

Sebastian Gaub

Genealogie epigenetischer Evolution

Genealogie epigenetischer Evolution

Vom Fachbereich Sozialwissenschaften
der Technischen Universität Kaiserslautern
zur Verleihung des akademischen Grades
Doctor philosophiae (Dr. phil.)
genehmigte

D i s s e r t a t i o n

vorgelegt von
Dipl.-Biol. Sebastian Gaub
aus Kaiserslautern

Tag der mündlichen Prüfung: 18. 11. 2015

Dekanin: Prof. Dr. Shanley Allen

Vorsitzender: Prof. Dr. Marcus Höreth

1. Gutachter: Prof. Dr. Wolfgang Neuser

2. Gutachter: Prof. Dr. Ekkehard Neuhaus

D 386

2015

Zusammenfassung

Die heutige Epigenetik erfordert eine evolutionstheoretische Neubewertung zum Verhältnis von Entwicklung, Vererbung und Anpassungsfähigkeit der Lebewesen. Heutige Fragen zur Entstehung und Weitergabe epigenetischer Veränderungen reichen zurück bis in die Anfänge mytho-, theo- und kosmologischer Betrachtungen. Platon, Augustinus und Cusanus lösen metaphysische Probleme des Anfangs durch einen Übergang vom Sein zum Werden. Eine Übertragung kosmologischer Konzepte in die Embryologie findet sowohl bei Aristoteles als auch in der Renaissance statt. Harvey und Wolff beschreiben die Epigenese in Anlehnung an die kosmologische Revolution von Planeten und Gestirnen als epigenetische Revolution von Henne und Ei. Die Transformation von der zeitlosen, natürlichen Ordnung zu einer Genealogie der Natur und der Triumph der Epigenese-Theorie über die Präformationslehre ermöglichen zu Beginn des 19. Jahrhunderts eine Biologie, die in ihren epigenetischen Grundannahmen unterschiedliche Autoren wie Goethe, Schelling, Lamarck, Mendel und Darwin verbindet. Mit der Umdeutung der revolutionären Epigenese bei Lamarck werden onto- und phylogenetische Prozesse unterscheidbar, deren Verhältnis bei Darwin und in den postdarwinschen Debatten durch verschiedene Theorien der Entwicklung, Vererbung und Anpassung bestimmt wird. Schon bei Darwin kommt es zu einer pangenetischen Synthese von neolamarckistischen, selektions- und organisationstheoretischen Mechanismen der Anpassung. In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts entsteht die heute noch prägende genetische Evolutionstheorie, bei der Entwicklung und Anpassung vererbungs- und selektionstheoretisch verengt werden. Mit Waddingtons Epigenetik wird das Verhältnis von Onto- und Phylogenese durch die epigenetische Landschaft verräumlicht und das Konzept der Anpassungsfähigkeit konkretisiert. Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution lässt epigenetische Fragen der Biologie des 19. Jahrhunderts und das protobiologische Erbe wieder aktuell werden. Epigenetische Evolution beruht auf einer Synergie von natürlicher Selektion und epigenetischer Systemdynamik. Diese Synergie erzeugt anpassungs- und lernfähige Organismen, die auf ihre eigene Entwicklung, Vererbung und Anpassungsfähigkeit Einfluss nehmen können. Mit den jüngsten theoretischen Entwicklungen der Epigenetik hat eine Temporalisierung des biologischen Informationsverständnisses begonnen. Aufgabe der genealogischen Annäherung ist die Erhellung dieser historischen Entwicklung und ihrer Relevanz für die heutige Theoriebildung.

Abstract

The new field of epigenetics requires a reassessment of evolutionary theory concerning the relationship between development, heredity and adaptability of living organisms. Today's questions about the emergence and transmission of epigenetic changes go back to the beginnings of mytho-, theo- and cosmological thinking. Plato, Augustine and Cusanus provide different solutions to the metaphysical problem of the beginning by a transition from being to becoming. In the Aristotelian embryology and in the Renaissance, cosmological ideas were transferred to embryology. Harvey and Wolff describe epigenesis as a revolution of hen and egg analogous to the cosmological revolution of stars and planets. The transformation from the timeless, natural order to a genealogy of nature and the triumph of the epigenesis theory lead to the early 19th century biology. Different authors such as Goethe, Schelling, Lamarck, Mendel and Darwin are linked by an epigenetic understanding of biology. Lamarck's re-interpretation of the epigenetic revolution makes possible the basic biological distinction of onto- and phylogeny. In the writings of Darwin and the postdarwinian debates, their relation is determined by the concepts of development, heredity and adaptability. Darwin provides a pangenetic synthesis of adaptive mechanisms: Neolamarckian inheritance, natural selection and adaptability of the organisation work together. During the first half of the 20th century a genetic theory of evolution emerged which put heredity and selection in the first place and restricted the role of development and adaptation. Waddington's epigenetics lead to a new synthesis of onto- and phylogeny and spatialized their relation with the concept of the epigenetic landscape. The investigation of molecular dynamics in genetics and epigenetics brought back epigenetic questions of 19th century biology and the proto-biological heritage. Epigenetic evolution is based on a synergy of natural selection and system dynamics which produces organisms that can influence their own development, inheritance and adaptability. The latest conceptual developments have started to temporalize the concept of biological information itself. The object of the following genealogical approach is to tell this history of epigenetic evolution and show its relevance to current theory.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	5
Abstract	7
1 Hinführung zur genealogischen Annäherung	15
2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie	19
2.1 <i>χώρα</i> in einer absteigenden Triade zwischen Sein und Werden	22
2.2 Die vier <i>αἰτίαι</i> und die vermittelnde Rolle der <i>ψυχή</i> bei der Genese	30
2.3 <i>Creatio continua</i> : Die brüchige Trias von Kreation, Kontinuität und Zeit	37
2.4 Die genetische Entfaltung des Einen und die Verschränkung der Welt	45
3 Evolution und Epigenese	59
3.1 Präformation, Temporalisation und Epigenese in der Protobiologie	62
3.1.1 William Harvey: Epigenese vs. Metamorphose	62
3.1.2 Descartes und Gassendi: mechanistische und atomistische Entwicklung	65
3.1.3 Die Präformationslehren der mikroskopischen Pioniere	65
3.1.4 Leibniz' Denken zwischen Präformation und Temporalisation	66
3.1.5 Buffons „ <i>moule intérieur</i> “ zwischen Variation und Artkonstanz	71
3.1.6 Wolffs „Theorie von der Generation“: Die Entstehung einer Wissenschaft	74
3.2 Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation	81
3.2.1 Blumenbachs „Bildungstrieb“	82
3.2.2 Goethes Synthese von Form und Wandel	88
3.2.3 Generische Präformation bei Kant	94
3.3 Schellings dynamische Naturphilosophie: Epigenese, Evolution und Involution	103
3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden	118
3.4.1 Mendels Versuche	118
3.4.2 Entwicklungsgeschichte zur Zeit Mendels	122
3.4.3 Mendels Entwicklungsgesetz	130
3.4.4 Die kulturelle Veränderlichkeit der Arten und die mendelsche Population	139

4	Phylo- und ontogenetische Evolution	147
4.1	Transformation, Fluide und Vererbung	151
4.2	Variation, Pangenese und Selektion	163
4.2.1	Die Auflösung der Grenze von Spezies und Varietäten	163
4.2.2	Natürliche Selektion	166
4.2.3	Darwins Vererbungsgesetze	174
4.2.4	Ursachen und Gesetze der Variation	181
4.2.5	Pangenese: Darwins gescheiterter Syntheseversuch	187
4.2.6	Darwins selektionstheoretischer Neolamarckismus	192
4.3	Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion . . .	196
4.3.1	Ontogenese und Phylogenese in Haeckels Morphologie	196
4.3.2	Weismanns Deszendenz- als Entwicklungstheorie	202
4.3.3	Hertwig zum Werden des Organismus	215
4.3.4	Organische Selektion, Anpassungsfähigkeit und Stabilität	222
5	Genetische und epigenetische Evolution	235
5.1	Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung	237
5.1.1	Mendels Erbgang und die chromosomalen Grundlagen	238
5.1.2	Die mendelsche Population in der Synthese	241
5.1.3	Variation und Mutation der Gene	245
5.1.4	Biologische Fitness und das fundamentale Theorem	251
5.1.5	Fishers Problem: Evolution der Dominanz	257
5.1.6	Eugenik: Unterbau und Basis	262
5.1.7	Heterogenität, Grenzen und Wandel der modernen Synthese	265
5.2	Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese	268
5.2.1	Der Organismus als ein integriertes Ganzes von Form, Zeit und Telos .	269
5.2.2	Eine kybernetische Theorie der Epigenese	272
5.2.3	Grundlagen einer epigenetischen Selektionstheorie	283
5.2.4	Das Verhältnis von Populations- und epigenetischer Systemdynamik . .	294
5.2.5	Das Überleben der Anpassungsfähigen	302
5.2.6	Waddingtons Epilog und ein Lektüre-Fazit	312
5.3	Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution	315
5.3.1	(Epi-)genetische Kontrolle der molekularen Triade	317
5.3.2	Lernen in kybernetischen und autopoietischen Systemen	330
5.3.3	Epigenetische Erweiterungen der modernen Synthese	341
5.3.4	Molekulare Erinnerung und epigenetisches Lernen	350

6	Rekapitulation	357
	Literaturverzeichnis	402

Anmerkung

Bei allen wörtlichen Zitaten wurde die Rechtschreibung an die aktuellen Regeln angepasst, sofern der Sinn dadurch nicht verändert wurde.

1 Hinführung zur genealogischen Annäherung

Seit den frühen Hochkulturen lässt sich nachweisen, dass der Mensch die Natur in Geschichten der Abstammung eingebunden hat. Erst im Laufe der Moderne entwickelt sich aus einer Skala der Natur auch die Idee einer eigenen Abstammungsgeschichte der Natur. Mit der Entstehung der modernen Biologie im 19. Jahrhundert wandelt sich die Erzählung dieser Naturgeschichte zu einer Entwicklungsgeschichte der Natur, die seit Darwin zugleich als eine Anpassungsgeschichte verstanden wird. Im 20. Jahrhundert wird mit der Entstehung der Genetik daraus mehr und mehr eine Vererbungsgeschichte. Die Bedeutung der drei Prinzipien von Entwicklung, Anpassung und Vererbung hat sich im Laufe der Biologiegeschichte gewandelt. Die Verschiebung des Fokus der Aufmerksamkeit von der Entwicklung über die Anpassung zur Vererbung hat auch zu einer steten Integration der Konzepte geführt. Dennoch hat sich Ende des 20. Jahrhunderts der Eindruck durchgesetzt, die Naturgeschichte sei vor allem eine Ableitung genetischer Veränderungen. In den letzten Jahren hat mit der Epigenetik eine Forschungsströmung Bedeutung erlangt, die Relevanz für sehr verschiedene Disziplinen der Biologie hat: Relevanz nicht nur für unser Verständnis der Vererbung, sondern auch für unser Verständnis von Anpassung und Entwicklung. Manche halten die Epigenetik für eine marginale Ergänzung der Evolutionstheorie, manche sehen Bedarf zu einer Erweiterung, manche sprechen von einer wissenschaftlichen Revolution. Woher kommt diese Uneinigkeit? Ist sie alleine auf dem Boden der aktuellen Befunde zu erklären? Wenn neue Befunde und Konzepte alle Bereiche einer etablierten und vielfach bestätigten Theorie betreffen, ist zu vermuten, dass die Relevanz derselben eine Vorgeschichte hat, dass das Schwanken der Grundlagen nicht plötzlich geschieht, sondern unerwartet. Wo beginnt also die Geschichte der Epigenetik?

Die Begriffsgeschichte zeigt, wie tief die Wurzeln reichen. Als Conrad Waddington den Begriff „Epigenetik“ erfand, bildete er diesen aus den Begriffen von Genetik und Epigenese. Die Genetik selbst ist abgeleitet von der Genese. Der Begriff der Epigenese reicht bis in die frühe Moderne, der Begriff der Genese bis in die Antike zurück. Beide Begriffe gehen auf eine Zeit vor Entstehung der Biologie zurück. Der Begriff verweist auf den vorwissenschaftlichen Ursprung der Probleme, die durch ihn erneut geweckt werden. Aus diesen Gründen verspricht ein Blick in die Geschichte und Vorgeschichte der Epigenetik einige Lehren für das sich heute wandelnde Evolutionsverständnis. Im Folgenden soll der Versuch einer Genealogie epigene-

1 Hinführung zur genealogischen Annäherung

tischer Evolution gemacht werden, eine genealogische Annäherung an ein aktuelles Problem also, bei der das lebendige Verhältnis von Genealogie und aktueller Theoriebildung deutlich wird. Die heutige Bedeutungsvielfalt vermeintlich streng definierbarer Konzepte wie Gen, biologische Fitness, Variation oder Selektion ist genealogischen Ursprungs und trägt auch im Falle der Epigenetik und ihrer inzwischen verschiedenen Traditionen und Definitionen Züge einer babylonischen Sprachverwirrung. In der Biologie herrscht methodisch, theoretisch und begrifflich anarchische Vielfalt, was dem Untersuchungsobjekt durchaus gerecht wird, aber auch erklärt, warum die Kluft zwischen fachwissenschaftlicher Forschung und dem populärwissenschaftlichen Bild groß, vielleicht zu groß geworden ist.

Der methodologische Sinn einer genealogischen Annäherung an die Thematik der Arbeit ist mindestens ein dreifacher: Zum einen ist die Beschreibung eines konzeptuellen Problemraumes differenzierter, wenn man dessen Entstehung als historisch gewachsen auffasst. Außerdem leistet diese Aufgliederung Hilfe bei der Differenzierung des Problemraumes der Epigenetik. Hier hilft eine evolutionsbiologische Analogie: Die Beschreibung von Entstehung und Entwicklung eines konzeptionellen Problemraumes erleichtert das Verständnis für die Verwandtschaften und Zusammenhänge zwischen den heutigen Konzepten. Der dritte Wert einer solchen Annäherung besteht darin, dass in dieser die Grundlage gelegt wird für das Schreiben der Geschichte der Biologie aus epigenetischer Perspektive.

Der rein ideen- bzw. begriffsgeschichtliche Zugang greift zu kurz, weil auch die Prüfung von Bildern, Experimentalsystemen und Metaphern in der Geschichte der Biologie eine wichtige Rolle spielen. Die Bezüge zwischen Politik und Biologie und nicht zuletzt der biopolitische Aspekt der vermeintlich reinen Theorie erweitern die Genealogie um weitere Dimensionen. Die Genealogie epigenetischer Konzepte steht dabei vor einer mehrfachen Herausforderung: Einerseits liefert diese Beiträge zur Wissenschaftsgeschichte der Biologie, andererseits betrifft sie die grundsätzlichen Linien dieser Wissenschaftsgeschichte selbst. Einerseits geht es um das Erzählen einer „Geschichte der Nebenpositionen“ (Foucault 2002, S. 195). Andererseits spielt die Neubewertung von tatsächlichen Kontinuitäten und vermeintlichen Brüchen, vermeintlichen Kontinuitäten und tatsächlichen Brüchen (anders als Foucault (2002, S. 241) argumentiert) eine wichtige Rolle. Darüber hinaus ist das Verhältnis von Macht und Wissen dem naturwissenschaftlichen Diskurs in aller Regel nur implizit, für eine eigenständige Behandlung dieses Verhältnisses mag die folgende Untersuchung neue Ansatzpunkte bieten.

Die methodologische Schwierigkeit der genealogischen Annäherung besteht darin, dass sich die eben erwähnten Aufgaben nicht disziplinieren lassen: Das Erzählen einer Vor- und Frühgeschichte der Epigenetik, eine andere Erzählung der Geschichte der Biologie, das Verfolgen expliziter Konzepte und die Suche nach wegbereitenden Implikationen, die erst später explizit werden, beeinflussen sich gegenseitig. Die parallele Lektüre, das synoptische Verfahren, kann

nur gelingen, wenn der voreiligen Disziplinierung der undisziplinierte Blick auf das Ganze entgegengesetzt wird. Analyse und Synopse ergänzen sich wechselseitig, in dieser gegenseitigen Ergänzung wird die Aktualität der Wissenschaftsgeschichte deutlich. Biologische Konzepte erweitern, überformen und integrieren sich, alte Begriffe schreiben sich in neuere ein, die Theorie trägt ihre Geschichte in sich. Mehr noch: Die Geschichte der Biologie meldet sich in aktuellen Diskussionen wieder und fordert Neubetrachtung und Neubewertung. Die biologische Theoriebildung hat nicht nur Geschichte, sie *ist* auch Geschichte.

Die genealogische Annäherung braucht die Paraphrase, wo die Geschichtsschreibung das Damokles-Schwert des Anachronismus übersehen hat: Die erneute Lektüre der epochemachenden Primärtexte wird produktiver Ansatzpunkt, wenn die Theoriebildung geschichtsvergessen ist. In einer vor- und zurücksetzenden Bewegung gilt es Bezüge zu verdeutlichen, ohne zwingende Kontinuitäten zu behaupten, aber auch Kontinuitäten zu benennen, wo heute Brüche gesehen werden. Wir werden an zentralen Autoren des 19. Jahrhunderts wie Lamarck, Mendel und Darwin sehen, wie groß die Kluft zwischen der naturwissenschaftlichen Wahrnehmung und den epochemachenden Texten selbst geworden ist. Eine detaillierte Diskursanalyse kann die folgende Untersuchung aufgrund des Umfangs der Thematik nicht bieten. Ohnehin steht die Entwicklung einer Diskursanalyse, die der Behandlung von Texten im Spannungsfeld von Natur- und Geisteswissenschaften gerecht wird, noch am Anfang.

Die Untersuchung steigt mit einer Untersuchung mytho-, kosmo- und theologischer Implikationen der modernen Biologie ein. Am Beispiel wegweisender Schwellentexte von Platon, Aristoteles, Augustinus und Cusanus soll gezeigt werden, dass eine Reihe von modernen Fragen und Problemen sich gerade in den Übergängen zwischen Seiendem und Werdendem, zwischen Dies- und Jenseits als Fragen nach Anfang und Übergang bilden, die bei allem Wandel bis heute prägend geblieben sind. Die im heutigen Sinne biologischen Fragen wurden lange im Kontext anders motivierter Fragestellungen der Mythologie, Philosophie und Theologie behandelt. Der erstaunliche Fall der aristotelischen Embryologie erklärt, warum für die Biologie wie für andere Wissenschaften die Rede von einer Renaissance angemessen ist. Seit der Renaissance der aristotelischen Embryologie folgt die vorliegende Genealogie dem mehrfachen Wechsel zentraler Konfliktfelder aus epigenetischer Sicht: In der frühen Moderne spielt sich ein Selbstfindungsprozess der Biologie ab, der im Streit zwischen einer Präformations- bzw. Evolutionslehre im alten Sinne und der Epigenese bis Ende des 18. Jahrhunderts zu verfolgen ist. Im Übergang vom 18. zum 19. Jahrhundert setzt sich mit der Epigenese ein allgemeines Entwicklungsd Denken durch. Zentrale philosophische Debatten prägen die Entstehung der Biologie und machen die problemgeschichtlichen Wurzeln einer ganzen Wissenschaft verständlich. Die Synthese von Naturgeschichte und Epigenese führt zu einem mehrdeutigen Begriff der Entwicklungsgeschichte, dessen Wirken noch bis Anfang des 20. Jahrhunderts zu beobachten ist. Parallel dazu lässt

1 Hinführung zur genealogischen Annäherung

sich eine allmähliche Entwicklung des onto- und phylogenetischen Denkens erkennen: Aus dem einen Prozess der Entwicklung werden zwei Typen von Entwicklung. Von Lamarck über Darwin bis zu den postdarwinschen Debatten am Ende des 19. Jahrhundert steht dieses Problem im Zentrum der Auseinandersetzung. Im 20. Jahrhundert verändert der vererbungstheoretische Diskurs den Einschlag der Debatten nachhaltig: Das genealogische Denken des 19. Jahrhunderts ist vom Entwicklungsbegriff geprägt, das genealogische Denken des 20. Jahrhundert vom Vererbungsbegriff. Dieser Wandel transformiert insbesondere die Erklärung evolutionärer Anpassungen und führt zu einer Fokussierung auf das Gen. Das spannungsreiche Verhältnis von onto- und phylogenetischer Evolution wird nicht gelöst, sondern manifestiert sich in der entstehenden Unterscheidung von genetischer und epigenetischer Evolutionstheorie. Die molekularbiologische Revolution führt bis zum Beginn des 21. Jahrhunderts zu einer synthetischen Annäherung der Perspektiven, die eine evolutionsbiologische Überwindung des Gegensatzes von Genetik und Epigenetik andeutet. Erst heute werden mehrere der aufgeschobenen und verdrängten Probleme wieder thematisch, die vor allem das evolutionstheoretisch zentrale Verhältnis von Entwicklung, Anpassung und Vererbung betreffen.

