrostruktuur kui selles toimuvate füüsikaliste protsesside olemus (mehhaanika erinevad ilmingud, elektrinähtused, termodünaamika), mis kujunes ühelt poolt võimsaks inspiratsiooniallikaks füsioloogia enda teadusliku mõtte arengule, kuid teiselt poolt osutus ka mõjukaks testimisvahendiks mistahes päritoluga seisukohtadele elusorganismis toimuva kohta. Vähemalt ontoloogilise tähenduslikkuse argumendi (et maailmas ei toimu täiesti tähenduseta asju) rakendamisega tuleb organismis toimuvatele protsessidele anda kogu asjakohase vaadete süsteemi jaoks koherentne ontoloogiline tähendus. Teisisõnu on raske ette kujutada organismi talitluse mõistmise jaoks produktiivset seisukohta, mille kohaselt toimuvad organismis füüsikalised, keemilised või tegelikult mistahes nähtused või protsessid, millel puudub seos organismi ontoloogiaga (s.t toimuvad lihtsalt niisama). Need võivad olla küll väga tagasihoidliku üldmõju või lühikese kestusega, aga nende tähendusetus näikse ometi üpris uskumatu võimalus olevat. Samas on füsioloogiline teadmise kasvatamine pikka aega panustanud siiski mitte nähtuste ja protsesside¹ kõiksuse kaardistamisele, vaid pigem organismi funktsioonide olemasolu ja realiseerimise seisukohalt kriitilise tähtsusega põhjuslike ahelate kirjeldamisele. Organismi iseloomustab iseseisva eksistentsi võimekus ning see põhjendab organismi üldmõistena rakendamist füsioloogias ja tegelikult ka elusa metafüüsikas.

20. sajandi füsioloogias saab elusorganismi eksistentsi jaoks kriitilise tähtsusega põhjuslike ahelate sisustamisel oluliseks organismi keemiline struktuur ning selles või sellega toimuv, mida radikaalsema hoiaku kohaselt kutsutakse ka eluprotsesside redutseerimiseks ehk taandamiseks teatud keemiliste reaktsioonide kooslusele või siis leebemal moel väljendatuna eluprotsesside kirjeldamiseks biokeemiliste protsesside kaudu. Elusa keemilisele redutseerimise projekt on veel hoogsalt käimas, alles läinud sajandivahetuseks

¹ Eks niisuguse argumentatsiooni puhul tõstatub muidugi organismis toimuva protsessi määratlemise küsimus, aga püüdkem käesolevas kirjatöös organismis toimuva protsessi määratlemisel püsida Merriam-Websteri sõnaraamatu ühe üpris üldise protsessi määratluse (*a natural phenomenon marked by gradual changes that lead toward a particular result*) piirides. Määratlusest õhkub füsioloogiale aeg-ajalt omast teleoloogilisust ning määratlemisest edasi on põnev teema protsessi alaosade eristamise ja neile mingite üldiste tingimuste seadmise küsimus, kuid jäägu see juba ühe teise käsitluse sisuks.

saavutatud metodoloogiline suutlikkus organismis toimuvate keemiliste protsesside analüüsi ja selle tulemuste mahuka infotöötuse vallas hakkab looma usutavamaid terviklikke kirjeldusi organismide keemiliste protsesside kogumile. Samas peaks kogumis toimuv ja selle kompleksus pakkuma teadlastele veel edaspidigi küllaga avastamisrõõmu. Kui selle lähenemise kaudu kogutav teadmine siduda organismi füüsikaga, siis jõutakse füsioloogias õige levinud seisukohale, et elus olemine kujutab endast teatud ruumpiirkonnas erilisel viisil korraldatud füüsikaliste ja keemiliste protsesside kogumit, kusjuures nende protsesside informatsioonilist korraldust iseloomustab ulatuslik mitmekesine tsüklilisus ja juhitavus. Seega jõutakse peavoolu füsioloogias küllalt vaikimisi ja visalt epistemoloogilisest reduktsionismist ontoloogilisse reduktsionismi, mille kohaselt elus olemine ja toimimine ongi teatud viisil korrastatud füüsikalised ja keemilised protsessid.

Põhjuslikkuse teema kulub filosoofia suurte probleemide rubriiki ning erinevad põhjuslikkuse teooriad on läbinud põhjaliku filosoofilise analüüsi. Füsioloogide mõtteviisis on põhjuslikkusel kindlasti oluline koht, kuid sealt ei leia tavaliselt sama nähtuse või protsessi kirjeldamisel filosoofilise põhjuslikkuse teoreetilist mitmekesisust. Füsioloogia valdkonna teadusartiklite metoodika peatükkides ei leia ka autorite osutust selle kohta, millist põhjuslikkuse filosoofilist teooriat peavad nad oma töös sobivaimaks, kuid küllap on nende domineerivaim vaade mingi kombinatsioon manipulatsioonilisuse (vt näiteks Woodward, 2016) ja regulaarsuse teooriatest. Minemata siinkohal seda seisukohta täpsemalt analüüsima, märkigem siiski, et füsioloogia andmete hankimise eksperimentaalset viisi saab üldjoontes kirjeldada just manipulatsioonilise põhjuslikkuse keskse tõdemusega, et teatud viisil põhjusliku teguri muutmine võimaldab mõjutada tagajärge kindlal viisil. Kui võtta põhjuse ja tagajärgega seotud manipulatsiooni osalisteks organismi bioloogiline struktuur ja sellega toimuvad protsessid ühes aja ühesuunalise kulgemisega, siis jõuamegi füsioloogia funktsioonide ja mehhanismidega seotud ideelisele alusele üpris lähedale. Manipulatsiooniline põhjuslikkus on sobiv vaade nii eksperimentide disainimisel kui füsioloogiliste süsteemide varieeruvuse ja adaptatsiooninähtuste uurimiseks. Kindlasti pakub elusorganismis toimuv ja selle tõlgendamine mitmekesisest ainekast ka põhjuslikkuse üldisemateks käsitlusteks.

Niisamuti on füsioloogial palju kokkupuutepunkte filosoofias igihalja keha-vaimu probleemiga. Filosoofid on keha-vaimu probleemi käsitlemisel keskendunud enamasti vaimse olemuse selgitamisele, keha on vastavates arutlustes pigem sobiv üldnimetus kas organismis teadvusega vahetult mitteseotu või ajus toimuvate närviprotsesside tähistamiseks, kusjuures need viimased erinevad mingites olulistest aspektides vaimsest. Küllap on füsioloogia ja avaramalt meditsiini saavutused konkretiseerinud tänapäeva keha-vaimu küsimuse filosoofilisemaid vastuseid närvisüsteemi talitluse mingite kriitilist tähtsust omavate aspektidega. Samas on peavoolu füsioloogias keha-vaimu probleemi ontoloogilist aspekti lahendatud materialistliku sirgjoonelisusega, et teadvusnähtud on teatud omadustega närvivõrkude talitluse tulemus. Samas keha ja vaimu vastasmõju aspektis ollakse seda meelt, et vähemasti osadel teadvusnähtudel on olemas selge mõju organismis (kehas) toimuvale. Küllap on selle seisukoha kindlaks näiteks tahtelise mootorika olemasolu tunnistamine inimese mootorsete süsteemide kirjeldamisel. Tuntuim kõrvalekalduja keha-vaimu küsimuse füsioloogia peavoolust on Nobeli 1963. aasta meditsiinipremia laureaat,

Austraalia füsioloog John Carew Eccles (1903-1997), kes vähemasti oma karjääri hilises järgus oli dualist keha-vaimu küsimuses ning esitas üldises inimontoloogias koos Karl Popperiga nn 3 maailma vaate. Siiski on kiiresti areneval neurofüsioloogial (tänapäeval pigem selle asemele ilmunud interdistsiplinaarsel neuroteadusel) oluline mõju keha-vaimu probleemi kaasaegsetele lahendustele ning koos tehisintellekti teaduses toimuvaga antakse konkreetset sisu funktsionalismile kõnealuse probleemi lahendamisel. Füsioloogiale olemuslikult omane funktsionalism oli 20. sajandi lõpuks kujunenud vaimufilosoofiaski mõjukaimaks keha-vaimu probleemi lahenduseks (Levin, 2018).

Kokkuvõttes illustreerigu toodud näited nii füsioloogia kui filosoofia ühist vajadust metafüüsika järele ning vastastikust mõju teatud ontoloogilistele küsimustele vastuste sisustamisel.

Üldisemad mõistelised vahendid füsioloogia viljelemisel

Et füsioloogia tervikuna tegeleb põhimõtteliselt kõikide organismides toimuvate bioloogiliste protsessidega ning neile lisaks veel ka paljude organismi ning seda vahetult ümbritseva füüsilise keskkonna vastasmõju iseloomustavate nähtustega, siis on mõistetavalt valdkonna mõistestik ja terminoloogia väga rikkalik ja mitmekesine. Käesolevas artiklis keskendume sellest väiksele, kuid mõjukale osale, mida iseloomustab üldisus ning laialdane ja mitmekesine kasutamine erinevate eluprotsesside kirjeldamisel. Need üldmõisted esitavad ühelt poolt eluks vajaliku protsesside koordineerimise tingimusi või „loogikat“ või eesmärgi ning teiselt poolt loovad koosmõjus elusa erinevatel tasemetel toimuvate protsesside terviklikuks mõistmiseks epistemoloogilise ruumi.

Funktsioon ja mehhanism

Küllap on füsioloogia keskseks üldmõisteks funktsioon, mille tähendus seondub enamasti füsioloogilise süsteemi rolli, otstarbe või ülesandega organismi elutegevuses. Näiteks on punaste vereliblede peamiseks (kuid mitte ainsaks) funktsiooniks transportida organismis hapnikku). Füsioloogiat on nii mõnigi kord määratletud elussüsteemide funktsioonide teadusena ning sellele on osutanud nii füsioloogi kui filosoofina tegutsev Etienne Roux (2014). Tuleb tunnistada, et füsioloogias ja füsioloogide seas ei ole funktsiooni mõiste pälvinud põhjalikumat teoreetilist analüüsi ning füsioloogid kasutavad seda nii teadus- kui õppetööga seotud kirjalikus ja suulises eneseväljenduses pigem intuitiivselt, mitte väga täpselt ja konsensuslikult defineerituna ning kontseptuaalselt täpselt kaardistamata. Niisamuti on oluline silmas pidada, et vaikimisi on füsioloogide jaoks objektiivne reaalsus kindlalt olemas ning funktsioonide alusel elusas organismis toimuva selgitamine vastab nende arvates hästi seal toimuvate protsesside ja nende koordinatsiooni tegelikule toimumisele ja loogikale. Füsioloogia mõistestikku ja teadmiste keelt mõjutab oluliselt teadmiste hankimise empiiriline, kuid samas eksperimentaalne meetod. Füsioloogid usuvad väga sellesse, mida näitavad organismis toimuva kohta mõõteriistad ning organismis toimuvat saab selle mõistmiseks katsekorralduse teel väga mitmekesiselt suunata. Samas on alates eelmise sajandi viimastest kümnenditest füsioloogilise või isegi laiemalt bioloogilise funktsiooni mõiste analüüs osutunud kutsuvaks teemaks filosoofidele ning umbes poole sajandiga on sel teemal toimunud arvestatava mahuga filosoofiline diskussioon, vt selle