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

Jeder Schöpfungsmythos und jede Kosmogonie hat die Aufgabe, die Schöpfung der bekannten Welt zu erzählen. Je ausgefeilter diese Erzählung wird, desto mehr erklärende Ansätze finden sich in dieser wieder. Je komplexer ein Schöpfungsmythos ist, desto mehr bekommt er argumentative Züge, schon darum, weil er ein Netz von narrativen Zusammenhängen schafft, das als Ganzes die kosmologische Geschichte erzählen soll. Zudem fließen einfache Naturbeobachtungen in die Bildung von Schöpfungsmythen ein; wie diese integriert werden, verweist auf Erklärungsprobleme, die auch vor dem Beginn von Wissenschaft bestanden.

Im Motiv des Welteneis wird die Schöpfung der Welt mit der Entstehung aus einem Ei verflochten. In dieser dem Ursprung nach orphischen Kosmogonie korrespondiert das androgyne Ei mit dem Ursprung der Zeit selbst; das Motiv lässt sich auch in ägyptischen, indischen, persischen und phönizischen Kosmogonien nachweisen (Needham 1959, S. 27). Neben diesen mythologischen Verbindungen von Kosmologie und Embryologie finden wir u. a. in der indischen und ägyptischen Antike Beobachtungs- und Experimentalwissen über die Embryologie des Menschen sowie eine Reihe von Parallelen zu den embryologischen Erklärungsansätzen der griechischen Antike (Needham 1959, S. 25 ff.). Mythologisierung und Beobachtung der Natur lassen sich daher nicht gegeneinander ausspielen. Wissenschaftlicher Fortschritt geht zwar mit der Infragestellung eines gegebenen Anfangs einher, wie wir in Platons Kosmologie und Aristoteles' Embryologie sehen werden. Dieser Fortschritt fordert zur Bildung neuer Begriffe und Erklärungen (oder ganzer Theorien) auf, lässt jedoch gleichermaßen Erklärungslücken entstehen, die durch die Ungenauigkeit der verwendeten Begriffe, die Inkonsistenz der Erklärungen und die Nutzung metaphorischer und allegorischer Übertragungen verdeckt werden.

In der hinduistischen Trimurti-Lehre werden drei Konzepte unterschieden: Das Prinzip der Schöpfung (Brahma), der Erhaltung (Vishnu) und der Zerstörung (Shiva). Analog hierzu kennen wir die drei Moiren der griechischen Mythologie, die den Lebensfaden spinnen (Klotho), seine Länge messen (Lachesis) und ihn abschneiden (Atropos). Durch die Idee der steten Wiederkehr korrespondieren derartige Dreiergespanne mit rhythmischen Figuren. In germanischen Schöpfungsmythen findet sich ebenfalls eine Göttertrias, welche die ersten Menschen erschafft. Diese

2 *Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie*

verschiedenen indogermanischen Mythen parallelisieren kosmische, natürliche und individuelle Muster und Ereignisse. In der Entstehung der modernen Biologie sind diese Parallelen implizit und explizit eingegangen. Das rhetorische Abstreifen mittelalterlicher und antiker Kosmologien ist im Hinblick auf diese Kontinuitäten vordergründig.

Diese Parallelisierungen lassen bei allen narrativen Unterschieden auch Gemeinsamkeiten in den Schöpfungsmythen erkennen, die auch für die Wissenschaftsgeschichte nicht unbedeutend sind: Zum einen hat die geschlechtliche Zeugung von Göttern aus Göttern und Menschen aus Göttern eine erklärende Bedeutung für die Ordnung der Welt. Verwandtschaft ist ein erklärendes Element in Schöpfungsmythen. Die auch zeitlich zu begreifende Verwandtschaft der Götter bzw. der göttlichen Prinzipien verweist auf eine zeitlose Ordnung. Zugleich aber wird die Erklärung der zeitlosen Ordnung durch die Genealogie der Götter selbst geleistet. Zeitlose Ordnung und Genealogie verweisen im Mythos aufeinander.

Zu Beginn steht eine stets kleine Zahl von Göttern, etwa die Neun bzw. Vielheit der ägyptischen Mythologie. In der griechischen Mythologie finden sich außerdem Andeutungen für mehrere Zeitalter, was einerseits die Konsistenz der Schöpfungsmythen beeinträchtigen kann, andererseits jedoch die Möglichkeit gibt, eine detaillierte, breiter aufgefächerte Kosmologie zu erzählen. Und auch in den ägyptischen Schöpfungsmythen finden sich Relikte einer Geschichte der Kosmologien selbst: Die Weiterentwicklung der Kosmologien erfordert auch eine Einwicklung der alten in die neuen Kosmologien (und umgekehrt). Diese Einschachtelung von narrativen und erklärenden Aspekten verschiedener Versionen ineinander, ebenso wie das Nebeneinander verschiedener Varianten von Schöpfungsgeschichte, sind ein allgemeines Kennzeichen - wie sich auch im Falle der hebräischen (mit zwei tradierten Schöpfungserzählungen) und der platonischen Kosmologien (siehe 2.1) zeigt. Die Offenheit der Kosmologien ist im Übergang von der mündlichen zur schriftlichen Überlieferung also nicht verloren gegangen und erlaubte die lange Tradierung und Tradition der Schöpfungsgeschichten ebenso wie ihre wörtliche bis allegorische Rezeption bis hinein in die Entstehung der modernen Biologie.

In den beiden Varianten des hebräischen Schöpfungsmythos finden wir eine Chronologie der Schöpfung, die naturalistische Züge trägt: Der Schöpfungsakt durch den einen Gott selbst wird chronologisch aufgegliedert und in dieser zeitlichen finden wir zugleich eine göttliche Ordnung von Himmel und Erde wieder. Erst später versuchten Kirchenväter wie Augustinus diese Chronologizität der Schöpfung einzugrenzen, weil eine Entgrenzung bereits denkbar war. Die Schöpfung der Welt durch einen einzigen Gott greift statt einer göttlichen Verwandtschaftslehre zu einer göttlichen Schöpfungslehre: Der Vulkanausbruch wurde womöglich zum schöpferischen Motiv (Dunn 2014). Die Spannung zwischen einer sukzessiven und einer instantanen Genese ist schon sehr früh zu finden. Das ist eine archäologische Lehre im natur- *und* geisteswissenschaftlichen Sinne: Die tiefen Probleme sind alte Probleme. Die Kontinuität der Probleme präfiguriert

auch eine Kontinuität der Lösungen.

Die buddhistische Skepsis gegenüber dem Schreiben einer Schöpfungsgeschichte markiert hingegen eine Zäsur: In der buddhistischen Philosophie nimmt die logische Figur des Tetralemma zum Verhältnis von Zeit und Schöpfung eine skeptische bis agnostische Haltung ein.

Vor dem hier angerissenen Hintergrund vielfältiger Mythen werden wir uns jetzt mit Platon, Aristoteles, Augustinus und Cusanus beschäftigen. Wir werden nur wenige der zahlreichen Linien verfolgen können, welche die dort nachweisbaren mytho-, kosmo- und theologischen Referenzen heutiger biologisch-philosophischer Konzepte wie Kausalität, Kontinuität, Zeit, Ursprung, Entwicklung, Evolution, Präformation und Epigenese erkennen lassen. Die Auswahl dieser (als gestrichelt, sich verzweigend und bisweilen wieder zusammenlaufend vorzustellenden) Linien aus der Protobiologie zur Biologie orientiert sich an dem Versuch einer Genealogie epigenetischer Evolution (siehe Hinführung).

2.1 $\chi\rho\rho\alpha$ in einer absteigenden Triade zwischen Sein und Werden

*Kündet mir, wie zuerst die Götter und Erde entstanden,
Ströme dazu, das endlose Meer und die brausende Brandung,
Leuchtende Sterne und droben des Himmels unendliche Weite,
Welche Götter daraus entstanden, die Spender des Guten,
Wie sie die Macht verteilten und Ämter und Ehren erlost
Und auch wie sie zuerst die olympischen Schluchten bewohnten.
Dies verkündet mir, Musen, Bewohner der himmlischen Häuser,
Alles von Anbeginn und was als erstes entstanden.*

Hesiod: Theogonia (ca. 700 v. Chr.)

Hesiods Theogonie beginnt wie viele griechische Hymnen mit der Anrufung der Musen. Das Problem des Anfangs ist damit dem Anfang der Göttergeschichte eingeschrieben. Wo beginnt Hesiods Theogonie? Sie kann erklärlicherweise nicht zum behaupteten Anfang (zur Entstehung bzw. zur Geburt der Götter) zurückgehen, beugt sich aber doch nachträglich über diesen Anfang: auf erzählerische Weise. Einerseits beginnt Hesiods Theogonie nicht am Anfang. Zuvor ruft die Stimme des Dichters als Zeugen des Anfangs die Musen. Andererseits beginnt die Theogonie mit der Antwort der Musen. Ein dialogischer Rahmen, das Spiel von Rede und Antwort, bildet die Grund- und Überstruktur der Theogonie. Der Anfang steht dazwischen und geht zugleich der gesamten Theogonie samt der Anrufung der Musen der erzählerischen Intention nach voraus.

In den Natur- und Geisteswissenschaften herrscht implizit und notwendig Einigkeit, dass von Anfang an etwas nicht stimmt. Die wissenschaftliche Forschung ist der fortlaufende Versuch, anfängliche Unstimmigkeiten in den empirischen Blick, in den praktischen Griff und auf den theoretischen Begriff zu bringen. Die wissenschaftliche Tätigkeit schreibt sich nicht nur fort zu den späteren Erklärungen, sondern schreibt sich auch in die älteren Erklärungen ein und hebt sie damit auf. Das Bewusstsein für die Problematik des Anfangs ist keine moderne Neuigkeit, sondern lässt sich in antiken Theologien und Kosmologien leicht nachweisen: Heilige Schriften enthalten oft mehr als einen Schöpfungsbericht. Manchmal liegen zwischen den Berichten Jahrtausende. Die Mytho- und Kosmologien spielen mit dem Anfang und weisen dadurch auf etwas hin, worüber sonst geschwiegen werden müsste. Das Spiel von Rekonstruktion und De-konstruktion ist den Poeten notwendig bewusst gewesen, die postmoderne Wiederentdeckung nur der letzte Schrei einer langen Geschichte.

Für die Biologie stellt sich sowohl auf der explanatorischen als auch der metatheoretischen

2.1 *χόρα* in einer absteigenden Triade zwischen Sein und Werden

Ebene eine ähnliche Situation: Auch die Biologie erzählt Geschichten (der Natur), gibt (genealogische) Erklärungen und muss die Weiterentwicklung ihrer Erklärungen und die Übergänge zwischen älteren und neueren Erklärungen plausibel machen. Die Frage dieser theoretischen Übergänge hat in den wissenschaftstheoretischen Diskussionen selbst große Bedeutung. Als junge Wissenschaft ist die Biologie auch eine späte Wissenschaft. Die Biologie ist nicht nur aus den älteren Wissenschaften, sondern auch aus mytho-, kosmo- und theologischen Fragestellungen hervorgegangen. In der Genealogie der Wissenschaften ist die Biologie eine Nachgeborene, als Wissenschaft selbst (ähnlich wie Athene) eine Kopfgeburt. Die Biologie hat (historisch gesprochen) eine lange Vorgeschichte, ein großes und schwieriges Erbe. Sie hat aber (archetypisch gesprochen) auch einen Schatten, weil sie dieses Erbe verschweigt, vernachlässigt. Selbst dem 19. Jahrhundert scheint die Biologie so weit entrückt zu sein, dass manche die moderne Biologie im 20. Jahrhundert beginnen lassen. Fragen der Entstehung des Lebens, des Ursprungs der Arten und des Erwerbs neuer Eigenschaften stehen dennoch in einer Tradition. Das ironische Spiel mit den Grenzen des Wissens hat in den Naturwissenschaften seine Grenzen: Das Anfangsproblem soll gelöst werden, die Aufmerksamkeit der Forschung muss aber auch immer wieder zu einem neuen, verborgenen Anfang verschoben werden.

Die heimliche Verwandtschaft von Mythos und Logos lässt sich am Beispiel Hesiods gut erkennen. Schon Hesiod löst das Problem des Anfangs durch eine Verschiebung der Fragestellung. Auf seine Bitte „Dies verkündet mir, Musen“ (Hesiod u. von Scheffer 1938, 114) antworten diese: „Zuerst entstand das Chaos und später die Erde“ (Hesiod u. von Scheffer 1938, 116). Durch die Mehrdeutigkeit des Begriffs „*χάος*“ verweist Hesiod auf einen früheren Anfang: Die Erde ist nachträglich entstanden, insofern epi-genetisch hervorgegangen. Die Benennung eines neuen, dunklen Anfangs ist eine paradigmatische Lösungsstrategie für Anfangsprobleme: Mit dem *χάος* spielt Hesiod auf mehrere Lesarten an: die Höhle, den Abgrund und den Spalt. In der ionischen Naturphilosophie ist das Anfangsproblem vielfach eine Frage nach der Gestalt des ersten Raumes. Aus welchen ursprünglichen Elementen besteht dieser? Inwiefern ist dieser ursprüngliche Raum selbst noch raumlos, ungeformt und offen für Veränderungen? Die räumlichen Bilder machten selbst Platz für Spekulationen über den Anfang (*αρχή*). In den vorsokratischen Schriften sind embryologische oft mit den kosmologischen Theorien verbunden, sodass die Entstehung verschiedener Teile des Körpers als Mischung oder Umwandlung der Urelemente verstanden wurde (Needham 1959, S. 27 ff.). Hesiods *χάος* spielt womöglich auch auf die Gebärmutter an. Mit der mythologischen Antwort bleibt die Suche nach dem Anfang erhalten und wird immer wieder neu entfacht: Vor dem Hintergrund der verschiedenen Antworten auf das Anfangsproblem in der ionischen Naturphilosophie blickt Platons Kosmogonie also bereits auf einen differenzierten Diskurs zurück. Zwei radikale Zurückweisungen des Anfangsproblems sind die Annahme eines ewigen Werdens bei Heraklit und eines ewigen Seins bei Parmenides.

2 *Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie*

Platon behandelt die kosmologischen Anfangs-Probleme insbesondere im Timaios-Dialog. Dort vermittelt er die Spannung zwischen Parmenides' Sein und Heraklits' Werden (Fleischer 2001).

Die Kosmogonie des Timaios beginnt mit einer Unterscheidung, die nicht nur für die Naturphilosophie sondern auch die Grundlagenfragen heutiger Lebenswissenschaften noch Quell konzeptueller Probleme und verschiedener Perspektiven darstellt: „das stets Seiende, das Entstehen nicht an sich hat“ und „das stets Werdende, aber niemals Seiende“ (Platon u. Müller 1857, 28a). Wie ist diese Unterscheidung zu machen? Das Seiende „ist durch Vernunft mit Denken zu erfassen“, das Werdende hingegen „durch Vorstellung vermittelt vernunftloser Sinneswahrnehmung“ (Platon u. Müller 1857, 28a). Dies ist eine erkenntnistheoretische Unterscheidung: Die Sinne können nur Entstehendes und Vergehendes erkennen, die Vernunft alleine erkennt das Unvergängliche. Unterschiedliche Modi der Erkennbarkeit und die Opposition von Zeitlichkeit des Werdens und Zeitlosigkeit des Seins verstärken sich wechselseitig und bilden dadurch eine doppelte Dichotomie.

Das ist nur die erste von mehreren mytho-logischen Verknüpfungen Platons, die bis heute nachwirken: „Alles Entstehen muss ferner notwendig aus einer Ursache entstehen; denn jedem ist es unmöglich, ohne Ursache das Entstehen zu erlangen.“ (Platon u. Müller 1857, 28a) Am Beispiel des Himmels zeigt Timaios, dass alles, was einen Anfang hat, Werdendes ist: Der Himmel „entstand; denn er ist sichtbar und betastbar und hat einen Körper.“ (Platon u. Müller 1857, 28b) Die Weltschöpfung selbst braucht hingegen einen Grund, der den „Ordner alles Entstehens“ bestimmte, und durch die Vernunft zu erkennen ist: „Indem Gott nämlich wollte, dass alles gut und, soviel wie möglich, nichts schlecht sei, brachte er, da er alles Sichtbare nicht in Ruhe, sondern in ungehöriger und ordnungsloser Bewegung vorfand, dasselbe aus der Unordnung zur Ordnung, da ihm diese durchaus besser schien als jene.“ (Platon u. Müller 1857, 30a) Die Unterscheidung von Sein und Werden ist mit der Unterscheidung von Ruhe und Bewegung (der Himmelskörper) verschränkt. Hinzu kommt noch eine weitere Verkopplung von Sein und Ordnung bzw. von Werden und Unordnung. Das Verhältnis des Werdenden gegenüber dem Seienden wird in der anschließend beschriebenen Entstehung der Zeit noch einmal klarer: Zeit wird als ein „bewegliches Bild der Unvergänglichkeit“ geschaffen (Platon u. Müller 1857, 37d). Die Verketzung von Bewegung und Zeit wird dadurch vertieft, dass die Entstehung von Zeit und Himmel durch die Schaffung der Planeten und die Bewegung der Planetenbahnen verbunden ist (Platon u. Müller 1857, 38b). Die Zeitlichkeit der Himmelsbahnen ist mit der Ewigkeit des sphärisch gedachten Seins (der Weltseele) wiederum durch die zirkuläre Bewegung der Himmelskörper verbunden. Platons Modell einer Schöpfung der Zeit beruht also auf der gemeinsamen Entstehung der zirkulären Bewegung eines sphärischen Ganzen (Universum) und der darin enthaltenen Materie (Planeten). Im ersten Teil der platonischen Kosmogonie lässt sich somit das Werdende aus dem Seienden ableiten. Wir haben es bei Seiendem und Werdendem mit verschiedenen Ty-

2.1 *χορα* in einer absteigenden Triade zwischen Sein und Werden

pen und Graden der Wirklichkeit zu tun, nicht aber mit unvermittelten Konzepten. Aus dieser kosmologischen Vermittlung ergibt sich die Entstehung der Welt und des Menschen: Auf die Erschaffung der Welt aus dem Chaos durch den göttlichen Demiurgen folgen im ersten Teil die Entstehung des Leibes, der Seele, der Zeit, der Planeten, des Lebens und des Menschen. Der mythologische Ursprung dieser Kosmogonie lässt sich beispielsweise daran erkennen, dass Platon wie Hesiod das Chaos zum Anfang wählt.

Der zweite Teil des Dialogs wendet sich nach dem „aus Vernunft Vorhandene[n]“ nun dem „aus Notwendigkeit Vorhandene[n]“ zu: Ausführlich wird die Entstehung der vier Grundstoffe (Feuer, Wasser, Erde, Luft) anhand der Geometrie und der sinnlichen Wahrnehmungstypen beschrieben. Es ist dieser zweite Teil, der das Verständnis einer Synthese von Sein (Ruhe, Ordnung) und Werden (Bewegung, Unordnung) bei Platon vertieft und dabei in einen Widerspruch zum ersten Teil gerät: „Das Werden dieser Weltordnung wurde als ein gemischtes aus einer Vereinigung der Notwendigkeit und der Vernunft erzeugt.“ (Platon u. Müller 1857, 48a) Noch vor der Entstehung des Himmels betrachtet Timaios im zweiten Teil die Entstehung der vier Grundstoffe. Dieser frühere Anfang gibt eine grundlegendere Erklärung zur Entstehung der Welt: „Der neue Anfang nun über das All sei mehr als der vorige auseinandergelegt. Denn früher unterschieden wir zwei Gattungen, jetzt aber müssen wir noch eine von diesen verschiedene dritte aufweisen.“ Während bei der Entstehung der Welt durch den Demiurgen (in Teil 1) zwei Gattungen (seiendes Vorbild und werdendes Abbild) ausreichen, wird in Teil 2 eine dritte Gattung benötigt, deren Notwendigkeit zugleich den zuvor nur angedeuteten Widerspruch auf den Punkt bringt: „Eine dritte stellten wir früher nicht auf, indem wir meinten, dass die beiden ausreichen würden“ (Platon u. Müller 1857, 49a).