kohta lisaks juba osutatud E. Roux (2014) artiklile näiteks Kenneth Schaffneri (1993) või Justin Garsoni (2008) ülevaateid. Nende filosoofiliste analüüside keskmes on omakorda funktsiooni või funktsionaalse seletuse teleoloogilisuse küsimus (Allen ja Neal, 2020). Teleoloogiline ehk protsessi lõpliku eesmärgi olemasolust ja selle suunavast mõjust lähtuv maailmapilt on ulatub teadupoolest tagasi Vana-Kreeka filosoofiasse, kuid tänapäevast teaduslikku maailmapilti loovate teaduste peavoolud ei pea maailma alusprotsesside mõistmisel teleoloogilist ontoloogiat õigeks ja takistavad innukalt teleoloogiliste mõtte pääsu teadusel põhinevasse ilmavaatesse. Pigem on nende järgi looduslikus maailmas toimuvad sündmused tõenäosuslikud ja protsessid kindla varasemalt määratletud eesmärgita. Sama vaidlus on ägedalt toimunud ka bioloogias, kus Darwini evolutsiooniideede järgijad üritavad elusa maailma arengu käsitlemisel täielikult välistada teleoloogilise lähenemise, kuid füsioloogid kasutavad tänase päevani bioloogiliste süsteemi mõistmiseks funktsiooni mõistet, mis mõnede arvates on vältimatult teleoloogilise maiguga (vt taas Mayr (1989)). Inimese kognitiivse võimekuse piiride ja arengu väljendumine teleoloogilises mõtlemises on tõdemus, mis pärineb Immanuel Kanti „Otsustusvõime kriitikast“, mis avaldatud 18. sajandi lõpus ja haakub hästi tänapäeval domineeriva teadusliku teadmise järkjärgulise, kuid lõputu kujunemise ideoloogiaga.

Filosoofide poolt pakutud uuemad bioloogilise funktsiooni mõisteanalüüsid saab J. Garsoni arvates (2008) liigitada kahte rühma: esimesse kuuluvad Larry Wrighti 1973. aasta artiklist lähtuvad etioloogilised vaated ning teise Robert Cumminsi 1975. aasta tööst lähtuvad konsekventsialistlikud vaated. Kahe rühma eristamise testküsimuseks on „Mis eristab entiteedi funktsiooni üksnes tagajärjest, mida see entiteet esile kutsub?“ Etioloogilise käsitluse puhul peetakse eristavaks asjaolu, et entiteedi võime sooritada mingit funktsiooni sisaldab vastust küsimusele „Miks see entiteet on olemas vaadeldavas süsteemis?“. Konsekventsialistliku käsitluse korral seisneb entiteedi funktsioon sellega seotud protsesside tagajärgede olulises panuses süsteemi mingi aktiivsuse realiseerumisse. Seejuures ei pruugi funktsiooniga seotud protsesside tagajärgedel olla mingisugust seost entiteedi enda tekke põhjuse või päritoluga. Etioloogilised vaated üritavad funktsiooni mõistes sirgjooneliselt ühendada varasemalt mainitud Mayri esitatud bioloogia kahte aspekti, sest nende soov on korraga vastata küsimustele „Kuidas?“ ja „Miks?“, näiteks L. Wrighti mainitud töös (1973) antakse otsesõnu võimalus tõlgendada ütlust „X-i funktsioon on Z“ nii, et X-i poolt Z-i tegemine on see, miks X-i leidub. See võimalus lisab funktsiooni mõistele teleoloogilisust, kuid paraku ei ole tänapäeva peavoolu füsioloogias funktsioonide uurimisel funktsiooni realiseerija tekkimise või olemasolu põhjendamise aspekt kuigi oluline. See aspekt võib muutuda kaudselt oluliseks võrdlevas füsioloogias või teatud struktuuride ja protsesside fülogeneesi uurimisel, kui võrreldakse mingi funktsiooni ja selle realiseerumist erinevate liikide organismides. Kunagi füsioloogia varasemas arengujärgus võidi funktsioonidest ehk ka Wrighti moodi mõtelda, kuid tänasel päeval kasutavad õpetajad mõnikord sellist lähenemist füsioloogia algkursuse õpetamisel illustratiivse või lihtsustatava pedagoogilise võttega, kuid see ei aita kuigivõrd kaasa funktsiooni enda olemuse, omaduste ja realiseerumise mõistmisele. Pigem leiavad füsioloogia teaduslikus uurimistöös enam poolehoidu konsekventsialistlikud funktsiooni käsitlused, mis aitavad leida vastuseid organismis toimuvate protsesside uurimisega seotud „Kuidas?“-küsimusele ja seletuslikult

korrastada funktsioonide sisustamise ja eristamise kaudu organismi toimimise jaoks oluliste omaduste või võimekuste realiseerumiseks tarvilikke protsesse. Seda lähenemist toetab ka arusaam, et bioloogilised struktuurid ei realiseeri vaid mingit üht funktsiooni, vaid osalevad sageli mitme erineva funktsiooni realiseerumisel. Näiteks lisaks südame hästi tuntud pumbafunktsioonile toodetakse seal ka organismist natriumi ioone väljutamist soodustavaid hormone, millega süda osaleb pumpamisest erineval viisil organismi ekstratsellulaarse vedeliku mahu ja vererõhu regulatsioonis.

Miks füsiolooge ei ole uuemal ajal paelunud oma valdkonna keskse mõiste range ja detailne kontseptualiseerimine? Küllap ei ole kontseptualiseerimine füsioloogiks olemise ja füsioloogiaga tegelemise vältimatu eeldus ning elu toimimise mõistmisel ollakse paraku veel üsna poolel teel, mistõttu jäigalt määratletud mõisted võivad mingis olukorras hakata takistama loova mõtte kulgu. Elusorganismi toimimiseks vajalike protsesside organisatsioon on ülimalt mitmekesine ja kompleksne, millest üks osa seondub organismi materiaalse struktuuri loomisele ja hoidmisele ning teine osa struktuurist lähtuvate omaduste realiseerimisele. Elusa organisatsioonis on ontoloogilise püsimise või isegi jätkusuutliku iseseisvuse mõttes erilised rakkude ja tervikorganismi tase – nad kujutavad endast ontoloogilisi ristteid, kus teatud struktuurne disain teeb võimalikuks paljude erinevate interakteeruvate protsesside ja nende hoolika reguleerimise varal realiseerida elu erinevaid ontoloogilisi stsenaariume.

Filosoofid käsitlevad funktsiooni kohta käivad väited sageli nõnda, et mingil organil on üks funktsioon, nende tekstide üheks lemmiknäiteks on tõdemus, et südame funktsiooniks on pumbata verd. Filosoofiliste funktsioonikäsitlevate mõlemale eespool mainitud leerile näikse hästi sobivat elusa ontoloogiline mõtteskeem „üks organ (või füsioloogiline süsteem)–üks funktsioon–üks eksistentsiaalne õigustus“, kuid paraku ei klapi see tänapäevase füsioloogia arusaamadega funktsioonidest, sest näiteks on organitel enamasti rohkem funktsioone kui üks; funktsioonidest ei räägita üksnes organite puhul, vaid ka mitmetel teistel bioloogilise organisatsiooni tasemel toimuva kohta; funktsioonid ei kujuta endast mitte mingit üht lihtsat protsessi, vaid on erinevate koordineeritud protsesside resultandid. Oluline on silmas pidada sedagi, et meie käsutuses ei ole ja küllap ei saagi olema mingit füsioloogiliste funktsioonide lõpetatud nimekirja ning nende realiseerimise täpseid viise ehk mehhanisme. Nii kohtab tänapäevalgi füsioloogias päris sageli niisugust uurimistööd, millega alles omistatakse mingitele organismi struktuursetele komponentidele ning nendega toimuvale mingeid funktsioone (näiteks seostatakse mingit geeni teatud funktsiooniga). Füsioloogias ja eluteadustes avaramalt on alati olnud olemas püüdlus tuvastada elusa üldisi toimimise põhimõtteid, mida mõnikord on pisut metafoorses kõnepruugis nimetatud ka elu loogikaks, niisugused on näiteks vastava pealkirjaga raamatuid Francois Jacobilt (1970) ning Richard Boydilt ja Denis Noble'lt (1993). Seda sorti elu loogika ei sarnane siiski filosoofilise loogika ja selle tehnilise küljega, samas reflekteerib ometi elusa teatud üldisi olemuslikke aspekte või toimimise põhimõtteid.

Funktsiooni paarismõisteks on selle teostumist kirjeldav mehhanism, millega esitatakse funktsiooni realiseerivad protsessid ühes neid funktsiooniks koordineerivate mõjudega. Suur hulk füsioloogia eksperimentaalset uurimistööd on jätkuvalt pühendatud erinevate

füsioloogiliste funktsioonide realiseerumise rohkem või vähem täpsema(te) mehhanismi(de) selgitamisele ja uurib tänapäeval sündmusi elusa järjest peenematel organisatsioonitasemetel (aatomid-molekulid) ning püüab avastatud siduda ammu tuntud makrotasemel toimivate nähtuste ja protsessidega. Mehhanismide uurimisel tuleb ilmsiks eluprotsesside reduktsionistlikust meetodikast lähtuva füsioloogia jõud ja produktiivsed seosed teiste loodusteadustega. Füsioloogias tarvitusel olev mehhanismi mõiste ei ole päriselt sama, mis füüsikas või tehnikas kasutusel, kuigi neil mõlemal on omas valdkonnas millegi kindla kava järgi täidesaatmise roll. Filosoofia ajaloost on hästi teada mõttekoolkonnad, kes on mõistnud elussüsteeme teatud tüüpi masinate toimimisena (näiteks 18. sajandi prantsuse materialistid, (La Mettrie, 1847)). Sama ideoloogia on tegelikult olnud mõjukas teatud füsioloogia teemade uurimisel ja mõistmisel, iseäranis nende puhul, kus füsioloogilises süsteemis on keskseks aktuaalseks tegijaks füüsikalised protsessid. Füsioloogiliste funktsioonide ja nende mehhanismide selgitamisel on oluliseks alaks juba mainitud võrdlev füsioloogia, mille sisuks on eluprotsesside võrdlev kirjeldamine erinevatel liikidel. Võrdlevast füsioloogiast pärit teadmistel on muuhulgas ka oluline elusa üldisi printsiipe genereeriv roll, sest mida erinevatel eluvormidel leidub sarnaseid funktsioone ja neid realiseerivaid mehhanisme, seda universaalsemad need elusas maailmas on.