Platon geht nicht nur über ein duales Schöpfungsmodell hinaus, sondern stellt die damit verbundenen Dichotomien von Sein und Werden, Ordnung und Unordnung, Ruhe und Bewegung in Frage. Es geht in diesen Passagen um das Ganze seiner Philosophie. Vorseilend kündigt Timaios Schwierigkeiten und Unklarheiten im Umgang mit einer solchen dritten Gattung an: „doch jetzt scheint die Untersuchung zu dem Versuche uns zu nötigen, eine schwierige und dunkle Gattung durch Reden zu erhellen.“ (Platon u. Müller 1857, 49a)

An dieser Stelle spielt auch Platon das mythologische Spiel mit Mehrdeutigkeit, das schon Hesiod beherrscht hatte: Timaios unterscheidet (1) „das Werdende“, (2) „das, worin es wird“ und (3) „das, woher nachgebildet das Werdende geboren wird“ (Platon u. Müller 1857, 49c) und assoziiert diese mit Vater (3), Mutter (2) und Kind (1). Diese Dreiteilung wird im Rahmen der platonischen Philosophie mit mehreren Bedeutungen aufgeladen: „eines sei die gemäß demselben sich verhaltende Gestaltung, unentstanden und unvergänglich, welche weder von anderswoher etwas in sich aufnimmt noch selbst in ein Anderes übergeht, unsichtbar und auch sonst nicht wahrnehmbar, deren Betrachtung der Denkkraft anheim fiel; ein Zweites aber sei das ihm

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

Gleichnamige und Ähnliche, wahrnehmbar, entstanden, stets wechselnd, an einer Stelle entstehend und von da wieder verschwindend, durch mit Sinneswahrnehmung verbundene Meinung erfassbar; eine dritte Gattung sei ferner immer die des Raumes, Vergehen nicht annehmend, allem, dem ein Entstehen zukommt, eine Stelle gewährend, selbst aber ohne Sinneswahrnehmung durch ein gewisses Afterdenken erfassbar, kaum glaubhaft erscheinend.“ (Platon u. Müller 1857, 52a) Platons Triade ist eine absteigende vom Unvergänglichen zum Vergänglichen, vom Unsichtbaren zum Sichtbaren, vom Gleichen zum Ähnlichen. Die dritte Gattung nimmt in dieser absteigenden Triade eine mittlere Position ein; ihr Name ist $\chi\omicron\rho\alpha$.

Diese präkosmogonische Triade tritt an die Stelle der Dyade von Vorbild und Abbild im ersten Teil des Timaios-Dialogs und stellt zugleich einen zweiten Typus kosmogenetischer Erklärung dar. Die Ergänzung bzw. Expansion des ersten Schöpfungsmodells ist auch eine Aufgabe der Idee, dass der Demiurg das Werdende als einfaches Abbild des Seienden schafft. Mit der Figur der $\chi\omicron\rho\alpha$ wird die Rolle des Demiurg (des älteren dualen Modells) insofern relativiert, als dieser zwar ordnend eingreifen kann, aber dieser Eingriff nachgeordnet ist. Mit der $\chi\omicron\rho\alpha$ greift Platon auf einen vieldeutigen Begriff zurück. Zunächst ist damit der Raum außerhalb der Polis gemeint. $\chi\omicron\rho\alpha$ ist aber auch als eine feminine Form zum griechischen $\chi\omicron\rho\omicron\varsigma$ zu lesen. Im griechischen Theater spielt der Chor mehrere Rollen: Er greift kommentierend in die Handlung ein und kann sowohl die Zuschauer als auch den Dramatiker vertreten. So steht der Chor dramaturgisch zwischen Schauspielern, Zuschauern und Dichter, zwischen weltlichem Geschehen und göttlichem Eingriff. Der Chor korrigiert und unterstützt, greift aber auch ein, er treibt die Handlung voran, durchbricht aber auch die Inszenierung. Ursprünglich bezog sich $\chi\omicron\rho\omicron\varsigma$ auf einen (heiligen) Tanz bzw. den abgegrenzten Tanzplatz. Die Bedeutungskonnotationen, die Platon mit seinem Kunstwort anspielt, erinnern an die ebenfalls mehrdeutige, vermittelnde, aber auch schwer bestimmbare Rolle der Musen in Hesiods Theogonie. Durch die mittlere Stellung zwischen Sein und Werden, zwischen ideeller und sinnlicher Welt trägt Platons $\chi\omicron\rho\alpha$ hybriden Charakter. In ihrer Unvergänglichkeit und Unsinnlichkeit gehört $\chi\omicron\rho\alpha$ zum Sein, in ihrer Unruhe aber zum Werden. Wir könnten auch sagen: $\chi\omicron\rho\alpha$ tanzt zwischen den eindeutigen Dichotomien der Kosmologie, verbindet diese und bringt sie durcheinander. Diese gleichzeitige Unter- und Überbestimmtheit, ihre Zwischenstellung und Nichtfeststellbarkeit ist das erstaunlichste Element der platonischen Kosmologie und wirkt bis heute inspirierend auf Philosophie, Psychologie und Semiotik (Derrida 1995; Margaroni 2005). Aus wissenschaftstheoretischer Sicht wirkt sie prototypisch für Beständigkeit und Wandel grundlegender Konzepte. Die moderne Biologie hat auf derartige Konzepte nicht nur der Form, sondern auch dem Inhalt nach zurückgegriffen: Nicht nur die Kosmologien, auch die Evolutionstheorien bedürfen einer Amme des Werdens.

Wie wir später sehen werden, wurden die Aufgaben der Amme des Werdens im Laufe der Zeit weitergegeben, bis sie zur Entstehung der Epigenetik bei Waddington auch wieder als ein raum-

2.1 *χώρα* in einer absteigenden Triade zwischen Sein und Werden

zeitliches Konzept zum Einsatz gekommen ist. Whiteheads berühmte These trifft in besonderer Weise auf Platons *χώρα* zu: „The safest general characterization of the European philosophical tradition is that it consists of a series of footnotes zu Plato. I do not mean the systematic scheme of thought which scholars have scattered through them. I allude to the wealth of general ideas scattered through them.“ (Whitehead 1978, S. 39) Die Aktualität der Probleme, mit denen sich Platons Timaios-Dialog beschäftigt, wird auch auf einer metatheoretischen Ebene deutlich, wenn wir uns der Frage zuwenden, in welchem Verhältnis die beiden Kosmologien stehen. Handelt es sich bei Teil 2 um eine Erweiterung oder Ersetzung des Modells in Teil 1? Das von Platon aufgeworfene Problem des Übergangs zwischen verschiedenen Kosmologien präfiguriert außerdem das wissenschaftstheoretische Übergangsproblem zwischen Theorien: Wechselt Platon von Teil 1 zu Teil 2 das Paradigma zur Lösung des Anfangsproblems? Inwiefern ist es eine Ersetzung, inwiefern eine Erweiterung?

Wir haben es bei Platons *χώρα* nicht bloß mit einem räumlichen Konzept, sondern mit einem raumzeitlichen Konzept zu tun haben, das bei Reduktion auf eine rein räumliche oder rein zeitliche Betrachtung seine Erklärungskraft einbüßen würde. Was versucht Platon in Auseinandersetzung mit der Schöpfung der Welt durch den Demiurgen zu konzipieren? Bei der *χώρα* haben wir es mit einem Typus von Raumzeit zu tun, der sowohl narrative als formale Aspekte trägt; den doppelten Hybriden einer mytho-logischen Raum-Zeit. Diese *mytho-logische Raum-Zeit* ist bei Platon vor die Entstehung des Kosmos, der Weltseele, der einzelnen Seelen und der Körper eingeordnet, und rückt damit in einer Triade als neuer Anfang an die Stelle der alten Unterscheidung von Seiendem und Werdendem: „Seiendes, Raum und Werden waren, bevor noch der Himmel entstand, als drei in dreifacher Weise.“ (Platon u. Müller 1857, 52d) Durch diese triadische Figur ist die zu Beginn angesprochene Synthese von parmenideischem Sein und herakliteischem Werden erstaunlich weit getrieben.

Die Einführung einer dritten Gattung und der präkosmogonischen Triade im zweiten Anfang des Timaios-Dialogs hat also mindestens in drei Hinsichten bis heute Relevanz. (1) Bezüglich der Kosmogogenese selbst ist es eine Aufhebung des kosmologischen Dualismus von Urbildern (*παρὰδειγματα*) und Nachbildern (*μιμεματα*) bzw. Abbildern (*εἰδολα*); ein Kennzeichen des platonischen Idealismus. (2) Weiterhin stellt die dritte Gattung auch eine Überwindung des ontodynamischen Dualismus dar: „Seiendes, Raum und Werden waren, bevor noch der Himmel entstand, als drei in dreifacher Weise.“ (Platon u. Müller 1857, 52d) (3) Zudem wird mit der dritten Gattung auch das Prinzip der Umordnung (der Elemente) in die Kosmogogenese aufgenommen und nicht nur als Hintergrund derselben vorangestellt. Mit der dritten Gattung wird also der Gegensatz von Ordnung und Unordnung aufgehoben: „Die Amme des Werdens aber stellt sich [...] als ein allgestaltig Anzuschauendes dar“, jedoch „befindet sich nichts an ihr im Gleichgewicht“ (Platon u. Müller 1857, 52e).

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

Platon beschreibt $\chi\omicron\rho\alpha$ als eine notwendige Voraussetzung für die Möglichkeit von Ordnung/Sein und Unordnung/Werden: $\chi\omicron\rho\alpha$ nimmt alles in sich auf (Platon u. Müller 1857, 50b). Damit stellt Platon dem aktiv schöpfenden, ordnenden, männlich konnotierten Demiurgen eine passive, helfende, weiblich konnotierte Figur gegenüber. In der kosmologischen Erweiterung ist die Schöpfung ein Geben *und* Nehmen. Die behandelten Fragen *vor* der Entstehung des Kosmos verweisen auf die explanatorischen Voraussetzungen. Wir werden sehen, dass wir sowohl bei Schelling als auch Waddington ähnliche konzeptuelle Erweiterungen vorfinden, um einem kosmologischen, ontodynamischen und logischen Dualismus zu entkommen.

Durch die Charakterisierung der dritten Gattung als Amme wird eine zeitliche Erweiterung der Geburtsmetaphorik angedeutet: Es ist nicht der kurze Augenblick der Geburt alleine, für den die dritte Gattung zuständig ist, sondern auch die Vor- und Nachbereitung der Geburt. Dagegen erscheint die Tätigkeit des Demiurgen und die Dyade von Ur- und Abbild gerade in ihrer Bildersprache vergleichsweise abstrakt. Angesichts dessen, dass Platon den Schritt vom Demiurgen zur Amme des Werdens explizit als Weiterentwicklung darstellt, markiert dieser Übergang einen theoretischen Lernprozess im kosmologischen Denken Platons: Die Entstehung von Ordnung aus Chaos bedarf einer vermittelnden Figur. Damit spielt Platon auch auf die Rolle der Philosophie an. Die Parallele zwischen der kosmologischen $\chi\omicron\rho\alpha$ als Amme des Werdens und der dialogischen Hebammenkunst der Philosophen begründet eine mytho-logische Einheit von Kosmologie, Embryologie und Philosophie. Im Gegensatz zur modernen Wissenschaft ist es keine forschende, nach neuem Wissen schürfende, imperiale Tätigkeit, sondern eine unterstützende, dem schlummernden Wissen zur Geburt verhelfende Tätigkeit. Dieser Unterschied macht nicht nur einen Unterschied in der Darstellung des Erkenntnisprozesses, sondern auch für die Erklärung von Entstehungsprozessen.

Die platonische Physiologie folgt unmittelbar einer kosmo- und psychogenetischen Abhandlung. Die Physiologie ist also das Ergebnis einer Synthese der beiden zuvor dargestellten genetischen Prinzipien, die verschiedenen Typen von Begründung entsprechen und verschiedene Typen von Kausalität darstellen: von $\nu\omicron\upsilon\varsigma$ und $\lambda\omicron\gamma\omicron\varsigma$. Der dritte Teil des Timaios-Dialogs widmet sich dem „aus Vernunft und Notwendigkeit zusammen Erzeugte[n]“ (Platon u. Müller 1857, 69-92). Damit deutet sich ein dritter Zugang zu Fragen der Entstehung, des Anfangs und Übergangs an; dieser Zugang folgt einem Modus der Degeneration. Wie bei der Entstehung der Welt eine (der Harmonielehre entsprechende) Zusammensetzung der Weltseele beschrieben wurde, wird nun auch eine Zusammensetzung des (männlichen) Körpers beschrieben. Schon die Zusammensetzung des Körpers stellt eine Degeneration der reinen Seele dar. Die gesamte Erklärung der Physiologie, der Krankheiten und der Entstehung der Frauen, Tiere und niederen Lebewesen wird als eine De-Generation dargestellt. Gerade dieser dritte Teil des Timaios-Dialogs macht augenscheinlich, wie lange Fragen zur Entstehung des Lebens schon eine biopolitische Dimen-

2.1 *χορᾶ* in einer absteigenden Triade zwischen Sein und Werden

sion hatten. Die Ursachen für die Veränderungen des Körpers werden nicht im Körper, sondern in der Seele gesucht. Aus den Degenerationen der Seele (einem untugendhaften Leben) folgt die Transmutation des Körpers bei der nächsten Inkarnation der Seele.

Die Entstehung des Lebens ist bei Platon mit der Entstehung des Kosmos verflochten, so dass die familiäre Triade (von Vater, Mutter und Kind) und die prä-kosmogonische Triade (von Sein, *χορᾶ* und Werden) aufeinander verweisen. Platons Triaden sind nicht geschlossen. Die familiäre Triade ist offen gehalten, weil Platons *χορᾶ* nicht einfach Mutter, sondern Amme des Werdens ist. Diese Offenheit korrespondiert verblüffenderweise mit der verdrängten Rolle des Kindermädchens in Freuds Psychoanalyse (Eßlinger 2010). Auch Platons prä-kosmogonische Triade weist eine Schiefelage auf, die sich fortpflanzt. Die seelische Degeneration erklärt die körperliche Degeneration: den Verlust des männlichen Penis, die Rückkehr zur Vierbeinigkeit oder gar den Verlust der Beine bei den Kriechtieren. Dieses Erklärungsmuster (Entstehung als und durch Degeneration) hat die Entstehung der Biologie als genealogische Wissenschaft gefördert, aber auch verzögert. Erst bei Lamarck wird die natürliche Ordnung umgekehrt. Auch danach wirkte das Modell einer degenerativen Entstehung von Neuem weiter und nahm Einfluss auf die Entstehung des eugenischen Denkens (siehe 5.1.6).

Im Timaios-Dialog, einem der späteren Dialoge Platons, wird eine Erweiterung bzw. Überwindung des dualistischen zugunsten eines triadischen Schöpfungsmodelles angedeutet. Die dritte Gattung der *χορᾶ* steht vermittelnd zwischen Sein und Werden, Ordnung und Chaos, zwischen Zeitlosigkeit und Zeitlichkeit, Ur- und Abbild und zwischen Positivität und Negativität. Die mythische Nachzeitigkeit wird durch eine mytho-logische Raum-Zeit ersetzt. Mit der Amme des Werdens ist eine Kategorie des Ungleichgewichts, der Vermittlung und des Übergangs eingeführt, ohne welche die angesprochenen Dualitäten kosmologisch und -genetisch nicht erklärt werden können. In vielerlei Hinsicht spielt Platon dabei auch mit dem Verhältnis von Mythos und Logos. Ähnlich wie schon in Hesiods Theogonie werden Schöpfungsfragen mit einer narrativen Ironie behandelt. Diese Ironie ist nicht zuletzt ein Stilmittel, mit dem auf etwas verwiesen wird, was sich sonst kaum ausdrücken lässt: Die Kosmologie ist nicht nur der Ort, an dem die Entstehung der Welt verhandelt wird. In der Kosmologie wird auch die Tatsache verhandelt, dass die Kosmologie von etwas berichtet, das niemand gesehen hat und insofern narrativ und argumentativ rekonstruiert werden muss. Die Einführung einer dritten Gattung markiert Lösungsversuch und Schwierigkeit der Lösung. Platons *χορᾶ* ist ein eindrückliches Bild für die kosmologische Anfangs-Problematik und die Übergangs-Problematik zwischen Seiendem und Werdendem. Diese Probleme stehen bis heute im Zentrum vieler wissenschaftlicher Rätsel. Das mytho-logische Spiel dieser Rätselhaftigkeit hat selbst eine Spur durch die Wissenschaftsgeschichte gezogen: die Spur der *χορᾶ*.

2.2 Die vier *αἰτίαι* und die vermittelnde Rolle der *ψυχή* bei der Genese

Schon bei Platon sind sowohl die Seele der Lebewesen als auch die Weltseele des Kosmos als etwas Zusammengesetztes vorgestellt worden. Aristoteles setzt an Stelle einer Genese der Seele eine wesentlich ausdifferenzierte Beschreibung der Embryogenese, die mit einer vierfachen Lehre der Prinzipien/Ursachen (*αἰτίαι*) korrespondiert. Die aristotelische Lehre von der Generation hat also eine deskriptiv-empirische Seite (die Embryologie) und eine explanativ-theoretische Seite (die Aitiologie). Die Entstehung neuen Lebens wird nicht gemeinsam mit der Entstehung des Kosmos behandelt. Doch wie sauber gelang diese Trennung? In beiden Hinsichten ist Aristoteles für die Entstehung der modernen Biologie wegweisend gewesen und wurde bis zur Renaissance empirisch nicht übertroffen. Erst die Verwendung von Lupen und Mikroskopen hat die aristotelische Biologie im Bereich der Embryologie grundsätzlich erweitern können und erst im Zuge dieser Erweiterungen entstand einer der ersten grundlegenden Dichotomisierungen der entstehenden Biologie: der Widerstreit von Präformation und Epigenese (siehe 3.1). Im folgenden soll gezeigt werden, dass Aristoteles noch nicht im Sinne dieser Dichotomie gelesen und insofern auch nicht im engeren Sinne als Vordenker der Epigenese verstanden werden kann.

Die biologischen (hauptsächlich zoologischen) Schriften des Aristoteles („Über die Geschichte der Tiere“, „Von der Entstehung der Tiere“, „Von den Teilen der Tiere“, u. a.) umfassen etwa ein Drittel seines Gesamtwerkes und beruhen auf eigenen und übernommenen Beobachtungen. Erst im 13. Jahrhundert wurden die Texte aus dem Arabischen ins Lateinische übersetzt (Aristotle u. Peck 1979) und weckten in der Renaissance (u. a. bei Harvey) die Aufmerksamkeit der Naturforscher (siehe 3.1). Noch Darwin hat den Biologen Aristoteles sehr geschätzt (Needham 1959, S. 42) und seit längerem deutet sich ein wachsendes Interesse an der aristotelischen Biologie an (Lennox 2014). Besondere Aufmerksamkeit verdienen Aristoteles' Beobachtungen zur Entwicklung des Hühnereies, die eine wichtige Referenz für die modernen Diskurse zu Präformation und Epigenese bilden. Aristoteles hat vermutlich schon empirische Untersuchungen zur Entwicklung der Hühnereier unternommen. Durch die vergleichende Methode ist eine Verbindung zwischen Klassifikation und Entwicklung bereits angelegt. Die Systematik der Tiere, die Aristoteles im Buch „Von der Entstehung der Tiere“ vorlegt, orientiert sich an der Entwicklung der Tiere und stellt eine vorausseilende Alternative zur Klassifikation bei Linné dar. Insofern ist der häufige Verweis der modernen Klassifikation auf Aristoteles irreführend. Aristoteles' eigene (und mittelbar auch die moderne) Klassifikation gar als Anwendung der aristotelischen Logik zu verstehen, konstruiert eine falsche Kontinuität (Pellegrin 1986). Vielmehr hat Aristoteles die Tiere in verschiedenen Systemen geordnet: In „Über die Glieder der Geschöpfe“ geht er beispielsweise nicht nach Arten, sondern Organen vor. Dabei orientiert er sich daran, wie die

2.2 Die vier αἰτίαι und die vermittelnde Rolle der ψυχή bei der Genese

Wesen sind und nicht wie sie werden; denn das Werden dient dem Sein, nicht das Sein dem Werden (Aristoteles u. Gohlke 1959, 40a). Hinter der Systematisierung stehen Aussagen über das Seiende.