Sellises, lõpetatusest või suure sisemise kooskõlaga tervikpildist üpris kaugel olevas tunnetuslikus situatsioonis ei tundu baasmõistete põhjendamatult jäik fikseerimine olema produktiivne viis eluteadustes uute teadmiste edendamiseks. Küllap on erinevates tunnetuslikes asukohtades olemine ka (vähemalt osaliselt) süüdi selles, et seosed teoreetilise ja empiirilise füsioloogia vahel on üpris teistsugused kui teoreetilise ja empiirilise füüsika vahel. See võib seletada ka füsioloogide leiget huvi filosoofide füsioloogia baasmõiste analüüside suhtes. E. Roux'gi (2014) viitab oma arutluses võimalusele, et funktsioonidele mõnede filosoofide jaoks probleemse otstarbe ehk teleoloogilise aspekti lisamisel on olnud pragmaatiliselt füsioloogia arengut innustav mõju ning seetõttu ei ole tõsiselt võetavat alust sellest ka loobuda. Siin on paslik osutada funktsiooni mõiste märkimisväärsele korrastavale jõule elusolendites toimuva mõtestamisel, mis teostub isegi siis, kui mõiste sisus ja korrastava jõu täpsemas toimimises ei ole teadlikult kokku lepitud.

Kohastumine²

Ammusest ajast on teada, et elusolendite aktiivsus on ühelt poolt muutuv vastavalt nende endi vajadustele või käitumise eesmärkidele ja teiselt poolt suhestub vastavalt neid ümbritseva keskkonna tingimustele. Selle võime suurus ja mitmekesisus on üks keskseid elusa ja elutu eristamise kriteeriume, kusjuures normaalselt toimivate elussüsteemide enda eksistentsi ja arengut võimaldav aktiivne kohastumisvõime on midagi kvalitatiivselt erinevat sellest, mis iseloomustab eluta looduslikku keskkonda. Kohastumisel on nähtusena baasiline

² Selles artiklis kasutatakse adaptatsiooni ehk kohastumise mõistet üpris avaras ja üldises tähenduses. Füsioloogias kasutatakse teatud juhtudel (n.t meelte sensorite talitluse kirjeldamisel) adaptatsiooni ka konkreetsemas tähenduses, et märkida olukorda, kui mingi stiimuli kestvaval toimel füsioloogilise süsteemi aktiivsus või tundlikkus väheneb.

ontoloogiline dimensioon, mille tulemuseks on kohastuja eksistentsiaalne püsimine ja/või edenemine (nii üksikindiviidi kui järgnevate põlvkondade areng) keskkonna muutunud tingimustes. Bioloogilise kohastumise mõiste ja tähendusväli on funktsioonist veelgi mitmekesisem, mistõttu nende kasutus erineb tuntavalt evolutsiooniõpetuses, ökoloogias ja füsioloogias ning kontseptuaalne analüüs funktsiooni omast kindlasti komplitseeritum. Füsioloogias vaadeldakse kohastumist peamiselt indiviidi ja tema konkreetse elukäigu raames, kuid sellegi puhul ollakse veel kaugel nii rahuldavast üldteadmisest kui paljude kohastumuslike reaktsioonide detailsemast mõistmisest. Niivõrd mitmekesine ja rikkalik, kuid samas ikkagi konkreetseid piire omav, paistab olema elusolendite kohastumuslike võimete ja vahendite arsenal. Ümbritsevaga kohastumise ilminguid täheldatakse erinevatel bioloogilise organisatsiooni tasemetel alates teatud üksikutest kehas leiduvatest valgulistest kooslustest kuni tervikorganismini välja (n.t Hans Selye poolt esitatud stressi ja üldise adaptatsiooni sündroomi teooria (1950)). Kohastumise mõiste täpsemal sisustamisel tuleb kokku puutuda erinevate probleemide ja raskustega. Kõigepealt raskendavad seda kohastumuslike protsesside täpse piiritlemise ja realiseerumise mitmekesisus. Ebamäärase piiritlemise pinnalt võib kergesti tekkida kohastumise totaalsuse vaade, mille kohaselt on kõik elusas organismis toimuv kohastumusliku iseloomu või eesmärgiga. See vaade on siiski liiga ekstreemne, sest elus olemiseks on vajalikud baasprotsessid, mille põhirolliks on, hoolimata kaasatusest kohastumuslikesse reaktsioonidesse, elusstruktuuri püsiv tagamine. Kohastumise realiseerumise struktuurne ja protsessuaalne mitmekesisus toob paratamatult kaasa ka komplekssete süsteemide mõistmise raskused. Nagu funktsioonigi puhul, ei ole kohastumiselegi kuigi keeruline omistada teleoloogilist eesmärgipärasuse aspekti, mis mõnede arvates võib hävitada mõiste teaduslikkuse. Samas ei peaks kummagi puhul eesmärgipärasus olla sedavõrd hirmuäratav, et selle rakendamist igal võimalikul viisil vältida või takistada.

Millega saavutatakse organismide talitluses kohastumuslik paindlikkus? Ühelt poolt mängib selles suurt rolli struktuursete elementide omaduste sõltuvus ümbritseva ruumi tingimustest nagu see valkude puhul väga mitmekülgsest ilmneb. Teiselt poolt iseloomustab elussüsteeme rikkalik sobivat eesmärki omavate reguleerivate vahendite olemasolu ja toimimine, millega saavutatakse nii elusorganismi struktuurne ja talitluslik terviklikkus ning nende arenguline ja kohastumuslik seadistamine vastavalt seestmistele infoallikatele (geenid) ja väliskeskkonna mõjudele. Kui pöörduda reguleerimise kontekstis korraks tagasi füsioloogiliste funktsioonide juurde, siis näeme, et enamuse, kui mitte kõik neist sisaldavad reguleerivat aspekti, s.t nende aktiivsuse tase on muudetav ja/või osade funktsioonide rolliks on omakorda mingite organismis toimuvate protsesside reguleerimine. Samas on reguleerimistelgi ilmne eesmärgipärasuse aspekt, sest tüüpiliselt algab reguleerivate süsteemi kirjeldus selles toimuva regulatsiooni eesmärgist. Niisiis on füsioloogia üheks keskseks tegevuseks organismis toimuvate regulatsiooniprotsesside uurimine. Kuigi selles vallas on juba palju saavutatud, ollakse ometi veel kaugel olukorrast, kus meil oleks olemas terviklik ettekujutus mõne (isegi üpris lihtsa) organismi reguleerivatest protsessidest. Organismis toimuvate protsesside reguleerimine on viiside ja vahendite poolest väga mitmekesine ning võimaldab nende tõhusat seadistamist organismi toimetulekuks

erinevates keskkonningimustes ning erinevate funktsionaalsete aktiivsuse seisundite realiseerimiseks.

Homöostaas

Homöostaasi mõiste tõi füsioloogiasse Walter Cannon 1929. aastal, et tähistada sellega eeskätt imetajate organismis rakke vahetult ümbritseva ekstratsellulaarse vedeliku teatud füüsikaliste (temperatuur ja osmootne rõhk) ja keemiliste (mitmete rakkude talitlust oluliselt mõjutavate ainete sisaldused) omaduste tasakaalulist püsivust. Tähtis on seejuures mõista, et mainitud püsivus on ülimalt dünaamilise iseloomuga, sest see saavutatakse arvukate erinevate organismis pidevalt ja koordineeritult toimuvate protsesside resultaadina, mitte kord tekkinud olukorra mingil viisil jääva „kivistamise“ teel. Teisisõnu, homöostaas ei ole kord tekkinuna elu lõpuni organismis iseenesest püsiv olukord, vaid seda tuleb vahetpidamata elus püsimiseks taastoota ning sellesse on kaasatud arvukad funktsioonid, neid realiseerivad mehhanismid ja kohastumisvõime ning nende hoolikas reguleerimine. Täismahus ehk püsiva kehatemperatuuriga (sedagi üksnes väliskeskkonna temperatuuride vahemikus) homöostaasiks on võimelised vaid imetajad ja linnud, teiste puhul on paratamatu elutegevuse aktiivsuse suurem sõltuvus ümbritseva keskkonna tingimustest. Homöostaasi mõiste ei tekkinud 20. sajandi alguses tühjale kohale. 19. sajandi füsioloogia suurkuju Claude Bernard tõi organismi sisekeskkonna ja selle püsivuse mõiste kasutusse juba sajandi keskpaigas ning 1878. aastast on pärit tema kuuluse mõte, et organismi sisekeskkonna konstantsus on vaba ja sõltumatut elu tagavaks tingimuseks. Lihtsustatult mõeldes on homöostaas justkui olemasolemisega seotud vahetustehing, mille saavutamise organismi panustab tugevasti ning saab selle eest vastu rohkem eksistentsiaalset vabadust ja sõltumatust väliskeskkonna muutustest.

Aastakümnetega on homöostaasist on kujunenud füsioloogia keskne printsiip, mõnede arvates koguni ainuke füsioloogia enda üldisem põhimõte, millele organismis toimuva mõistmiseks lisanduvad muidugi teised looduses kehtivad seaduspärasused (näiteks energia ja aine jäävuse seadused, tagasiside erinevad viisid) muudest teadusvaldkondadest. Homöostaasist lähtub terve konkreetsemate mõistete perekond, millega iseloomustatakse üldise nähtuse ühe või teise aspektiga seonduvat. Nii on füsioloogias kasutusel konkreetsemate mõistetena homöostaatilised protsessid, parameetrid, funktsioonid, mehhanismid ja regulatsioonid, eraldi räägitakse ka mõne organismi koosseisu kuuluva aine homöostaasist (näiteks kaltsium või glükoos).

Otstarbe järgi on homöostaas organismi ülesehituse ja talitlemise viis, millega väliskeskkonna tingimuste muutumisel saavad organismi koosseisu kuuluvad rakud ometi toimetada üpris ühesugustes tingimustes. Rakud on elusa organisatsiooni baasüksusteks, millele on omased kõik elu põhitunnused. Hulkrakse organismi võimekus lähtub tema rakkude ehituslikust ja talitluslikust spetsialiseerumisest ning küllap on homöostaasi võimekus kogu organismi tasemel toimuv kohastumuslik reaktsioon, mis annab teatud keskkonna tingimuste korral selle omanikele evolutsioonilisi eeliseid läbi järjestikuste põlvkondade. Midagi kogu organismi homöostaasi laadset leiab tegelikult aset ka üksikutes

rakkudes, mille tsütoplasma mõnede komponentide sisaldust hoitakse samuti üpris stabiilsena.