In der Zoologie des Aristoteles wird klar, dass ein Verständnis der Befunde zur Vielfalt der Formen und Physiologie der Tiere erst vor dem Hintergrund ihrer Entstehung und Entwicklung erklärt werden kann. Aristoteles hat erkannt, dass in der Entwicklung selbst ein explanatorisches Potential für die anhand von zahlreichen Eigenschaften abgeleitete Systematik besteht. Noch Goethes Kritik an Linné wird diesem vorhalten, dass er der Entwicklung nicht genug Bedeutung gegeben hat. Aristoteles ist nicht nur eine antike Referenz für die Idee der Epigenese- und Ontogenese, sondern auch für deren naturhistorische Implikationen. Gleich zu Beginn seiner Schrift „Von der Entstehung der Tiere“ schlägt Aristoteles vier verschiedene Prinzipien (αἰτίαι) zur Erklärung der Entstehung/Zeugung (Generation) der Tiere vor (Aristotle u. Peck 1979, 715a):

- *τελος* (finales Prinzip),
- *λογος* (formales Prinzip),
- *υλη* (materielles Prinzip) und
- *αρχη* (initiales Prinzip).

Die vier Prinzipien der Aitiologie sind derart auf die Embryologie angewandt, dass die materielle Ursache von der Mutter gegeben ist (Blut), die männliche Ursache als anfängliche Ursache (Samen) vom Vater, und der folgende Prozess auf ein Ziel zuläuft, in dessen Verlauf eine Form entsteht. Es spricht im embryologischen Kontext wenig dafür, dass wir *αρχη* mit der modernen Wirkursache oder *τελος* mit der modernen Zweckursache identifizieren. In der späteren Rezeption ist der embryologische Kontext der Aitiologie des Aristoteles vernachlässigt worden. Die Reduktion der Aitiologie auf eine physikalische Kausalität von Ursache und Wirkung und deren sekundäre Anwendung auf die Biologie hat mit Aristoteles nicht mehr viel gemeinsam.

In der ursprünglichen Anwendung der aristotelischen Aitiologie auf die Embryologie gibt Aristoteles zunächst keine Antwort auf Fragen der Entstehung, sondern ein Hilfsmittel zur Beantwortung dieser Fragen (Aristotle u. Peck 1979, 733b): Das, was durch einen Prozess geformt wird, wird mit Notwendigkeit geformt

1. aus irgendetwas (*εκ τινος*)
2. vermittels irgendetwas (*υπο τινος*)
3. zu irgendetwas (*τι*).

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

Bei Aristoteles finden wir eine Verallgemeinerung der platonischen Triade: Das triadische Modell zum Verständnis der Kosmogenerese wird bei Aristoteles auf einzelne Schritte der Genese angewandt, muss dazu aber durch Angabe der beteiligten *αιτια* konkretisiert werden. In Anwendung auf die Embryogenese sieht diese Konkretisierung folgendermaßen aus (Aristotle u. Peck 1979, 733b):

1. Das, woraus geformt wird, ist die *υλη* („Materie“).
2. Das, wodurch geformt wird, ist die *ψυχη* selbst oder ein Teil derselben oder zumindest etwas Psychisches.
3. Das, wozu etwas geformt wird, sind bei Aristoteles in der Regel Organe: geformte Materie.

Die Diskussion zur Rolle der *ψυχη* nimmt bei Aristoteles einen größeren Raum ein, weil diese die vermittelnde Rolle bei der Entstehung von Form aus Materie spielt. Im Zuge dessen folgt Aristoteles einem Ausschlussverfahren: Zunächst schließt Aristoteles aus, dass etwas Externes für die Formbildung verantwortlich ist (Aristotle u. Peck 1979, 734a), auch wenn er dies später insofern einschränkt als der Samen selbst von außen kommt (Aristotle u. Peck 1979, 734b). Weiterhin wird ausgeschlossen, dass dasjenige, was für die Formbildung verantwortlich ist, im Laufe derselben verschwindet. Darum folgert Aristoteles, dass das vermittelnde Prinzip ein Teil des Ganzen sein muss, der schon im Samen vorhanden ist (Aristotle u. Peck 1979, 734a). Wenn Aristoteles etwas „Seelisches“ im Samen vermutet, ist jedoch zu beachten, dass bei Aristoteles das Physische und das Psychische nicht bloß koexistieren, sondern dass diese nur gemeinsam auftreten: Es gibt nichts Körperliches ohne Seelisches und nichts Seelisches ohne Körperliches. Wir haben es also nicht mit einem transzendenten Prinzip zu tun, sondern mit einem allgemeinen Prinzip, das in den Einzeldingen verortet ist.

Die weitere Formbildung beschreibt Aristoteles als einen sukzessiven Prozess, der einer temporalen Ordnung gehorcht (Aristotle u. Peck 1979, 734a): Dem Herz kommt eine besondere Rolle zu, weil es das erste Organ ist, welches gebildet wird. Der springende Punkt (*punctum saliens*), den Aristoteles vermutlich selbst beobachtet hatte, ist die erste Realisierung des Wachstums-Prinzips im neuen Lebewesen und damit Umsetzung einer zuvor psychischen Potentialität (Aristotle u. Peck 1979, 735a). Die weiteren Organe werden nicht simultan, sondern sukzessive geformt. Die Reihenfolge der Entstehung der Teile orientiert sich daran, welche Teile wann gebraucht werden (Aristotle u. Peck 1979, 742a+b). Zur Illustration der Entwicklung zieht Aristoteles einen Vergleich des Formbildungsprozesses mit dem Netzknüpfen heran, den er der orphischen Dichtung entlehnt (Aristotle u. Peck 1979, 735a). Aus dieser poetischen Umschreibung wird deutlich, dass die Genese auch als ein im weiteren Sinne synthetisches Verfahren

2.2 Die vier *αἰτίαι* und die vermittelnde Rolle der *ψυχή* bei der Genese

zu betrachten ist. Weder also gibt es eine Prä-Formation, weil Form aus Materie entsteht, noch ist explizit die Rede von einer nachträglichen Entstehung, also einer Epigenese im modernen Sinne. Aristoteles beschreibt einen Prozess, bei dem ein aitiologisches Prinzip (*υλη*) in ein anderes (*λογος*) umgewandelt wird. Der Vergleich zum Netzknüpfen ist der Versuch, diese Entstehung von Struktur und Ordnung aus einer noch ungeordneten/chaotischen Materie vorstellbar zu machen. Von einem Organ ist erst dann die Rede, wenn es sich nicht mehr um bloße Materie handelt. Diese Beschreibung der Organentstehung hat Ähnlichkeiten mit der Schöpfung der Welt bei Hesiod. Die aristotelische *ψυχή* hat ähnliche Aufgaben wie der platonische Demiurg und die platonische *χορα*. Dadurch überträgt sich bei Aristoteles ein kosmologischer Rest in die Embryologie.

Im folgenden wendet Aristoteles erneut sein Ausschlussverfahren an: Er argumentiert, dass die Abfolge der Organentstehung keine Frage der Größe sein könne, da die Lunge, obwohl sie größer als das Herz ist, später als das Herz gebildet wird. Da sie größer ist, kann sie also unmöglich vorher entstanden sein (Aristotle u. Peck 1979, 735a). Auch kann ein Organ nicht aus einem anderen Organ gebildet werden. Die Entstehung der Organe ist also nicht nur sukzessiv, sondern auch diskretisiert. In diesem Zusammenhang wendet sich Aristoteles auch gegen die Idee einer Schachtelung der Organe ineinander. Vielmehr haben wir es mit einer stufenweise Abfolge von Formbildungsprozessen zu tun. Es ist dieser Aspekt der aristotelischen Lehre von der Genese der Tiere, auf den sich spätere (moderne) Anatomen und Embryologen beziehen, wenn sie behaupten, Aristoteles habe bereits eine Theorie der Epigenese vertreten. Angesichts der vermittelnden Rolle der *ψυχή* in diesem Prozess wird diese Gleichsetzung jedoch weder Aristoteles noch der modernen Epigenese gerecht.

In welchem Sinne können die neuen Teile durch das Äußere geformt werden und in welchem Sinne nicht? Es spricht vieles dagegen, das formgebende Prinzip der *ψυχή* im Samen zu verorten (Aristotle u. Peck 1979, Vorwort, xiii), wenngleich die Vernachlässigung bis Leugnung der „physiologischen Mutterschaft“ (Needham 1959) auch in Aristoteles' (und Platons) Schriften erkennbar ist. Das fertige Organ hat eine Form, besteht aus Materie und stellt selbst einen Endzustand der Entwicklung dar. Zwar ist es die *ψυχή*, vermittels derer der Körper seine Form erhält, und Vater wie Mutter stellen ein anfängliches Prinzip zur Verfügung (Henry 2009); dennoch wird die *ψυχή* bei Aristoteles im Sinne einer paternalen Vererbung weitergegeben. Gleichwohl sollten wir bedenken, dass Aristoteles ein vermittelndes Prinzip beschreibt, das nicht mit einem der vier aitiologischen Prinzipien verwechselt werden sollte. In der *ψυχή* des Aristoteles lässt sich ein prä-semiotisches Konzept erkennen, weil diese zwar bei der Erklärung der Embryogenese eine vermittelnde Rolle spielt, nicht aber Teil der Aitiologie ist. Wenn wir wie üblich in der Aitiologie eine Kausallehre des Aristoteles lesen, dann erklärt Aristoteles die Entstehung der Form(en) der Tiere also nicht kausal. Seine Psychologie und seine Aitio-

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

logie ergänzen einander und stehen explanatorisch nicht in Konkurrenz.

Die semiotische Interpretation der $\psi\upsilon\chi\eta$ in der Embryologie des Aristoteles macht eine Ähnlichkeit zum molekulargenetischen Konzept der Erbinformation sichtbar. Die Verschränkung von Materie ($\upsilon\lambda\eta$) und Form ($\epsilon\iota\delta\omicron\varsigma$) taucht beim Konzept der genetischen Information wieder auf: Information ist zugleich dasjenige, wodurch die Materie in Form gebracht wird, als auch dasjenige, was in der Form der Materie enthalten ist. Der biologische Informationsbegriff umschreibt und verbirgt ein grundsätzliches Spannungsverhältnis von Form und Materie, das bei Aristoteles auf Aitiologie und Psychologie verteilt ist. Bei Aristoteles ist das, wozu die Materie unter Mitwirkung der Psyche geformt wird, die Form der organischen Teile. Die heutige Biologie beschreibt nicht nur eine größere Vielfalt an makroskopischen Formen. In mikroskopischen und molekularen (askopischen) Größenordnungen wurden neue Formen entdeckt, denen ebenfalls funktionale Bedeutung zugeschrieben wird: Zellen, Kompartimente, Makromoleküle, die biochemischen Elemente. Diese Formen lassen sich in Analogie zur aristotelischen Psychologie als Teile des Körpers vorstellen. In der aristotelischen Suche nach dem informierenden Prinzip bei den Formbildungsprozessen ist ein prozesshaftes Informationskonzept angelegt. Im molekularbiologischen Verständnis ist es das Gen, welches Form und Funktion des Proteins bestimmt. Die genetische Information bestimmt Funktion und Konformation des Proteins analog dem, wie die $\psi\upsilon\chi\eta$ $\tau\epsilon\lambda\omicron\varsigma$ und $\lambda\omicron\gamma\omicron\varsigma$ der $\upsilon\lambda\eta$ bestimmt. Während bei Aristoteles die vermittelnde Rolle der $\psi\upsilon\chi\eta$ selbst klar ausgedrückt ist, wird das Problem der Vermittlung im Konzept der genetischen Information verschleiert. Wir können ein protosemiotisches Konzept bei Aristoteles und ein kryptosemiotisches Konzept in der molekularen Genetik unterscheiden.

Darüber hinaus formuliert Aristoteles eine schrittweise Psychogenese und unterscheidet zwischen wenigstens drei Seelenteilen (Bleicken 2007): Der vegetative Teil betrifft Zeugung, Ernährung, Wachstum und Fortpflanzung; der sensitive Teil die Sinneswahrnehmungen; und der dritte, dem Menschen vorbehaltene Teil den Geist bzw. die Vernunft ($\nu\omicron\upsilon\varsigma$). In der aristotelischen Psychogenese ist bereits ein Entwicklungskonzept enthalten, das über die Geburt hinausweist. In dieser Hinsicht hat Aristoteles' Lehre Ähnlichkeiten mit Haeckels Ontogenese der Seele. Angesichts dessen, dass auch Platon eine kosmologisch kontextualisierte Psychogenese formuliert hat, ist es gar nicht so erstaunlich, dass Aristoteles die individuelle Zeugung und Entstehung des Lebens mit einer psychogenetischen Erklärung verbunden hat. Die nachträglichen Erwartungen an eine antike Seelenlehre und die Vernachlässigung der biologischen Schriften des Aristoteles lassen zunächst unglaublich finden, was hier als konzeptuelle Ähnlichkeit behauptet werden soll. Ernst Mayr hat mit einer etwas anderen Akzentuierung auf das moderne Missverständnis der aristotelischen Teleologie hingewiesen (Mayr 1974): In der Übernahme von Delbrücks Gleichsetzungen von $\epsilon\iota\delta\omicron\varsigma$ und „genetischem Programm“ bzw. von unbewegtem Bewegter und teleonomischem Programm (DNA) droht die Revision der aristotelischen Termini

2.2 Die vier *αἰτίαι* und die vermittelnde Rolle der *ψυχή* bei der Genese

jedoch in einen unreflektierten Anachronismus zu kippen.

Die Entdeckung einer zeichentheoretischen Parallele zwischen aristotelischer Genese und moderner Genetik wird durch die moderne Partikularisierung der aristotelischen Psyche nicht weniger bedeutsam. Mayr vertrat die These, dass die Autonomie der Biologie (gegenüber der Physik) sich durch die Entdeckung eines zweiten Typus von kausalen Erklärungen auszeichnet (Mayr 2002): Die materialistische wird durch die genetische Erklärungsebene erweitert. Mayr weist den Materialismus durch die Einführung eines kausalen Dualismus zurück. Doch reichen zwei Typen von Kausalität der heutigen Biologie wirklich aus? Und handelt es sich wirklich um zwei Typen von Erklärung, die sich gleichwertig und getrennt behandeln lassen? Knüpfen wir an das Verhältnis von Aitiologie und Psychologie des Aristoteles an, sind andere Antwort denkbar. Das genetische Informationskonzept enthält Referenzen zu allen vier begründenden Prinzipien des Aristoteles und zu dem prä-semiotischen Aspekt seiner Psychologie. Die genetische Erklärung ist selbst ein Amalgam aus zeichentheoretischen, kausalen, molekularbiologischen und biochemischen Zugängen; sie ist nicht monokausal zu begreifen. Wie kommen dieser kausale Pluralismus und das genuin semiotische Konzept der Information bei der Erklärung der Entstehung und Entwicklung der Lebewesen zusammen? Welche Rolle spielen diese in evolutionären Fragestellungen? Und wie verträgt sich ein solcher Hybrid aus kausalem Pluralismus und biosemiotischen Konzepten mit der Empirie? Der Übergang von der Proto- über die Kryptosemiotik zu einem wissenschaftstheoretisch reflektierten, semiotischen Konzept biologischer Information verspricht neue Antworten auf diese Fragen. Der Zusammenhang zwischen Informationstheorie und Biologie wird uns im Verhältnis von Genetik und Epigenetik wiederbegegnen (siehe 5.1 bis 5.3) und holt insofern das aristotelische Verhältnis von Aitiologie und Psychologie wieder ein.

Aristoteles hat sich von der ionischen Naturphilosophie nicht nur durch die Konzeption einer vierfaltigen Aitiologie abgesetzt. Für ein Verständnis von Zeugung und Entwicklung der Tiere spielt die *ψυχή* eine allgegenwärtige Rolle ein. In der aristotelischen Physik ist die Rolle der *ψυχή* eng mit der Rolle der Zeit verbunden, sodass sowohl Zeit als auch *ψυχή* allen natürlichen Vorgängen inhärent sind (Sfendoni-Mentzou 2008). Prozesse der Veränderung stellen Übergänge von Potentialität (*δυναμῖς*) zur Aktualität (*ἐνεργεῖαι*) dar. Nachdem Aristoteles das Verhältnis von Potentialität und Aktualität zur Bewegung (*κινήσεις*) behandelt hat, wendet er sich einer zweiten (biologischen) Lesart zu und argumentiert dafür, dass die Potentialität des Samens aus der Aktualität des (gereiften) Menschen gedacht werden müsse. Am Beispiel der Entwicklung des Menschen argumentiert er für eine Priorität des Aktuellen (Menschen) gegenüber dem Potentiellen (Samen) (Aristoteles u. Lasson 1907, S. 152). Aristoteles argumentiert nicht dafür, dass das Spätere das Frühere direkt kausal bestimmt, die teleologische Bestimmung bedient sich also keiner Umkehrung der zeitlichen Ordnung. Vielmehr diskutiert Aristoteles das temporale Verhältnis von Aktualität und Potentialität, um hieran die in der griechischen Natur-

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

philosophie zentrale Problematik des Werdens zu erläutern: „das Werden vollzieht sich jedesmal so, dass aus dem potentiell Seienden das aktuell Seiende wird vermittelt eines aktuell Seienden“ (Aristoteles u. Lasson 1907, S. 152). Auch hier ist eine Vermittlung mitgedacht. Mit Aristoteles lässt sich nicht nur sagen, dass der potentiellen Substanz (dem Samen) die aktuelle Substanz (der Erwachsene) vorausgeht, sondern auch dass die potentielle (Same in Generation 2) der aktuellen Substanz (Erwachsener in Generation 2) nur vermittelt einer früheren aktuellen Substanz (Erwachsener in Generation 1) vorausgeht. Indem Aristoteles argumentiert, dass von Aktualitäten rückwärts zu einem ersten Anfang zu schließen ist, gibt er implizit dem Entwickelten gegenüber dem Unentwickelten eine begriffliche und substantielle Priorität (Cohen 2012), muss dazu aber nicht die zeitliche Ordnung umkehren. Ein echtes Henne-Ei-Problem gibt es bei Aristoteles nicht, da wir seiner Metaphysik zufolge von Henne zu Henne gehen können, nicht aber von Ei zu Ei. Aristoteles' Primat der Henne trifft sich mit einem Primat des Phänotyps, wenn es um Fragen der Vererbung und Entwicklung geht.

Beziehen wir das Verständnis von Aktualität und Potentialität (in der Metaphysik) auf die Entstehung und Entwicklung der Tiere, so beschreibt diese den Übergang von Potentialität zu Aktualität. Ausgehend von der Prioritätensetzung bei Aristoteles ist die Genese kein Konzept, mit dem auf den Ursprung geschlossen werden kann, da die Potentialität nicht den Ursprung der Aktualität darstellt. Angesichts der zirkulären Bestimmung zwischen den beiden Modi ist ein zeitlicher Ursprung ausgeschlossen. Aristoteles' Denken im Rahmen der Entwicklung der Tiere, der Aitiologie und seiner Lehre von Aktualität und Potentialität ist aus heutiger Sicht zum Teil intuitiv (bzgl. der Zuweisung von Potentialität und Samen), zum Teil kontraintuitiv (in der Priorisierung des Adulten gegenüber dem Samen) und zum Teil verzwickelt (weil Aristoteles beim Vergleich von Samen und unbefruchteter Eizelle ebenfalls die Unterscheidung von Aktualität und Potentialität verwendet). Wir können in der Zusammenschau ableiten, dass der Samen bzgl. des adulten Menschen als Potentialität, bzgl. der Eizelle jedoch als Aktualität zu verstehen ist. Die Untersuchung der Zusammenhänge von Aitiologie und Embryologie kann dabei helfen, die Entstehung und Problematik heutiger Begriffe (wie „Information“) zu klären. Wir werden später sehen, dass die Meinungsverschiedenheiten zwischen einer genetischen und einer epigenetischen Evolutionstheorie sich insbesondere um das Verständnis von biologischer Information drehen.