Kuidas homöostaas saavutatakse? Selle taga on keerukas protsesside kogum, mis saab teostuda üksnes komplekselt organiseeritud organismi sisekeskkonnas toimuvate arvukate transpordiprotsesside ja tema erinevate käitumuslike reaktsioonide abiga. Organismi sees on homöostaasi tagamisel eriline roll rakkude ümber ja sees olevatel membraanidel, mis ühelt poolt piiritlevad erinevate omadustega keskkondi ning teiselt poolt valikulise transmembraanse transpordiga loovad neid keskkondi. Erinevate omadustega üksteisega interakteeruvad keskkonnad organismi sees on omakorda vajalikud erinevate füsioloogiliste funktsioonide realiseerimiseks. Sedalaadi struktuurse koosluse ehitusplaani sisaldub organismi rakkude geenides ning see realiseerub looduseaduste jõuga.

Organism

Algses ja tänapäeval traditsioonilises mõttes tegeleb füsioloogia organismide elukäigu jooksul toimuva selgitamisega. Empiirilisest kogemusest on ilmne, et organismi eksistentsiaalne ja talitluslik iseseisvus on oluliselt suurem kui tema mistahes osal. Ometi ei ole organismi mõistmiseks piisanud üksnes organismi elutegevuse väliste ilmingute jälgimisest, füsioloogia on oma meetoditega hoolikalt uurinud protsesse organismi järjest madalamatel organisatsioonitasemetel üksikute molekulide ja aatomiteni välja nii elupuhuselt (*in vivo*), isoleeritult n.ö katseklaasitingimustes (*in vitro*) kui uuemal ajal järjest enam neid virtuaalselt modelleerides (*in silico*). Tervikorganismi ja tema osade omaduste seose mõistmine on kindlasti heaks proovikiviks terviku ja selle osade filosoofilise ontoloogia vallas. Kui neile lisaks võtta arvesse veel vastasmõjud organismi ümbritseva keskkonnaga, siis saame tunnetuseks väga kompleksse ja interaktsioonide rohke struktuuri. Niisuguse ontoloogia üheks olemuslikuks tunnuseks on üheskoos ja teatud määrani nii hierarhiliste (väljastpoolt reguleeritavate), koostöiste ja kohalikul autonoomial põhinevate seoste ja mõjudega organisatsioon. Lisaks sellele vajab elusorganism vaba ainete ja energia vahetust ümbruskonnaga ning ümbruskonnas teatud ainete ressursside olemasolu. Kokkuvõttes nõuab elu toimumiseks õige keerukat ja mitmekesist ontoloogiliste tingimuste komplekti.

Eluteaduste organismi sisse süvitsi minev ja seal toimuvat loodusteadustele redutseeriv meetod on elusa kohta andnud hulgaliselt uut informatsiooni, kusjuures viimastel aastakümnetel on uuringute fookuses olnud geenides sisalduva informatsiooni rakendamine organismis toimuva korraldamisel. Nii võibki tõdeda, et seni füsioloogias kesksel kohal olnud organismi-raku eluprotsesse realiseerivale ontoloogiale on lisandunud organismi-geeni(de) informatsiooniline ontoloogia. Leidub sedavõrd radikaalseid organismi-geeni(de) ontoloogia käsitlusi, mille kohaselt elusa baastasemeks ongi geenid ning neid ümbritsevate bioloogiliste süsteemide peamine otstarve geenide eksistentsiks sobiva keskkonna loomine. Inimese ja teiste organismide geenide ja nende info lähtuvate protsesside täpsem uurimine loob hoopis uued võimalused eluks vajalike või organismis tegelikult toimuvate protsesside kaardistamiseks ja seeläbi määratleda eluks vajalikke piisavaid ja tarvilikke tingimusi. Hoolimata uutest elusa teoreetilise tõlgendamise viisidest, on füsioloogia jaoks organismi mõistel jätkuvalt keskne sisuline ja ka tegevust piiritlev tähendus ning selle bioloogiliseks

mõistmiseks rakendatakse funktsiooni, kohastumise ja homöostaasi mõisteid. Füsioloogi jaoks on organism jätkuvalt keskne uurimisobjekt ning terviklikkust ja iseseisvat eksistentsi omav elusa individuaalne üksus, millel on võimekus iseseisvaks koöperatsiooniks nii ümbritseva keskkonna kui teiste endataoliste organismidega. Organismide endast väljapoole suunatud ilminguid koondavaks katusmõisteks on käitumine, mille teatud aspektide uurimine kuulub samuti füsioloogia valdkonda. Siit veel sammuke edasi – kui organism on võimeline reflekteerima oma käitumist, siis loob see aluse olukorrale, et saame organismi pidada subjektiks, mis omakorda loob seoseid füsioloogia ja mitmete teiste filosoofia ning teaduse valdkondadega.

Lõpetuseks

Füsioloogia on mõne sajandiga vaatluste ja eksperimentidega kogunud väga suure andmestiku elusorganismide talitlemise kohta ning uute andmete kogumise tempo ei näita raugemise märke, pigem vastupidi. Selle arenguloo käigus on ühelt poolt füsioloogiast eraldunud ja iseseisvunud mitmed teadusvaldkonnad, s.h biofüüsika, biokeemia, rakubioloogia ja neurobioloogia, milles organismis toimuvat uuritakse järjest detailsemalt ja n.ö madalamal organisatsioonitasemel. Teiselt poolt ilmneb kaasaja füsioloogias järjest enam integratiivsuse vajadus, et elunähtusi mõista kogu nende kompleksuses ja terviklikkuses. Füsioloogia arengut on oluliselt suunanud metoodiline pragmatism, s.t uuritakse seda, mida loodusteaduste empiiriliste võtetega uurida saab, mis sõltuvad nii parasjagu olemas olevast tehnilisest võimekusest ja eksperimentaalse seade leidlikkusest. Metodoloogilise pragmatismi üheks saaduseks on füsioloogia teadmise ebaühtlane areng, sest erinevatel ajaperioodidel on olnud erinevad läbimurdevaldkonnad, milles senine teadmine on oluliselt täienenud või kardinaalselt muutunud. Metodoloogiline pragmatism on soosinud reduktsionistlikku lähenemist elunähtuste uurimisel ja mõistmisel. Reduktsionism on olnud edukas organismis toimuvate protsesside identifitseerimisel ja sarnase loomusega nähtuste omavahelisel sidumisel, kuid samas jäänud raskustesse elunähtuste terviklikul mõistmisel. Üksiku ja üldise vahel oleva seletusliku lõhe ületamiseks on vajalik selleks sobiva mõistestikku loomine ja rakendamine. Seda eesmärki täidavad füsioloogias ka eespool kirjeldatud üldmõisted. Nende haare ei piirdu mingi organismi regiooni, struktuuritaseme või protsesside tüübiga, vaid see sisaldab pigem organismis ja organismiga toimuva korrastavat või organiseerivat aspekti mingi otstarbe alusel, mis annab olulise panuse organismi elus olemisse. Varasemastki nähtub, et esitatud mõisted haakuvad omavahel ning loovad iseseisva tähenduse ja omavaheliste seostega mitmekesisemat mõistelist ruumi nii füsioloogia edendamiseks kui seeläbi elusas organismis toimuva mõistmiseks. Kui vaadelda kirjeldatud füsioloogia üldmõisteid ühekaupa omakorda mingi kokkuvõtva omaduse kaudu, siis funktsioonide puhul on see korrastatus, kohastumise puhul paindlikkus, homöostaasi puhul sisekeskkonna stabiilsus ja organismi puhul iseseisev eksistents. Nende omaduste olemasolu loob üheskoos võetuna elussüsteemidele ontoloogilist alust, aga nende taga olev mõisteline ruum vajab jätkuvalt analüüsi ja oma tunnetusliku jõu täpsemaks selgitamiseks empiirilise andmestikuga testimist.

2021. aasta suvi

Kirjandus

- ✕ Allen, Colin and Jacob Neal 2020. Teleological notions in biology – *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Spring 2020 Edition), Edward N. Zalta (ed.), URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/spr2020/entries/teleology-biology/>>.
- ✕ Bernard, Claude 1878. *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, Paris, Bailliere JB.
- ✕ Cannon Walter 1929. Organization for physiological homeostasis – *Physiological Reviews*, Vol. 9, pp. 399–431.
- ✕ Cummins, Robert 1975. Functional analysis – *Journal of Philosophy*, 72, pp. 741-765.
- ✕ El-Hani, Charbel Nino, Claus Emmeche 2000. On some theoretical grounds for an organism-centered biology: property emergence, supervenience and downward causation – *Theoretical Biosciences*, Vol. 119, pp. 234–275
- ✕ Garson, Justin 2008. Function and teleology – *A Companion to the Philosophy of Biology*. A. Plutynski, S. Sarkar (eds). Malden, MA: Blackwell, pp. 525–549.
- ✕ Laland Kevin N., Kim Sterelny, John Odling-Smee, William Hoppitt, Tobias Uller 2011. Cause and effect in biology revisited: Is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful? – *Science*, Vol. 334, pp. 1512–1516
- ✕ La Mettrie, Julien Offray 1748 – *L'Homme Machine*. Tõlge eesti keelde 2017, Tartu.
- ✕ Levin, Janet, "Functionalism", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Fall 2018 Edition), Edward N. Zalta (ed.), URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/fall2018/entries/functionalism/>>
- ✕ Mayr, Ernst 1961. Cause and effect in biology – *Science*, Vol. 134, pp. 1501–1506. Tõlge eesti keelde: Akadeemia, 1989, 9, 1869–1887.
- ✕ Roux, Etienne 2014. The concept of function in modern physiology – *Journal of Physiology*, Vol. 592, pp. 2245–2249.
- ✕ Schaffner, Kenneth F 1993. *Discovery and Explanation in Biology and Medicine* – Chicago and London: University of Chicago Press, pp. 362–410.
- ✕ Schmidt, Robert F ja Thews, Gerhard 1997 – *Inimese füsioloogia*. Tartu
- ✕ Selye, Hans 1950. Stress and the general adaptation syndrome – *British Medical Journal*, 1, pp. 1383–1392.
- ✕ Woodward James 2016. Causation and manipulability – *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Winter 2016 Edition), Edward N. Zalta (ed.), URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/win2016/entries/causation-mani/>>
- ✕ Wright, Larry 1973. Functions – *Philosophical Review*, 82, pp. 139--168. Tõlge eesti keelde Akadeemia, 2015, 8, 1459–1489.

Summary

A central conceptual tetrad of physiology – function, adaptation, homeostasis and organism

Andres Soosaar – Department of Physiology, University of Tartu

An essay introduces some basic divisions of biology, including morphology *versus* physiology and according to Ernst Mayr functional and evolutionary biology. Physiology roots both from biology and medicine and contributes importantly back to both of them. Through ages physiology has its own, but changing connection to philosophy and philosophers. In the 19th century several eminent physiologists were also influential philosophers to think deeply about the nature and place of the living matter in the more general world order. Nowadays the philosophical questions of physiology belong rather as a chapter to the philosophy of biology. As every discipline, physiology has also its own conceptual apparatus to deal with the research questions of different scale from fundamental issues to particular problems. In this essay function, adaptation, homeostasis and organism are presented as the basic or most general concepts of physiology. Some descriptions of these concepts are given, also some connections between these to establish some core conceptual framework for physiology.