Aristoteles' Beschäftigung mit der Embryologie war seiner Zeit voraus: Noch heute wird der entwicklungsbiologische Kontext seiner Aitiologie in wissenschaftstheoretischen Debatten zum Status kausaler Erklärungen vernachlässigt. Und die Biologie Aristoteles' (und Theoprastus') blieb in Europa über 1500 Jahren unbeachtet (Lennox 1994), bevor sie in der frühen Moderne aufgegriffen und kontrovers diskutiert wurde. Die Embryologie wurde erst im 19. Jahrhundert Teil eines im engeren Sinne biologischen Forschungsprogramms. Die Vernachlässigung und

2.3 *Creatio continua: Die brüchige Trias von Kreation, Kontinuität und Zeit*

empiriefremde Interpretation der aristotelischen Biologie hat die Entstehung einer Entwicklungsbiologie lange Zeit verhindert. Heute hingegen wird Aristoteles irrtümlicherweise zum Stichwortgeber der Epigenetik stilisiert. Zwar lässt sich begründbar behaupten, Aristoteles habe im Rahmen seiner (Entwicklungs-)biologie eine Theorie der Psychogenese vertreten, aber der Begriff der „Epigenesis“ ist erst in der modernen Rezeption derselben auf ihn gemünzt worden (siehe 3.1.1).

2.3 Creatio continua: Die brüchige Trias von Kreation, Kontinuität und Zeit

Die Ideen einer „fortwährenden Schöpfung“ (*creatio continua*) und einer „Schöpfung aus dem Nichts“ (*creatio ex nihilo*) finden sich bei zahlreichen Autoren des Mittelalters und haben bis zum heutigen Tag auch auf die naturwissenschaftliche Theoriebildung gewirkt. Zwar nehmen diese Konzepte bei Augustinus nicht ihren Anfang, üben von hier aber einen nachhaltigen Einfluss auf spätere biologische Debatten aus, der anhand einiger Schlüsselemente der augustianischen Lehre verdeutlicht werden soll. Seine Lehre ist ein gutes Beispiel für Kontinuität und Wandel im Übergang zwischen antiker und mittelalterlicher Kosmotheologie.

Die Schöpfung selbst ist für Augustinus kein zeitlicher Prozess. Erst die (diesseitige) Kontinuität der Schöpfung (*creatio continua*) ist temporaler Natur, die Verbindung zwischen Gott und Mensch hingegen paradox und brüchig. Diese Brüchigkeit zeigt sich am besten an der medialen, zwitterhaften Rolle der Zeit in Augustinus' Schriften. Das augustianische Rätsel der Zeit hat mehr als einen Ursprung. Zum einen bestärkt Augustinus den Unterschied der Präsenz zu Vergangenem und Zukünftigem durch das Konzept der Extension. Zum anderen betont er die Ungreifbarkeit des präsenten Momentes und damit die Flüchtigkeit der Zeit: *tempus fugit*. Die augustianische Bestimmung von Zukunft als Erwartung und Vergangenheit als Erinnerung bezieht alle drei Zeitmodi auf die Gegenwart: „Es gibt drei Zeiten, eine Gegenwart in Hinsicht auf die Gegenwart, eine Gegenwart in Hinsicht auf die Vergangenheit und eine Gegenwart in Hinsicht auf die Zukunft. In unserem Geiste sind sie wohl in dieser Dreizahl vorhanden, anderswo aber nehme ich sie nicht wahr. Gegenwärtig ist hinsichtlich des Vergangenen die Erinnerung, gegenwärtig hinsichtlich der Gegenwart die Anschauung und gegenwärtig hinsichtlich der Zukunft die Erwartung.“ (Augustinus u. a. 1989, XI, 20) Darüber hinaus macht Augustinus den Geist zum Maßstab der Zeit: „In dir, mein Geist, messe ich die Zeiten [...] der Eindruck, den die vorübergehenden Dinge auf dich machen, bleibt auch, wenn sie vorübergegangen sind, und ihn messe ich, wenn ich die Zeiten messe.“ (Augustinus u. a. 1989, XI, 27) Die Seele wird dadurch ins Zentrum der Zeit verrückt: „Wer also leugnet, dass die Zukunft noch nicht ist? Dessen un-

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

geachtet aber ist bereits in der Seele die Erwartung des Zukünftigen. Und wer leugnet, dass die Vergangenheit keine Existenz habe? Dennoch lebt in der Seele die Erinnerung an Vergangenes. Und wer leugnet, dass die gegenwärtige Zeit der Dauer entbehre, weil sie nur ein unteilbarer Punkt ist? Aber doch währt die Wahrnehmung, durch welche das, was vergangen ist, zu sein fortfährt.“ (Augustinus u. a. 1989, XI, 28)

Die Relativität der Zeit ist von der Bewegung der Gestirne auf die Seele verschoben. Die Zeit wird bei Augustinus aus den zirkulären Bestimmungen der antiken Kosmogonien gelöst, gestreckt und linearisiert. Es kommt zu einer doppelten Einspannung der Zeit zwischen „creatio ex nihilo“ und „creatio continua“ sowie zwischen der flüchtigen Zeit und der eschatologischen Ruhe in der Zeit. Die doppelte Einspannung manifestiert das Rätsel der Zeit mehr als dass es dieses löst. Im Anfang selbst werden die kosmo- und theologischen Fragen verquickt: „In diesem Anfange schufst du, Gott, Himmel und Erde, in deinem Worte, in deinem Sohne, in deiner Kraft, in deiner Weisheit, in deiner Wahrheit, in wunderbarer Weise sprechend und auf wunderbare Weise schaffend. Wer wird es begreifen, wer wird es erzählen? [...] Und wenn man unter dem Namen Himmel und Erde die ganze Schöpfung versteht, so sage ich kühn: ‚Bevor Gott Himmel und Erde schuf, tat er nichts.‘“ (Augustinus u. a. 1989, XI, 12) Das temporale Verhältnis von Gott und Welt führt zu einer Verrätselung und Aufladung der Zeit mit weiteren Konnotationen: „Du gehst nicht in der Zeit den Zeiten voran, sonst könntest du nicht aller Zeit vorausgehen. Aber du gehst in der Erhabenheit der stets gegenwärtigen Ewigkeit aller Vergangenheit voran und bist über alle Zukunft erhaben, weil sie eben zukünftig ist, und wenn sie einmal kommt, ist sie auch schon vergangen; du aber bleibst, wie du bist und deine Jahre nehmen kein Ende. Deine Jahre gehen weder, noch kommen sie; unsere irdischen Jahre gehen und kommen, so dass sie endlich alle kommen.“ (Augustinus u. a. 1989, XI, 13) Die Zeit der Kreaturen und die Ewigkeit Gottes sind daher explanatorisch ähnlich aufgeladen wie das platonische Verhältnis von Werdendem und Seiendem. Die Einspannung von Platons $\chi\rho\rho\alpha$ und der augustiniischen Zeit in triadische Figuren ist eine weitere auffällige Parallele.

Obwohl wir heute gemeinhin das mittelalterliche Weltbild gegenüber dem antiken für das geschlossener halten, zeigt die Veränderung der Zeitkonzeption bei Augustinus eine dieser Annahme gegenläufige Öffnungsbewegung, die durch eine eigentümliche Verschiebung ermöglicht wird: Nicht mehr die Bewegung der Gestirne, sondern die menschliche, seelische Erfahrung rückt ins Zentrum der Zeitbestimmung. Die Erfahrung der Zeit weist eine Zersplitterung auf: „ego in tempora dissilui, quorum ordinem nescio/ich bin in Zeiten zersplittert, deren Ordnung ich nicht kenne“ (Fischer 2006, S. 16). Der Zersplitterung ist nur durch Kontemplation zu entkommen. Hier lässt sich die Erfahrung einer nicht gedehnten Zeit machen: „nec in tempora ulla distenditur“ (Fischer 2006, S. 19). Die Bekehrung zu Gott, an welcher die Konzeption der augustiniischen „Bekenntnisse“ orientiert ist, wird in diesem Zusammenhang entscheidend. Zeitlich-

2.3 *Creatio continua: Die brüchige Trias von Kreation, Kontinuität und Zeit*

keit ist nicht nur Maß für Veränderung, sondern auch Maß für die Beziehung zwischen irdischer und göttlicher Welt. Bezogen auf die Geschichte (der Menschheit) ist von einer „dispensatio temporalis“ die Rede, mit der die irdische Zeit in der Geschichte als „Medium oder Horizont des göttlich-menschlichen Dialogs“ (Fischer 2006, S. 22) erscheint. Zeitlichkeit ist bei Augustinus also nicht nur deshalb rätselhaft, weil Zeitlichkeit sich in Retrospektive (Erinnerung) und Prospektive (Erwartung) aufteilt, sondern auch, weil sie neben ihrer zerteilten Wahrnehmung auch in einer gestreckten Wahrnehmung erkannt werden kann. Augustinus lässt das Paradoxe zwischen einer eigenen Zeitwahrnehmung und dem Verhältnis von Zeit und Gott offen. Während die Umkehr für Augustinus ein zeitlicher Prozess ist, in dem Freude und Leid, Erinnerung und Erfahrung sich zeigen, bleibt offen, ob Gott das Ringen des Suchenden und Umkehrenden überhaupt zur Kenntnis nimmt und welche Dauer und Bedeutung das Leid hat. Die Medialität der Zeit überbrückt die drohende Kluft zwischen Mensch und Gott.

Das Problem der Vermittlung zeigt sich auch in der fortwährenden Schöpfung (und den damit verbundenen Fragen der Trinitätslehre), weil eine Insistenz der Ewigkeit in die Zeit mit einer Transzendenz der Ewigkeit aus der Zeit konkurriert: „weil schon alle Naturen der Sträucher und Gehölze in der ersten Erschaffung erschaffen waren, [...] setzte er sie hernach nur in Bewegung, besorgte sie, gab ihnen einen zeitlichen Verlauf und verpflanzte die erschaffenen [...] nicht nur damals ins Paradies, sondern tut das auch jetzt allen, die geboren werden. Denn wer anderer erschafft auch jetzt all das, wenn nicht der, der bis jetzt weiter wirkt?“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 171) Nicht nur die Seele, sondern auch die fortwährende Schöpfung steht in einem Spannungsverhältnis zwischen Diesseits und Jenseits und fungiert als vermittelnde Konzeption. Die Konzepte von Zeit, Seele und Kreation verharren in einer hybriden Sphäre, nachdem die temporalen Modi aus der Kosmologie in die Anthropologie verschoben und die Kreation durch das Konzept der Kontinuität selbst temporalisiert wurde. Dabei ist Kontinuität nicht nominalisiert, sondern wird adjektivisch gebraucht; die Schöpfung wird nicht als Kontinuum, sondern als kontinuierlich aufgefasst. Zugleich ist bei Augustinus die ursprüngliche Schöpfung aus der Zeit ausgeklammert. Eine vorgezogene Entstehung von Zeit wie bei Platon ist darum nicht möglich. Während Augustinus die Vorläufigkeit der Zeit revidiert hat, führt er eine der Genesis nachfolgende kontinuierliche Schöpfung ein. Das antike Spiel mit den Anfängen wird im Übergang zum Mittelalter weitergespielt.

Nach Verfassung der Bekenntnisse hat Augustinus eine ausführliche Exegese der Schöpfungsgeschichte („De genesi ad litteram“) verfasst. Augustinus verortet den Umschlag von der „creatio de nihilo“ zur „creatio continua“ derart, dass die Zeit erst mit der Kreatur ins Spiel kommt, während die ungeformte Materie ebenfalls von Gott geschaffen worden ist: „diese Materie ist also nicht nach der zeitlichen Ordnung, sondern nach der ursächlichen früher erschaffen worden, da sie selbst auch nicht existierte, bevor sie angelegt worden ist.“ (Augustinus u. Perl 1961, S.

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

173) Der hebräische Text selbst wird heute zunehmend so interpretiert, dass wir im hebräischen Mythos von einer Schöpfung aus dem Chaos ausgehen müssen (May 1978). Diese Lesart lässt sich mit der platonischen Kosmogonie in Einklang bringen und unterstützt die These, dass sich in Augustinus' Texten eine Neubestimmung des Schöpfungsdenkens vollzieht. Die Parallelität zwischen der radikalen Umkehr des Augustinus zu Gott korrespondiert mit seiner Lesart des Genesis-Textes: Ebenso radikal wie sich der Mensch aus freiem Willen Gott zuwenden kann, muss auch Gott aus freiem Willen die Welt geschaffen haben.

Auch für die Begriffsgeschichte der „Evolution“ finden wir bei Augustinus wegweisende Anfänge. Augustinus verwendet in seiner Exegese der Schöpfungsgeschichte das Verb „evolvere“, um zu erklären „warum vom Gras gesagt wird, es sei erschaffen worden, bevor es aufgegangen ist“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 168). In seiner Auslegung der hebräischen Schrift wird erneut ein Anfangsproblem thematisiert: War zuerst die Pflanze oder der Samen da? Der Ort und Zeitpunkt sind für Augustinus aus theologischen Gründen enorm bedeutsam: „Jene Werke aber sind erschaffen, als der Tag erschaffen war, wie es die Schrift wörtlich sagt, aber trotzdem bevor sie auf der Erde waren, bevor sie aufgegangen sind, wie es vom Grün und Gras des Feldes heißt. Aber wo? Etwa auf der Erde selbst, ursächlich und begründend, so wie in dem Samen bereits alles ist, bevor es sich gewissermaßen herauswickelt und durch die Zahlen der Zeiten Wachstum und Gestalt entfaltet?“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 169) Augustinus verfolgt die genaue Bestimmung der Frage anhand der wenigen Worte des Genesis-Textes weiter und fragt: „Oder sind etwa die Samen damals erschaffen worden, als der Tag erschaffen wurde, und war in ihnen alles Grün des Feldes, alles Gras noch nicht in seiner Gestalt, die es hat, wenn es über der Erde bereits aufgegangen ist, sondern in jener Kraft, mit der es in den Gedanken [in rationibus] der Samen präexistiert?“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 169 f.) Eine Präformation weist Augustinus zurück und erklärt mit Bezug auf den Genesis-Text: „Hiernach scheint es mir vielmehr, dass die Samen aus den Pflanzen und Bäumen hervorgegangen sind und nicht diese aus den Samen, sondern aus der Erde“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 170) und schließt „dass der Same aus der Pflanze, und nicht die Pflanze aus dem Samen kommt“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 170). Ähnlich wie Aristoteles beim Verhältnis von Mensch und Samen, gibt auch Augustinus der adulten Form eine kausale und explanatorische Priorität. Die Alternative (einer Priorität des Samens) steht aber implizit bereits zur Diskussion.

Bezüge zwischen Kosmogonie und Embryologie sind auch bei Augustinus klar erkennbar und machen plausibel, wieso die Naturforschung auch nach Wiederentdeckung der aristotelischen Zoologie lange nicht über das embryologische Wissen des Aristoteles hinaus gegangen ist. Die Präformationslehre der frühen Neuzeit verfolgte später die Idee der E-volution, der Entwicklung der Pflanze aus dem Samen, und wich damit von der Genesis-Interpretation des Augustinus ab, ohne die Priorität der adulten Form aufzugeben. Die teleologische Konzeption der späteren

2.3 *Creatio continua: Die brüchige Trias von Kreation, Kontinuität und Zeit*

Präformation ist das Ergebnis einer widersprüchlichen Aufgabenstellung: Einerseits soll die Entwicklung der Lebewesen bis zur Adult-Form erklärt werden, andererseits wird an der Priorität der Adult-Form festgehalten. Dies ist nur eines von vielen Beispielen, wie sich aus der exegetischen Auseinandersetzung mit dem hebräischen Schöpfungsmythos Referenzen und Einflüsse für die spätere Ausbildung der Termini von Evolution, Epigenese und Entwicklung ergeben. Auffällig wird am Beispiel der Entwicklung des Pflanzensamens auch, dass Augustinus bloß ein Entwickeln der Pflanze aus dem Samen beschreibt, wo Aristoteles eine sukzessive Entstehung von Formen im Laufe der Embryologie favorisierte. Augustinus' Verständnis von Evolution fügt sich in seine Exegese der Genesis: „So begannen also die Zeiten ihren Lauf durch die Bewegungen der erschaffenen Kreatur, und man sucht vergeblich nach einer Zeit vor der Schöpfung, so wie vor den Zeiten keine Zeiten gefunden werden können. Denn gäbe es keine Bewegung des geistigen oder leiblichen Geschöpfes, mit der die Zukunft durch Gegenwart der Vergangenheit nachfolgt, gäbe es überhaupt keine Zeit. Bewegen kann sich aber eine Kreatur nur, wenn sie existiert. Daher nimmt die Zeit ihren Anfang eher von der Kreatur, als die Kreatur von der Zeit; aber eine wie die andere kommt von Gott. [...] Wenn wir daher an die Urschöpfung der Kreaturen denken, an das Werk, von dem Gott am siebenten Tage ruhte, dann dürfen wir weder an Tage wie unsere Sonnentage denken, noch an ein Wirken, wie Gott jetzt etwas in der Zeit wirkt. So wie mit seinem Wirken erst die Zeit begonnen hat, so hat er alles zugleich gewirkt und hat den Dingen auch die Ordnung gegeben, die nicht auf Zeiträumen beruht, sondern auf einer ursächlichen Verknüpfung.“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 220) Zeit und Kreatur werden aneinander gebunden; die Zeit ist von der Bewegung der Gestirne auf die Geschöpflichkeit der Kreatur übertragen. Von hier ist es nur noch ein weiterer Schritt, bis auch die Revolution der Gestirne selbst auf das Geschöpf übertragen wird: Harveys epigenetische Revolution zwischen Henne und Ei führt insofern kosmotheologische Implikationen und aristotelische Embryologie zusammen (siehe 3.1.1).

Über den Ursprung der „*creatio de nihilo*“, die bei Augustinus eine wichtige Rolle spielt, gibt es verschiedene Ansichten. Während diese früher meist selbstverständlich im hebräischen Genesis-Text verortet wurde, wird eine Schöpfung aus dem Nichts heute zunehmend als das Ergebnis der Synthese hebräischer, platonischer, christlicher und gnostischer Traditionen im 2. Jahrhundert nach Christus verstanden (May 1978). Eine besondere Abgrenzung von „*creatio de nihilo*“ und „*creatio continua*“ jedenfalls lässt sich in der Genesis-Exegese bei Augustinus nachvollziehen. Während Augustinus das fortlaufende Einwirken Gottes auf die Schöpfung durch die „*creatio continua*“ bejaht, argumentiert er ebenso dafür, dass wir die sieben Tage des hebräischen Schöpfungsmythos nicht als sieben Tage verstehen sollen. Er staucht die chronologische Reihenfolge des Genesis-Textes so zusammen, dass daraus eine atemporale Schöpfung wird. Weil die Zeit bei Augustinus an die Kreatur gebunden ist, kann die Schöpfung nur zeitlos sein.

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

Augustinus schließt seine Argumentation mit einer unverhohlenen Direktheit ab: „Wer imstande ist zu begreifen, dass damals alles erschaffen wurde, als der Tag erschaffen war, der wird auch die Erschaffung jener sechsmaligen oder siebenmaligen Wiederholung ohne Zwischenräume und ohne zeitliche Dauer erfassen. Wer indes dazu nicht fähig ist, soll es Fähigeren überlassen.“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 168) Die Atemporalität der Schöpfung als ein *wiederholtes, zeitloses Anfangen* ist die rettende Einsicht für Augustinus, um sowohl die Allmacht Gottes mittels einer Schöpfung aus dem Nichts als auch dessen fortwährendes Eingreifen in die Schöpfung zu begründen.

In den Samen wiederholen sich die ursprünglichen Ursachen, „um auf Grund von zuvor erschaffenen Ursachen hervorzugehen wie etwa die Pflanze aus der Erde oder der Samen aus der Pflanze“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 218). Die Zeugungskraft haben die Lebewesen „aus jenen Uranfängen ihrer Grundursachen, in denen sie der erschaffenen Welt eingesät wurden, [...] bevor sie noch in der offenkundigen Gestalt ihrer besonderen Art hervorgegangen waren“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 218 f.). Augustinus entscheidet sich dafür, dass die Zeugung der Lebewesen der Schöpfung ursächlich, nicht aber zeitlich nachgeordnet ist, denn die „Schöpfungswerke [sind] sowohl am sechsten Tage vollbracht, als auch bis jetzt noch unvollendet“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 219). Konkret heißt dies: „In der Tat hat Gott, weil diese Dinge sowohl in einem gewissen Sinn bereits vollendet, in einem andern Sinn erst begonnen sind, ursprünglich alle zugleich erschaffen, die letzteren freilich so, dass sie sich mit den fortlaufenden Zeit erst entwickeln sollten: vollendet nämlich, weil sie nichts in eigenen Naturen enthalten, womit sie selbst den Lauf ihrer Zeiten bewerkstelligen, was nicht ursächlich in ihnen erschaffen ist; begonnen aber, weil es ja manche gab, die, als Samen künftiger Dinge, erst durch den Zug der Zeit aus der Verborgenheit an entsprechenden Orten zutage zu treten hatten.“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 219) So ist die Schöpfung vollendet und unvollendet zugleich. Ein Echo der kausalen Ordnung von Zeugung und Schöpfung findet sich in heutigen Theorien zur Entstehung des Lebens, bei denen die Fähigkeit zur Reproduktion als eine spätere Entwicklung betrachtet wird. Das Verhältnis von Adult und Gamet unterliegt der evolutionären Veränderung und lässt sich naturhistorisch zurückverfolgen, bis Adult und Gamet nicht mehr unterscheidbare Entitäten sind. Auch die Arretierung der Meiose (in Prophase I) bei der Entwicklung der Oozyten lässt sich als Weiterentwicklung der augustininischen „creatio“ lesen. Die Entdeckung biologischer Temporalitäten war notwendig, um „schöpferische“ Prozesse wie die Meiose oder die zelluläre Evolution besser zu verstehen. Steht keine temporale Beschreibung zur Verfügung, greifen wir noch heute auf die augustininische Lösung zurück und führen die Ordnung der Dinge nicht auf Zeiträume, sondern eine ursächliche (atemporale) Schöpfung zurück, bei der „alles zugleich erschaffen wurde“ (Augustinus u. Perl 1961, S. 220). Diese Argumentationsfigur ist nicht verschwunden, sondern hat ihren Gültigkeitsbereich verändert.

2.3 *Creatio continua: Die brüchige Trias von Kreation, Kontinuität und Zeit*

Im Laufe der weiteren Untersuchung werden wir mehrere Temporalisierungen zuvor atemporal konnotierter Entitäten betrachten können. Die Präformationslehre bei Leibniz, die Determinantenlehre Weismanns und das genetische Informationskonzept des 20. Jahrhunderts greifen wie Augustinus auf temporale Hybriden zurück, die der zeitlichen Veränderlichkeit nicht einfach unterworfen sind, sondern dieser partiell enthoben zu sein scheinen. Neben dieser Wiederkehr atemporaler Elemente ist im biologischen Naturverständnis aber auch eine temporale Ausdehnung der fortwährenden Schöpfung zu bemerken. Präformation, Epigenese, Metamorphose und Ontogenese stehen in der Tradition einer kontinuierlichen Schöpfungstheorie, auch wenn diese hinsichtlich des Zeitaspektes und der Rolle der Zeugung unterschiedliche Positionen einnehmen. Noch in den Debatten zwischen Gradualismus und Saltationismus ist die Frage gestellt, ob wir das Konzept des Kontinuums auf den gesamten Prozess der Evolution beziehen können oder nicht. Können wir evolutionäre Veränderungen als Ausdruck einer (einzigen) Kontinuität verstehen? Müssen wir nicht ebenso eine Diskontinuität annehmen? Wie verträgt sich dies mit dem gradualistischen Credo Darwins? Was garantiert andererseits die Einheit der evolutionären Prozesslogik, wenn wir keine Kontinuität behaupten können? Das Konzept der „*creatio continua*“ enthält den Keim späterer Debatten in sich: Die fortwährende Schöpfung verbindet die Konzepte von Kreation und Kontinuität. Das Konzept der Kreation (und Innovation) wird als etwas Nicht-Kontinuierliches und A-Temporales aufgefasst; als Bruch, Transformation, Ereignis mit Folgen. Zugleich aber ist die Idee der natürlichen Evolution an die These von der vollständigen Verbindung aller Organismen angewiesen. Evolutionstheorien unterscheiden sich auch darin, wie diese Verbindung zeitlich aufgespannt ist.

Die Kontinuität der Schöpfung hat schon bei Augustinus eine vererbungstheoretische Konnotation: Die Kontinuität der Erbsünde wird über das Medium des Fleisches begründet. Mittels Zeugung wird die Kontinuität des Fleisches hergestellt. Das Böse pflanzt sich fort: „Die dem Verdammungsurteil unterworfenen Gesamtheit des Menschengeschlechtes lag, ja wälzte sich förmlich im Bösen und stürzte von Bösem in Böses“ (Augustinus 1925, Kap. 8 Abs. 27). Zugleich ist diese Sünden-Vererbungslehre an den Freiheitsbegriff gebunden: Nur die freie Seele kann Gutes und Böses tun und die Folgen werden an die Nachkommen weitergegeben: „diese Strafe war ganz gerecht; denn den gerechten Zorn Gottes fordert alles heraus, was die Bösen in ihrer blinden und ungezügelter Begierlichkeit freiwillig tun, und auf ihn ist alles zurückzuführen, was sie, wenn auch wider ihren Willen, an offenbaren und verborgenen Strafen erdulden müssen.“ (Augustinus 1925, Kap. 8 Abs. 27)

Augustinus formuliert eine Vererbungstheorie des Bösen. Im Vergleich zur platonischen Lehre geht die Seele nicht in einen neuen Körper ein, sondern das Vererbte geht von Fleisch zu Fleisch. Der Erbträger ist das Fleisch und nicht die Seele. Ähnlich wie bei Platon wird zwischen dem Guten und dem Bösen eine Dualität aufgespannt, in welche das Geschöpf eingeordnet ist:

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

„Durch den Sündenfall wurde der Mensch jedoch (aus diesem Paradies) vertrieben: damit verwickelte er auch seine Nachkommenschaft, die er in seiner eigenen Person durch seine Sünde gleichsam in der Wurzel verderbt hatte, mit in die Strafe des Todes und der Verdammnis. Denn nun sollten alle Kinder, die von ihm und seiner zugleich mit ihm der Verdammnis verfallenen Gattin, seiner Verführerin zur Sünde, durch die Begierlichkeit des Fleisches (die nur eine ihrer Ungehorsamkeitssünde ähnliche Strafe ist) das Leben erhalten würden, mit der Erbsünde behaftet werden; um dieser Sünde willen sollten sie unter mannigfachen Verirrungen und Schmerzen mit samt den abtrünnigen Engeln, ihren Verführern, Herren und Sündengenossen, der endlosen Strafe (der Verdammung) verfallen. Also ‚ist durch einen Menschen die Sünde in die Welt gekommen und durch die Sünde der Tod; und so ist der Tod auf alle Menschen übergegangen, weil alle in ihm gesündigt haben‘. Unter ‚Welt‘ versteht der Apostel (Paulus) an dieser Stelle das gesamte Menschengeschlecht.“ (Augustinus 1925, Kap. 8 Abs. 26)

Diese Grundlegungen sind nicht folgenlos geblieben für die modernen Vererbungstheorien, welche die Vererbung mit einem materiellen Erbträger in Verbindung zu bringen versuchten. Das Fleisch erklärt die irdische Kontinuität von Generation zu Generation, während die Seele die Verbindung zwischen Gott und Mensch aufrechterhält. Das Gute kommt (horizontal) von Gott: „Denn Gott hielt es für besser, selbst aus dem Bösen Gutes zu schaffen, als überhaupt nichts Böses zuzulassen.“ (Augustinus 1925, Kap. 8 Abs. 27) Das Böse hingegen kommt durch die freie Entscheidung des Geschöpfes in die Welt: „Dieses Menschengeschlecht verließ ja Gott, trat in Missbrauch seiner Macht (des freien Willens) das Gebot seines Schöpfers, das es doch ganz leicht hätte halten können, achtlos mit Füßen, entstellte in sich das Bild seines Schöpfers, von dessen Licht es sich hartnäckig abwandte, und riss sich unter Missbrauch seines freien Willens von Gottes Gesetzen und der heilsamen Unterordnung unter dieselben los.“ (Augustinus 1925, Kap. 8 Abs. 27) Der Sündenfall kann nicht durch den Menschen, sondern nur durch die Taufe aufgehoben werden (Augustinus 1925, Kap. 9-14). Wir haben es mit einer (theoretischen) Aufgabenteilung zu tun, die noch für die genetische Theoriebildung von Bedeutung ist. Insbesondere Weismann Deszendenztheorie macht die Kontinuität der Vererbung zu einem Topos der modernen Genetik (siehe 4.3.2). Der Streit um die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften ist eine Neuauflage des Streites um Weitergabe und Aufhebbarkeit der Sünde.

Die Schriften des Augustinus haben einen großen Einfluss auf die mittelalterlichen Lehren gehabt. Obwohl nicht unumstritten, blieben Grundvorstellungen von der Weitergabe (des Bösen) über Fleisch und Zeugung erhalten und erlebten im Protestantismus eine Renaissance. Die Seele ist bei Augustinus in mehrere Dualismen eingespannt: Zwischen dem göttlichen, zeitlosen Guten und dem weltlichen, zeitlichen Bösen steht diese insbesondere dank der ihr zugeschriebenen Freiheit. Wie sich im theologischen Kontext hinter diesem Freiheitsbegriff eine normative Ordnung befindet und letztere durch ersteren ermöglicht wird, werden spätere Fragen zur Verer-

2.4 Die genetische Entfaltung des Einen und die Verschränkung der Welt

bung erworbener Eigenschaften erneut eine Stellvertreterdiskussion einnehmen: Im Hintergrund der Frage wird erneut zwischen Dimensionen der Beeinflussung und der Determination verhandelt. Sobald es mehr als eine ontologische Ebene gibt, werden Fragen der Kontinuität und der Verschränkung dieser Ebenen von entscheidender Bedeutung. Diese Problematik von Reinhaltung und Vermittlung bleibt für spätere Unterscheidungen zwischen Natur und Umwelt sowie die Differenzierung der Vererbung in mehrere Systeme bestehen. Konzeptuelle Ähnlichkeiten und Analogisierungen zeugen von einer verborgenen Kontinuität des Denkens. Die Lehren des Augustinus zur Geschöpflichkeit, seiner Freiheit und des Verhältnisses zwischen Zeit, Seele und Schöpfung sind idealtypisch für eine Problemlage, die das Mittelalter überdauert hat.

2.4 Die genetische Entfaltung des Einen und die Verschränkung der Welt

Über ein Jahrtausend nach Augustinus (354-430) findet sich bei Cusanus (1401-1464) ein idealtypisches Beispiel für den kosmo-theologischen Ausgang aus dem Mittelalter. Das Verhältnis von Gott und Welt wird mit einer neuen Radikalität bestimmt. Ähnlich wie Augustinus (im Ausgang der Antike) ist auch Cusanus (im Ausgang des Mittelalters) eine Figur des metaphysischen Umbruchs. Der jeweilige weltliche Umbruch war eng mit dem Zusammenbruch zweier Dynastien, dem weströmischen Reich (bei Augustinus) und dem oströmischen Reich (bei Cusanus) verbunden, und hat bekanntlich die heutige Triade der Epochen (Antike, Mittelalter, Neuzeit) motiviert. Im folgenden geht es um Transformationen von der mittelalterlichen zur modernen Perspektive bei Cusanus, die für die Entstehung der Biologie von Relevanz sind. Deren Verspätung lässt sich anhand der cusanischen Implikationen verständlicher machen. Cusanus blickt in vielerlei Hinsicht bereits in die Moderne und wir werden später sehen, dass insbesondere Schelling diesen Blick naturphilosophisch erwidert hat.

Cusanus bestimmt schon in einer seiner ersten und wichtigsten Schriften (*De docta ignorantia*) in einer paradigmatischen Weise das Verhältnis von Gott (*deus*) und Welt (*universum*): „Das schlechthin Größte, über das hinaus es nichts Größeres geben kann, da es größer ist, als dass es von uns begriffen werden könnte, und weil es die unendliche Wahrheit ist, berühren wir nicht anders als in Unbegreifbarkeit.“ (Kues u. a. 1989b, I, 4) Während das Größte (Gott) unbegreiflich ist, ist es allmächtig und wirklich: „Das in Absolutheit Größte ist ganz Wirklichkeit, da es alles ist, was es sein kann. Und da es eben alles ist, was es sein kann, kann es nicht größer und, aus demselben Grund, auch nicht kleiner werden. Das Kleinste aber ist jenes, über das hinaus nichts kleiner sein kann und da das Größte von der selben Art ist, ist es klar, dass das Kleinste mit dem Größten koinzidiert.“ (Kues u. a. 1989b, I, 4) Das Größte und das Kleinste fallen (trotz ihrer

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

Gegensätzlichkeit) zusammen; der Zusammenfall der Gegensätze, die Koinzidenz, ist aber selbst unverständlich: „Das aber übersteigt unsere ganze Einsicht, die auf dem Weg des Verstandes das Widersprechende in seinem Ursprung nicht zusammenbringen kann, da wir uns auf dem Boden dessen, das uns von Natur offenbar wird, fortbewegen.“ (Kues u. a. 1989b, I, 4)

Aus diesen Überlegungen ergibt sich die noch von Platon her kommende Geringschätzung der Wandelbarkeit: „Niemand zweifelt, dass das, was jeder Andersheit vorausgeht, ewig sei. Denn die Andersheit ist dasselbe wie die Wandelbarkeit; alles aber, was der Wandelbarkeit von Natur vorangeht, ist unwandelbar und darum ewig. Die Andersheit besteht aus dem Einen und dem Andern, weshalb sie, wie die Zahl, später ist als die Einheit. Die Einheit also ist von Natur früher als die Andersheit und, weil sie dieser natürlich vorangeht, ewige Einheit.“ (Kues u. a. 1989b, I, 7) Weil die Andersheit auf der Dichotomie von Einem und Anderem beruht, ist die ewige Einheit der beiden vorgängig. „Wenn also die Einheit Grund der Verbindung ist, dann die Zweiheit Grund der Teilung. Folglich ist, ebenso wie die Einheit von Natur früher ist als die Zweiheit, die Verbindung naturgemäß früher als die Teilung. Teilung und Andersheit aber sind gleichzeitig und daher ist auch die Verbindung, die früher ist als die Andersheit, ebenso wie die Einheit, ewig.“ (Kues u. a. 1989b, I, 7) Auch die Verbindung ist gegenüber der Andersheit vorgängig. Die „Einheit“ ist bei Cusanus sowohl mit Kontinuität als auch Identität assoziiert: „Vielmehr ist, weil die Einheit ewig ist, auch die Gleichheit ewig und damit auch die Verbindung und deshalb sind Einheit, Gleichheit und Verknüpfung das Eine.“ (Kues u. a. 1989b, I, 7) Durch diese abstrakten Assoziationen ist bei Cusanus impliziert, dass Diskontinuität, Differenz und Trennung gegenüber dem Einen defizitär sind. Neuplatonische Einflüsse spielten bei diesen Konzeptionen eine wichtige Rolle.

Diese defizitäre Welt ist Gottes Schöpfung. Gott ist das Größte und wird trotz aller Rhetorik von der Unbegreiflichkeit Gottes quantitativ und geometrisch gedacht. Dadurch wird es Cusanus möglich, die Welt nicht gegen oder aus, sondern in Gott zu denken. Weil Gott das Größte ist, ist alles Weltliche, das Universum (im damaligen Sinne), in Gott eingefaltet: „Aus dem Vorhergehenden ist offenbar, dass Gott die Einfaltung von allem, auch des Gegensätzlichen ist; darum kann nichts seiner Vorsehung entgehen. Sei es, dass wir irgend etwas getan haben oder das ihm Entgegengesetzte oder gar nichts – alles war in der Vorsehung Gottes enthalten. Es geschieht also nichts, es sei denn der Vorsehung Gottes entsprechend.“ (Kues u. a. 1989b, I, 12) Cusanus motiviert die Idee einer Einfaltung (implicatio) der Welt in Gott mit einem räumlichen Motiv, aber er veranschaulicht damit zugleich eine zeitliche Einfaltung. Diese Verbindung von Raum und Zeit in der Implikation ist nur implizit und erinnert an Platons $\chi\omicron\rho\alpha$. Bei Cusanus werden Raum und Zeit selbst faltbar. Daraus ergibt sich aber für den Menschen und alle anderen Geschöpfe eine überzeitliche bzw. zeitlose Gemeinschaft in Gott: „Wie wir also sagen, dass die menschliche Natur unendlich viel umgreift und umfasst – da nicht nur die Menschen, die waren,

2.4 Die genetische Entfaltung des Einen und die Verschränkung der Welt

sind und sein werden zu ihr gehören, sondern auch jene, die sein können, auch wenn sie niemals sein werden – und zwar so, dass sie, wie die unendliche Einheit jede Zahl, Vergängliches unvergänglich umfasst, so schließt die unendliche Vorsehung Gottes das, was sich ereignet, ebenso wie das, was sich nicht ereignet, aber ereignen kann, und das Gegenteil in derselben Weise ein, wie die Gattung entgegengesetzte Unterschiede einschließt.“ (Kues u. a. 1989b, I, 12) Auf diese Weise wird also bei Cusanus die Ewigkeit der Gattung gedacht: nicht nur alle heutigen, sondern auch alle früheren und späteren Menschen gehören zur Gattung. Eine streng genommen nur Gott zugestandene Ewigkeit wird somit subtil auf die Gattung übertragen. Wiederholt hier Cusanus das alte Denken von der Gattung oder konstituiert es sich durch diese Übertragung?

Die Radikalität, mit welcher Cusanus die zeitliche Implikation der Welt in Gott denkt, gilt sogar für das, was nicht existiert: „So ist offenbar, dass das, was niemals hervortritt, in der Vorsehung Gottes so enthalten ist, wie zuvor gesagt wurde, auch wenn es nicht als etwas, das sich ereignen soll, vorhergesehen ist. Und es ist notwendig, dass Gott das, was er vorsieht, zuvor gesehen hat, da seine Vorsehung notwendig und unveränderlich ist; wie er auch das Gegenteil von dem, was er vorher sah, hätte vorhersehen können. Denn, obwohl mit der Setzung der Einfaltung noch nicht das eingefaltete Ding gesetzt ist, ist mit der Setzung der Ausfaltung [explicatio] die Einfaltung [implicatio] gesetzt.“ (Kues u. a. 1989b, I, 12) Das Potential des Eingefalteten ist so absolut, dass Gott auch das vorhersehen kann, was er nicht vorgesehen hat. Diese (nicht nur aus heutiger Sicht) widersprüchliche Überlegung korrespondiert mit einer Eigentümlichkeit der cusanischen Zeit: Die Zeit wird selbst als in Gott eingefaltet und als in der Welt entfaltet gedacht. In dieser kühnen Figuration des Ewigen, des Gegensatzes, sowie der Ein- und Ausfaltung treibt Cusanus das temporale Verhältnis von Gott und Welt auf die Spitze. Er hat damit weniger theologisch als vielmehr naturwissenschaftlich Geschichte gemacht.

Während Cusanus im ersten Buch von „De docta ignorantia“ Gott betrachtet hat, thematisiert das zweite Buch die Welt selbst; weiterhin vom Einen her gedacht. Dabei kommen protobiologische Fragen zur Sprache und werden rekontextualisiert. Aus der Lehre vom Zusammenfall der Gegensätze im Einen ergibt sich eine Stufenfolge: „Alles aus Gegensätzlichem Bestehende hat in verschiedenen Abstufungen an dem einen mehr, am andern weniger Anteil, und zwar dadurch, dass es durch den Sieg über einen Gegensatz die Natur des andern erlangt.“ (Kues u. a. 1989b, II, 1) Die gesamte Natur ist bei Cusanus in einer weit über Augustinus hinausgehenden Radikalität zerrissen. Nicht mehr die Seele steht zwischen Gott und Welt, sondern das Universum selbst wird zwischen Gottes Sein und dem Nichts verortet: „Wer also, der im Geschöpf die absolute Notwendigkeit, von der es ist, und das Zufällige, ohne welches es nicht ist, verbindet, kann sein Sein denkend verstehen? Es scheint nämlich, dass das Geschöpf, das weder Gott noch Nichts ist, gleichsam nach Gott und vor dem Nichts, zwischen Gott und dem Nichts steht, wie auch ein Weiser sich ausdrückt: ‚Durch die Vermittlung des Seienden ist Gott der Gegensatz des

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

Nichts.‘ Dennoch kann das Geschöpf nicht aus Sein und Nicht-Sein zusammengesetzt sein. Es scheint weder zu sein, denn es steigt vom Sein herab; noch nicht zu sein, denn es steht vor dem Nichts; noch scheint es aus beiden zusammengesetzt zu sein.“ (Kues u. a. 1989b, II, 2) Alle Geschöpfe haben bei Cusanus Züge der platonischen $\chi\omicron\rho\alpha$. Im Vergleich zu Augustinus ist nicht nur die Seele, sondern die ganze Welt zwischen den Zeiten zerrissen. Bei Cusanus deutet sich eine radikale Temporalisierung an, die jedoch von einem ebenso radikalen Rückbezug auf die Zeitlosigkeit Gottes ausgeglichen wird.

Mit der temporalen Zerrissenheit der Geschöpfe markiert Cusanus eine (neue) Grenze des Wissbaren: „Insoweit das Geschöpf Gottes Sein ist, bezweifelt niemand, dass es die Ewigkeit sei. Insoweit es aber der Zeit unterworfen ist, ist es nicht von Gott, der ewig ist. Wer versteht also, dass das Geschöpf vom Ewigen stammt und zugleich zeitlich ist?“ (Kues u. a. 1989b, II, 2) Dem heutigen Leser scheinen die cusanischen Fragen ambivalenter als dem damaligen Leser. Ambivalenz wird aber auch bei Cusanus schon eingeholt und stellt den Zweifel selbst zur Schau. Neben diesen cusanischen Fragen stehen jedoch die versöhnlichen Aussagen, die auf die Grundüberlegung von der Einfaltung des Gesamten im Einen hinausläuft: „Die unendliche Einheit ist die Einfaltung von allem; das besagt: die Einheit, die alles eint.“ (Kues u. a. 1989b, II, 3) Cusanus konkretisiert das Bild der Entfaltung anhand von geometrischen und mathematischen Figuren, die bildgebend für die späteren Konzepte einer präformierten Evolution geworden sind. Das Bild von der Entfaltung hat die mikroskopische Anschauung der Präformationslehre angestiftet: „Wie in der Linie überall, wo man sie teilt, ein Punkt ist, so auch auf der Fläche und im Körper. Denn es gibt nicht mehr als einen Punkt, der nichts anderes ist als die unendliche Einheit selbst, da diese der Punkt ist, der Zielgrenze, Vollkommenheit und Ganzheit der Linie und Ausdehnung ist, indem er diese einschließt. Seine erste Entfaltung ist die Linie, in der nichts als der Punkt gefunden wird.“ (Kues u. a. 1989b, II, 3) Auffällig ist nicht nur in dieser Passage das cusanische Vertrauen in pythagoreische Metaphern. Mehrfach spricht Cusanus in einem ähnlichen Zusammenhang auch von der Evolution (evolutio) des Punktes: „Ohne Gleichheit wird die Wahrheit nicht verstanden, die die An-Gleichung von Ding und Denken ist. Auch gibt es weder Leben, noch Sein, noch Zeit, noch Bewegung, noch Zusammenhang ohne die Gleichheit. Die Bewegung ist nämlich nichts als die Fortsetzung der Ruhe. Und was ist die Ruhe, wenn nicht Gleichheit? Ebenso verhält es sich mit dem Jetzt, da die Zeit nichts anderes ist als die Fortsetzung des Jetzt. Und was ist das Jetzt, wenn nicht Gleichheit, die weder größer noch kleiner sein kann? Ebenso ist die Linie nichts anderes als die Entwicklung des Punktes. Was anders aber ist der Punkt, wenn nicht Gleichheit? Und so siehst du, dass außer in der Gleichheit überhaupt nichts bestehen kann.“ (Kues u. a. 1989a) Bei Cusanus lässt sich die Nominalisierung des augustininischen „evolvere“ zur „evolutio“ beobachten. Diese ist mit einem bestimmten Zeitverständnis verbunden: Die Gleichheit des Jetzt stellt den Übergang von Zeitlosigkeit und

2.4 Die genetische Entfaltung des Einen und die Verschränkung der Welt

Zeitlichkeit her. Daraus ergibt sich die mediale Rolle der *evolutio*. Erst im Laufe des 19. Jahrhunderts wird „Evolution“ dann auf den naturhistorischen Prozess gemünzt; der Begriff erlebt selbst eine Temporalisierung.

Cusanus führt den Umlauf der Planeten (also ihre Revolution) auf eine Entwicklung der ersten Bewegung (eine Evolution) zurück und greift dabei das Gleichnis vom Samen auf, das wir schon bei Augustinus vorgefunden haben: „Die Bewegung der Planeten ist wie eine Entwicklung der ersten Bewegung, und die Bewegung der zeitlichen und irdischen Dinge wie die Entwicklung der Bewegung der Planeten. Im Irdischen liegen bestimmte Ursachen des Zukünftigen wie die Ernte im Samen verborgen. Daher sagte man, dass das, was in der Weltseele wie in einem Knäuel zusammengefaltet liegt, durch diese Bewegung entfaltet und ausgebreitet werde. [...] Sie sei in Fixsternen, Planeten und irdischen Dingen – gleichsam als das Geschick, das in Wirklichkeit und Tat vom Geschick in der Substanz stammt – die Entfaltung dieses Geschicks, da das wirkliche Ding durch so eine Bewegung oder einen solchen Geist zum wirklichen So-Sein bestimmt wird.“ (Kues u. a. 1989b, II, 10) Die cusanische Verbindung von Evolution und Revolution ist zweierlei: Übertragung embryogenetischer Implikationen auf die Kosmologie und Übertragung kosmologischer Implikationen auf die Embryogenese. Die Rückführung des „Geschicks“ auf eine ursprüngliche Substanz verdient besondere Aufmerksamkeit: Hier ist die Existenz einer Substanz angedacht, mit welcher die Entwicklung der planetaren Bewegungen erklärt wird. Die verborgenen Ursachen in der Substanz und auch die Metapher vom Knäuel verweisen auf die spätere Vererbungssubstanz - nicht nur der Idee nach, auch der tatsächlichen Konformation nach lässt sich zwischen den cusanischen Zeilen eine Vorform genetischer Grundprinzipien erkennen. Cusanus bezieht seine Überlegungen noch aus einer Rezeption der antiken Zeitvorstellung und motiviert damit das kosmologische Evolutionsverständnis. Aus der Idee einer Evolution des ursprünglichen Geisteshauch ergibt sich bei Cusanus dann aber auch ein spezifisches Naturverständnis: „Dieser Geisteshauch ist also durch das ganze Gesamt [universum] und durch dessen einzelne Teile verbreitet und verschränkt. Er wird Natur genannt. Daher ist die Natur gewissermaßen die Einfaltung von allem, das durch Bewegung entsteht.“ (Kues u. a. 1989b, II, 10) Abwandlungen des cusanischen Naturverständnisses (und dessen Verhältnis zum Geist) werden wir später sowohl bei Leibniz als auch Schelling wiederfinden. Die Kontinuität der maßgebenden Bilder und Einsichten verdient Aufmerksamkeit vor den (zahlreichen) Modifikationen. Ist es möglich, dass ein einfaches (geometrisches) Bild von der Evolution sich einfach säkularisiert? Wir werden sehen, dass gerade umgekehrt in diesem Bild ein tiefes und unbekanntes Erbe, eine epochenübergreifende Tradition erhalten geblieben ist, dessen Kontinuität und Wandel wir als *Movens* der Entstehung und Entwicklung der modernen Biologie verstehen können.

„Darin, dass alles in Gott ist, schließt er alles ein. Und darin, dass er selbst in allem ist, entfaltet er alles.“ (Kues u. a. 1989b, II, 3) In diesen kurzen Sätzen sind mytho-, kosmo- und

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

theologische Implikationen des (prä- wie postdarwinschen) modernen Evolutionsverständnisses ausgedrückt. Deren bloßes Verschweigen bringt sie nicht zum Verschwinden, sondern hat sie als einfache, prägende Intuitionen der Biologie eingeschrieben. Unsere (post-)moderne Diskretion fällt bisweilen hinter das cusanische Fragen zurück: „Die Art und Weise der Einfaltung und Ausfaltung übersteigt aber unseren Geist. Wer, fragte ich, könnte einsehen, auf welche Weise die Vielheit der Dinge aus dem göttlichen Geiste entspringt, da das Einsehen Gottes, die unendliche Einheit, sein Sein ist?“ (Kues u. a. 1989b, II, 3) Auch hier bieten sich Vergleiche mit der späteren Genetik an: Wer, fragt die Biologie des 20. Jahrhunderts, könnte einsehen, auf welche Weise die Vielheit der molekularen Formen aus dem Genom entspringt?

Bei Cusanus sind Fragen epochemachend formuliert, seine Antworten hingegen scheinen uns heute fremd: „Es bleibt nichts als zu sagen, dass die Vielheit der Dinge dadurch entsteht, dass Gott im Nichts ist. Denn nimmt man Gott vom Geschöpf weg, so bleibt nichts; nimmt man den Grundbestand vom Zusammengesetzten, so bleibt auch kein zufällig Hinzu-Kommendes, also Nichts.“ (Kues u. a. 1989b, II, 3) Diese Fremdheit täuscht und könnte nur behauptet sein. Das Erschrecken vor einer konzeptuellen Nähe lässt eine Fremdheit behaupten, wo kein Fortschritt zu belegen ist. Gerade für die DNA als das Eine der Zelle steht wie für den cusanischen Gott das Postulat einer absoluten Ursprünglichkeit im molekularen Raum.

„Wie also können wir das Geschöpf als Geschöpf, das von Gott ist und in der Folge ihm, dem Größten, nichts zuteilen kann, verstehen? Wenn das Geschöpf völlig nichts ist und nicht einmal so viel Seiendheit hat wie das Hinzukommende, wie kann man dann verstehen, dass die Vielheit der Dinge dadurch entfaltet wird, dass Gott im Nichts ist, da das Nichts nicht von irgendeiner Seiendheit ist? Man weiß nur das, dass man die Art und Weise nicht kennt, wenn man auch weiß, dass Gott aller Dinge Ein- und Ausfaltung ist und dass – da er die Einfaltung ist – alles in seinem Sein er selbst ist und – da er die Ausfaltung ist – er selbst in jedem Sein das ist, was es ist, wie die Wahrheit im Abbild.“ (Kues u. a. 1989b, II, 3) Für den cusanischen Gott ist nicht vorgesehen, dass er sich durch die Welt verändert, wie für die DNA der Genetik nicht vorgesehen ist, dass sie sich durch die Umwelt verändern lässt. Wenn die Epigenetik die informationelle Autonomie der DNA in Zweifel zieht, zieht sie die Autorität einer Struktur in Zweifel, deren Besonderheit nicht ohne die Art ihrer Faltung und ohne den Wechsel von Ein- und Ausfaltung verständlich ist. Mit Cusanus wäre zu fragen, wo diese Grenzen sind, und gegen Cusanus wäre zu wagen, diese zu bestimmen, um sie überschreiten zu können. Ist die DNA ein säkularisierter cusanischer Gott?

Mit der Verschränkung (*contractio*) führt Cusanus ein weiteres Konzept ein, das die Koinzidenz (den Zusammenfall) von Gott und Welt verhindert: „Wenn man daher den Begriff der Verschränkung richtig betrachtet, ist alles deutlich. Denn die verschränkte Unendlichkeit oder Einfachheit oder die Ununterschiedenheit steigt in unendlichem Abstand in Verschränkung vom

2.4 Die genetische Entfaltung des Einen und die Verschränkung der Welt

Absoluten herab, so dass die unendliche und ewige Welt ohne Verhältnisbezug von der absoluten Unendlichkeit und Ewigkeit ausgeht und Eines in Abhängigkeit von der Einheit ist. Darum ist die absolute Einheit frei von jeder Vielheit. Die verschränkte Einheit jedoch, das Eine Gesamt, ist, auch wenn es das eine Größte ist, als verschränktes nicht von der Vielheit gelöst. Es ist nur das eine verschränkte Größte.“ (Kues u. a. 1989b, II, 4) Cusanus macht den Unterschied zwischen der relationslosen Einheit und einer relativen und relationalen Gesamtheit. Daraus ergibt sich eine neue Bestimmung im Verhältnis von Gott und Welt: „Gott also, der einer ist, ist in dem einen Gesamt [universo], das Gesamt [universum] aber [ist] im Gesamten in Verschränkung.“ (Kues u. a. 1989b, II, 4) Die göttliche Einheit des Universums wird auf diese Weise mit der unendlichen Verschränktheit des Universums zur theoretischen Aussöhnung gebracht. Die antike Frage nach dem Verhältnis des Einen und des Vielen spielt in die Betrachtung hinein und macht die Relationalität selbst zum Thema. Die cusanische Lösung sieht vor, dass Relationalität und Verschränkung miteinander korrespondieren. Die Koinzidenz von Gott und Welt erfüllt sich nicht zeitlich, sondern fällt ihrerseits mit dem Verschwinden von Zeit und Relation zusammen.

Aus dem Bild der Verschränkung (*contractio*) ergibt sich die innere und natürliche Ordnung der Welt: „Betrachtet man das bisher Gesagte genau, so wird es nicht schwerfallen, die fundamentale Wahrheit jenes Satzes von Anaxagoras, dass alles in allem ist, vielleicht noch besser als Anaxagoras selbst zu verstehen. [...] Das Gesamt geht als das Vollkommenste der Ordnung der Natur entsprechend allem voran, so dass Jedes in Jedem sein kann. In jedem Geschöpf ist das Gesamt dieses Geschöpf; jedes Beliebige nimmt Alles auf, so dass es in ihm in Verschränkung ist. Da jedes Ding verschränkt ist, kann keines in Wirklichkeit Alles sein; so verschränkt es Alles, auf dass Alles dieses selbst sei.“ (Kues u. a. 1989b, II, 5) Diese Überlegungen führen zu einer Sichtweise auf die Natur, die Züge eines Pantheismus trägt: „Durch genaue Einsicht begreift man die tiefe Wahrheit, dass Gott ohne Unterschied in Allem ist, weil Jedes in Jedem ist, und dass Alles in Gott ist, weil Alles in Allem ist.“ (Kues u. a. 1989b, II, 5) Bei Cusanus ist das einende Band der Natur angelegt, das Goethe später suchen wird, und das in der DNA eine materielle Entsprechung gefunden hat. Aus dieser All-Einheit ergibt sich, dass die Ordnung des Universums selbst als eine Abstufung (an Vollkommenheit) und damit sowohl differenziert als auch kontinuierlich gedacht wird: „Man kann auch erkennen, dass Verschiedenheit und Verknüpfung der Dinge darin ihren Ausgang nehmen. Denn da kein wirkliches Ding Alles sein kann [...] konnte auch nicht Jedes einem Andern in allem ähnlich sein; wie oben klar wurde. Das bewirkte, dass alles in verschiedenen Abstufungen besteht und dass jenes Sein, das nicht zugleich unvergänglich sein konnte, in zeitlicher Abfolge unvergänglich sei, so dass alles das ist, was es ist, weil es anders und besser nicht sein konnte. Es ruht also alles in Jedem, da die eine Stufe nicht ohne die andere sein kann, so wie in den Gliedern des Körpers jedes jedem entspricht und alle in allen zufriedengestellt werden. [...] Auf diese Weise ergibt sich, dass jedes Glied

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

durch jedes andere Glied unmittelbar im Menschen ist und der Mensch, das Ganze, durch jedes Glied in jedem, genauso wie das Ganze in den Teilen durch jeden Teil in jedem ist.“ (Kues u. a. 1989b, II, 5) Cusanus konzipiert ein Universum voller Widersprüchlichkeit, die durch die Idee des Einen aufgelöst werden kann: die natürliche Ordnung ist vollkommen *und* unvollkommen. Und ähnlich wie alles in allem ist, ist auch jedes Glied im Menschen: „dementsprechend haben wir nun die Ähnlichkeit Gottes und der Welt ermittelt“ (Kues u. a. 1989b, II, 5).

In der cusanischen Ordnung kommt dann auch die Idee der natürlichen Skala zum Ausdruck, die nicht als rein natürliche Systematik missverstanden werden sollte, weil sie letztlich ihre innere Logik nur durch den Bezug zum Einen erhält: „Das Gesamt ist also gleichsam die Gesamtheit der zehn ‚letzten Allgemeinheiten‘. Daran schließen sich die Gattung und daran die Eigengestalten an. So bestehen die Universalien in bestimmter Ordnung der Natur stufenweise vor dem Ding, das sie in seiner Wirklichkeit verschränkt. Da das Gesamt verschränkt ist, findet man es nur in Gattungen entfaltet, und diese wiederum nur in Eigengestalten. Die Einzelwesen aber sind wirklich.“ (Kues u. a. 1989b, II, 5) Der Übergang von den letzten Allgemeinheiten (Universalien) zu den Gattungen und von dort zu den Einzelwesen stellt also einen Abstieg vom Allgemeinen zum Besonderen dar, vom Geistigen aber auch zum Wirklichen: „In ihnen ist das Gesamte in Verschränkung.“ (Kues u. a. 1989b, II, 5) Das Universum ist im Einzelwesen verschränkt (kontrahiert); das über das Einzelne hinaus weisende Allgemeine findet sich im Einzelnen wieder. Mit Entdeckung der Vererbungssubstanz wurde schließlich das Allgemeine der Gattung als genetische Information im Einzelnen verortet; die radikale Umkehrung von Einzelem und Allgemeinem findet einen vorläufigen Abschluss.

Die christliche Dimension der neuplatonisch motivierten Theoriebildung bei Cusanus zeigt sich im dritten Buch von „De docta ignorantia“, weil nun gezeigt werden muss, wie Jesus als Geschöpf Gottes *und* Gott gedacht werden kann. Das theologische Problem ist bei Cusanus darum auch ein kosmologisches Problem. Durch die Verschränkung von Schöpfung und Geschöpflichkeit des Gottessohnes ist es auch als ein protobiologisches Problem zu behandeln: „Es gibt sowohl für die Eigengestalten und die Gattungen als auch für das Gesamt nur eine Ziel-Grenze; sie ist Mittelpunkt, Umfang und Verbindung von allem. Auch schöpft das Gesamt nicht jene unendliche und auf absolute Weise größte Macht Gottes aus, so dass es das schlechthin Größte wäre, das die Macht Gottes begrenzt. Es berührt darum nicht einmal die Ziel-Grenze der absoluten Größe; noch berühren die Gattungen die des Gesamt, die Eigengestalten die der Gattungen und die Individuen die der Eigengestalten. Daher sind alle das, was sie sind, innerhalb des Größten und Kleinsten auf die relativ beste Weise. Und da Gott Ursprung, Mitte und Ziel des Gesamt und eines Jeden ist, ob es nun auf oder absteigt oder zur Mitte hin strebt, so nähert sich alles Gott.“ (Kues u. a. 1989b, III, 1) Cusanus behauptet also eine (infinite) Unberührbarkeit zwischen Gott und Geschöpf und zwischen den Geschöpfen; keine Kontinuität. Darum muss im Verhältnis von

2.4 Die genetische Entfaltung des Einen und die Verschränkung der Welt

Geschöpf und Gott sowie im Verhältnis zwischen den Geschöpfen das Verhältnis von Identität und Differenz verhandelt werden. Die Verschränkung spielt erneut eine entscheidende Rolle: „Die Verbindung des Gesamten geschieht durch ihn, so dass alles, wiewohl getrennt, auch verbunden ist. [...] Die verschiedenen Eigengestalten der unteren und oberen Gattung werden also nicht in einem Unteilbaren, das ein Mehr oder Weniger nicht aufnimmt, verbunden, sondern in einer dritten Eigengestalt, deren Individuen in Abstufung verschieden sind, so dass keines an beiden gleichermaßen Anteil hat, wiewohl es aus ihnen zusammengesetzt ist. Es verschränkt vielmehr in seiner Stufe die eine Natur der ihm zukommenden Eigengestalt; diese scheint, auf die beiden anderen bezogen, aus der unteren und oberen zusammengefügt zu sein, jedoch nicht in gleicher Weise, da nichts Zusammengesetztes aus völlig Gleichem zusammengesetzt sein kann. Bei diesen Eigengestalten entspricht die mittlere notwendigerweise mehr der einen von beiden, der oberen oder unteren, wie man es in den Büchern der Philosophen am Beispiel der Austern und Meermuscheln finden kann.“ (Kues u. a. 1989b, III, 1) Aus einer schon systematischen Sicht formuliert Cusanus also die Notwendigkeit einer klaren Zuordnung der Lebewesen in die natürliche Ordnung. Obwohl Cusanus also einen kontinuierlichen Übergang innerhalb der Ordnung denkt, muss er nicht nur einen, sondern unendlich viele Sprünge in dieser Ordnung behaupten: „Es steigt also keine Eigengestalt so weit herab, dass sie die unterste irgendeiner Gattung würde, weil sie in eine andere umgewandelt wird, bevor sie zur untersten gelangt. Das gilt gleichermaßen von der obersten, die in eine andere verwandelt wird, bevor sie diese würde.“ (Kues u. a. 1989b, III, 1) Hier überlappt der Diskurs mathematischer Unendlichkeit mit dem Diskurs über die (Dis-)kontinuität der Schöpfung. Auch der Mensch steht in der Kette der Lebewesen, wenngleich er zu einer höheren Stufe strebt: „Wenn in der Gattung der Lebewesen die menschliche Eigengestalt eine höhere Stufe innerhalb des Sinnlichen zu erreichen versucht, wird sie mit Gewalt in eine Verbindung mit der geistigen Natur hineingerissen; dennoch überwiegt der untere Teil, demgemäß sie als Lebewesen bezeichnet wird.“ (Kues u. a. 1989b, III, 1) Die ganze Ordnung der Lebewesen ist bei Cusanus nach mathematischen Vorbild angelegt. Eine eindeutige Zuordnung der Lebewesen wird möglich: „Aus diesem Grunde wird gefolgert, dass die Eigengestalten der geordnet fortschreitenden Zahl entsprechen, die notwendigerweise begrenzt ist, auf dass in der Verschiedenheit Ordnung, Harmonie und Verhältnisbezug herrsche, wie wir im ersten Buch gezeigt haben.“ (Kues u. a. 1989b, III, 1) Die Lebewesen sind die rationalen Zahlen der Natur.

Cusanus interessiert das Verhältnis von Verschränktem und Absolutem, weil es den verborgenen Zusammenhang der weltlichen Ordnung fundiert: „Das Verschränkte würde im Absoluten auf solche Weise bestehen, dass, wenn wir es als Gott begriffen, wir uns täuschten, da das Verschränkte die Natur nicht verändert; dass, wenn wir uns vorstellten, es sei ein Geschöpf, wir uns irrten, da die absolute Größe, die Gott ist, die Natur nicht verlässt; und dass, wenn wir es für eine

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

Zusammenfügung von beiden hielten, wir in die Irre gingen, da aus Gott und der Kreatur, dem Verschränkten und dem auf größte Weise Absoluten, eine Zusammenfügung unmöglich wäre.“ (Kues u. a. 1989b, III, 3) Für dieses Zentrum gelten gegensätzliche Zuschreibungen: Es ist dasjenige, was weder Geschöpf noch Gott genannt werden kann, obwohl wir ihm beides zuschreiben wollen. Diese Denkmöglichkeit ist entscheidend, weil von ihr aus die Möglichkeit der natürlichen Ordnung erst konfiguriert ist. Innerhalb dieser Ordnung denkt Cusanus vom Menschen her: „Die menschliche Natur aber ist jene, die über alle Werke Gottes erhöht und, nur ein wenig unter den Engeln, die geistige und sinnliche Natur einschließt und das Gesamt in sich zusammenzieht, weshalb sie von den Alten treffend als Mikrokosmos oder kleine Welt bezeichnet wurde. Daher ist sie jene, die, wenn sie zur Einheit mit der Größe erhöht sein würde, die Fülle aller Vollkommenheiten des Gesamt und des Einzelnen darstellte, und zwar so, dass in der Menschheit alles die höchste Stufe erreichte.“ (Kues u. a. 1989b, III, 3)

Im Verhältnis von Mensch und Menschheit wird nun verhandelt, was später für die Biologie das Verhältnis von Individuum und Spezies wird: „Die Menschheit existiert aber nur auf verschränkte Weise in diesem oder jenem. Daher wäre es nicht möglich, dass mehr als ein wahrer Mensch zur Vereinigung mit der Größe aufsteigen könnte. Und dieser wäre gewiss so Mensch, dass er Gott, und so Gott, dass er Mensch wäre, die Vollendung des Gesamt, in allem der Erste, in dem das Kleinste, das Größte und das Mittlere mit der der absoluten Größe vereinten Natur so koinzidierten, dass er die Vollendung aller wäre, und alles Verschränkte als solches, in ihm als in seiner Erfüllung ruhen würde.“ (Kues u. a. 1989b, III, 3) Als die Verwirklichung einer idealen Menschheit bzw. als idealen Menschen stellt Cusanus den Gottessohn vor und überbrückt damit Zeit und Zeitlosigkeit (wie die Seele bei Augustinus): „Die größte Möglichkeit aber ist nur in sich selbst begrenzt, denn nichts ist außer ihr und sie selbst ist unendlich. In keinem Geschöpf wird sie so begrenzt, dass sie nicht fähig wäre, zu jedem beliebigen Geschöpf ein besseres und vollkommeneres zu schaffen. [...] Dieser Zusammenhang darf aber nicht zeitlich betrachtet werden als ob Gott in der Zeit als das Erstgeborene dem Geschöpf vorhergegangen sei oder, das der erstgeborene Gottmensch hinsichtlich der Zeit der Welt vorangegangen sei; vielmehr steht er nach Natur und Ordnung der Vollkommenheit jenseits jeder Zeit, so wie jener bei Gott jenseits der Zeit und früher als alles war und erst nach vielen Umläufen in der Fülle der Zeit der Welt erschien.“ (Kues u. a. 1989b, III, 3) Durch die Verschränkung von Gott und Welt im Gottmensch und die behauptete Zeitlosigkeit der Geschöpflichkeit des Gottmenschen ist eine Zeitlosigkeit der Gattung selbst impliziert. Die irdische Zeugung ist daraus folgend nur ein Prozess, bei dem die göttliche Ordnung verwirklicht wird.

Das Verhältnis von Zeugung, Schöpfung und Zeit wird auch bei der cusanischen Auslegung der Genesis-Schrift behandelt und weiter ausgeführt. Bei Darwin begründet das Konzept der

2.4 Die genetische Entfaltung des Einen und die Verschränkung der Welt

Ähnlichkeit die Population als eine Gemeinschaft der Ähnlichen. Bei Cusanus ist Ähnlichkeit eingespannt in eine Dichotomie von Selbem und Anderem, die selbst nicht absolut ist, aber vom Absoluten kommt. Die Genese des Absoluten erzeugt den Unterschied von Selbem und Anderem. Ähnlichkeit ist nur als Zusammenfall von Selbem und Anderem denkbar und hat keine eigene Wirklichkeit: „Verähnlichung aber besagt eine gewisse Koinzidenz des Abstiegs des Selben zum Nicht-Selben und des Aufstiegs des Nicht-Selben zum Selben. Die Schöpfung oder Genesis kann also als die Verähnlichung der absoluten Seiendheit bezeichnet werden, da diese als das Selbe, durch Bewirkung des Selbigen das Nichts oder Nicht-Seiende zu sich ruft. Aus diesem Grund sagten die Heiligen, dass die Schöpfung Ähnlichkeit und Bild Gottes sei.“ (Kues u. a. 1989c, Kap. I) Die Ähnlichkeit bestimmt also tatsächlich das Verhältnis von Selbem und Anderem: „Alles, wie verschieden es auch immer sei, stimmt und klingt mit dem Selben zusammen, und dieser Zusammenklang ist die Verähnlichung.“ (Kues u. a. 1989c, Kap. I) Die spätere Transformation von der Ähnlichkeit zwischen Gott und Welt zur (Familien-)ähnlichkeit der Lebewesen zeigt beispielhaft, wie kosmotheologische Implikationen in die moderne Biologie eingehen konnten.

Interessanterweise spricht Cusanus in der Auslegung der Genesis-Schrift nicht vom Zusammenfall (Koinzidenz), sondern vom Zusammenklang. Diese terminologische Differenz korrespondiert mit dem Gleichnis, das Cusanus für die Genesis selbst wählt. Die Verwendung eines Gleichnisses bzw. Entwurfes von der Genesis ist gerade dadurch legitimiert, dass die Genesis ihrem Modus nach unsagbar ist: „Wenn diese alle auch in vielen Dingen verschiedener Ansicht zu sein scheinen, so beachte dennoch, dass diese Weisen im Wesentlichen miteinander übereinstimmen; auch wenn sie nicht alle meinen, dass der Modus der Genesis dort buchstäblich erzählt ist. Ihrer aller Betrachtung hinsichtlich der Art und Weise fasse ich gleichsam als verschiedene Entwürfe vom unsagbaren Modus auf, indem ich nichts anderes tue, als mich zu dem Selben selbst, das jeder in Verähnlichung darzustellen bemüht war, hinzuwenden und darin Ruhe zu finden.“ (Kues u. a. 1989c, Kap. II) Cusanus verbindet den „Modus der Genesis“ mit dem Lehr- und Lernverhältnis zwischen Meister und Schüler. Über den Vergleich spielt er auf das Verhältnis von Unsagbarem und Gesagtem an und stellt eine mystische Nähe zum Ursprung selbst her, die bei Hesiod noch durch die Musen gestiftet worden war: „Denn wenn der Meister lehrt, dann hören die entfernt Stehenden irgendeinen verworrenen Klang. Der Klang stellt also die Möglichkeit oder die nähere Materie der Stimme dar. Wenn darum aus dem Schweigen die Stimme ertönt, dann entsteht zuerst, gleichsam als Möglichkeit der Stimme, ein Klang, so dass diese Möglichkeit, der Klang, weder Schweigen noch gestaltete Stimme ist, sondern gestaltbare. Daraufhin entstehen aus dem verworrenen Klang die Elemente; dann die Verbindung der Elemente zu Silben, der Silben zu Worten und der Worte zur Rede. Und es steht fest, dass sich das geistige Wort in dieser Ordnung in der Verlautung des Schweigens stufenweise zum lautlichen Wort

2 *Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie*

erhebt, wenn auch der Unterschied zwischen früher und später vom Gehör nicht richtig erfasst wird.“ (Kues u. a. 1989c, Kap. IV) Die Genesis wird also im Sinne einer Komposition der Rede gedacht. Das Beispiel ist von Cusanus auch in Hinblick auf die Anfangsproblematik der Genesis gewählt, weil Cusanus mit der Ununterscheidbarkeit von früher und später spielt: Er drückt die Zeitlichkeit dieser Komposition mit einem Gleichnis aus, in dem die temporale Ordnung der Vorgänge bei der Entstehung der Stimme (das Früher und Später) für das Gehör nicht zugänglich ist. So verweisen letztlich zwei Gleichnisse aufeinander: der Schöpfungsbericht selbst und das Gleichnis von der Entstehung der Stimme. In beiden Fällen ist der Prozess selbst nicht vollständig aufgeklärt. Die Grenzen der Aufklärung werden durch die Motive von Unsagbarkeit und Unhörbarkeit abgesichert, die temporale Ordnung der Genese ist unentscheidbar; es bleibt ein nicht-aufgehender Rest.

Die Natur wird durch die cusanische Parallelisierung zu einem Zeichen des Göttlichen: „In dem vorgebrachten Beispiel sehe ich ganz deutlich, dass jede Natur der vernunfthaften Natur als deren Verähnlichung dient, so dass diese ein Zeichen des wahren und absoluten Grundes ist und dass so jedes Seiende durch ihre Vermittlung die Quelle seines Seins berührt.“ (Kues u. a. 1989c, Kap. IV) Die Welt wird zu einem (unlesbaren) Buch: „Mir scheint ein geschriebenes Buch, dessen Sprache und Schriftzeichen unbekannt sind – so als ob man einem Deutschen irgendein griechisches Buch Platons vorlegen würde, in dem Plato die Kräfte seines Geistes niedergelegt hat –, ein geeigneter Vergleich für die Welt zu sein. Wenn nämlich der Deutsche sich aufmerksam mit den Zeichen beschäftigt, dann könnte er aus der Verschiedenheit und Übereinstimmung der Buchstaben einige Elemente errathen und in verschiedenen Verbindungen die Laute erstellen, auf keinen Fall aber die Washeit im Ganzen oder im Teil erkennen, wenn sie ihm nicht enthüllt würde.“ (Kues u. a. 1989c, Kap. IV) Indem Cusanus die Schrift mit der Welt assoziiert, wird die Übersetzung und das Fehlen eines Übersetzungsschlüssels zum Gleichnis für das Verhältnis zwischen Gott und Welt. Auch hier fällt die Nähe der cusanischen Genesis zur Molekularbiologie auf. Die Entwicklung der kybernetischen und informationstheoretischen Metaphern greifen mit dem Motiv einer „Entschlüsselung“ vom „Buch des Lebens“ (Kay u. Roßler 2005) auf ein theologisches Motiv zurück. Wie auch an anderen Stellen, ist bei Cusanus durch die Wahl der Gleichnisse die Möglichkeit einer Erforschung der Welt als ein Lesen der Welt angelegt. Wie Cusanus die Genese der Welt im Modus der Lehre inszeniert, wird später die Erforschung der Genese der Welt im Modus des Lesens inszeniert. Was als (ironisches) Spiel mit theologischen Bildern gemeint ist, kann auch zur Etablierung einer neuen wissenschaftlichen Dogmatik beitragen. Sind die Forschenden wirklich frei von der Macht dieser Metaphern, wenn wir bedenken, wie tief diese historisch verankert sind?

Bei Cusanus gilt jede Abweichung von der ursprünglichen Schöpfung als monströs: „So also koinzidiert im absoluten Selben der Wesenssinn mit dem Willen, wie es in der Natur und dem

2.4 Die genetische Entfaltung des Einen und die Verschränkung der Welt

Wesenssinn der Harmonie dargestellt wird, so dass die Eigengestalten der Dinge solche sind, wie sie sind, weil sie nicht anders sein können. Wenn von ihnen abgewichen wird, dann entsteht ein Monstrum oder eine Dissonanz, und es kann die eigentümliche Eigengestalt nicht gebildet werden. Die Eigengestalt, die eine solche Verähnlichung des Selben ist, zu verlassen, bedeutet von der schönen Gestalt des Widerscheins des Selben, das in absoluter Weise die Quelle aller Schönheit und alles Guten ist, abweichen.“ (Kues u. a. 1989c, Kap. V) Eine Veränderlichkeit der Arten wird erst dann denkbar, wenn Abweichung ebenso wie Ähnlichkeit radikal umgedeutet worden sind. Bei Blumenbach wird die Ablenkbarkeit eines sog. Bildungstriebes beispielsweise zum Ausgangspunkt für die Veränderlichkeit der Geschöpfe und der Arten (siehe 3.2.1). Die cusanische Perspektive auf die natürliche Ordnung macht Abweichung und Ähnlichkeit zu Konzepten, welche die ewige Gegebenheit einer jeden Ordnung potentiell in Frage stellen können. Selbst in dieser Grenzziehung ist ihre Überwindbarkeit angelegt.

Das radikale Verhältnis von Gott und Welt zieht nicht nur eine ontologische, sondern auch eine methodologische Grenze: Cusanus' Grundmotiv der „docta ignorantia“ schiebt eine (mystische) Begrenztheit des Wissens zwischen Gott und Welt und schafft damit zugleich die Möglichkeit einer wissenschaftlichen Behandlung des mystischen Schleiers zwischen Gott und Welt, der nicht das Was, sondern das Wie der Schöpfung ins Zentrum des Interesses stellt. Die cusanische Behandlung (und Konstitution) der Grenzen des Wissens leitet schon einen protowissenschaftlichen (protobiologischen) Paradigmenwechsel ein. Cusanus steht weniger wirkungsgeschichtlich denn idealtypisch für einen Umbruch. Seine Dialektik von Wissen und Nichtwissen ist eng mit biologischen Fragen verbunden ist. Ohne einen Durchgang durch eine cusanische Phase ist eine Explikation der mytho-, kosmo- und theologischen Implikationen der Biologie nicht möglich. Wir werden später sehen, dass diese Dialektik der Grenze ein wiederkehrendes Phänomen der modernen Biologie ist und das cusanische Spiel mit der Grenze des Öfteren gespielt worden ist. Bei der Behandlung bestimmter Grenzen des Wissen sind immer wieder cusanische Phasen des wissenden Nichtwissens anzunehmen.

Die Hybridität des cusanischen Ansatzes zeigt sich darin, dass das cusanische Fragen die Grenzen des Wissens markiert und damit die „wissende Unwissenheit“ vorführt. Indem Cusanus Grenzen des Wissens benennt, sprengt er bereits das Unwissen über diese Grenzen. Cusanus umschreibt also eine Welt, die weder auf weltliche noch göttliche Weise, sondern durch den Verstand begrenzt ist. Während das Ziehen der Grenzen limitierend zu sein scheint, ermöglicht die Markierung der Grenze eine Entgrenzung; auch wenn diese nicht von Cusanus selbst ausgeführt wird. Für diese Betrachtung ist weniger interessant, mit welcher Intention Cusanus Grenzen gezogen und benannt hat, als, welche Bedeutung Grenzziehungen aus einer (nun schon wissenschaftlichen Perspektive) haben. Bei Cusanus ist die Begrenztheit im Zugang zu Gott noch

2 Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

maßgebend für den Umgang mit der Grenze. Fällt aber diese transzendente Instanz weg, ist ein neuer Umgang mit der Grenze notwendig. Dieser Umgang mit den Grenzen des Wissens, der nicht mehr auf Gott verweist, ist insofern modern, als eine Grenzöffnung möglich wird. Das cusanische Mantra („nemo intelligit“) verwandelt sich somit in der Renaissance zu einem Ansporn, Fragen zu stellen. Der Forschende wird zu jenem Nemo, der als wissend Nichtwissender neue Fragen stellen und über die Tradition hinausgehen kann. Erst dadurch wird es möglich, sich langsam vom Wissen zu lösen und zum Zweifel überzugehen. Das cusanische „nemo intelligit“ wandelt sich letztendlich zum cartesianischen „cogitans sum“.

Bei Cusanus ist vorweggenommen, in welchem Modus die moderne Biologie entstehen sollte: als fortgesetzte Grenzziehungs- und Entgrenzungs-Operation bezüglich der *scala naturae* selbst, dem Verhältnis zwischen Gott und Welt und dem Modus der Genesis. Die Symmetrie und Schwebelage der „docta ignorantia“ bei Cusanus kippt im Fortgang der Geschichte allmählich; so langsam, dass sie bis heute nicht ganz gekippt ist, und derart, dass der Kippprozess ein *Movens* für die Biologie werden sollte. Dieser Prozess selbst muss als ein offener und unendlicher gedacht werden, weil ein Ende (der Forschung) nicht abzusehen ist. Im Fortgang dieses Prozesses lässt sich die Idee der Explikation (Gottes) in unterschiedlichen Etappen, auf mehreren Beschreibungsebenen und in unterschiedlichen Varianten wiederfinden: als präformierte Evolution, als dynamische Präformation, als reine Epigenese, als gerichtete und ungerichtete (phylogenetische) Evolution, als Phylo- und Ontogenese, als die Phylogenese rekapitulierende Ontogenese und schließlich als Stammzellendifferenzierung, als Expression (der DNA) und epigenetische Evolution. Die Entstehung dieser Konzepte ist ohne die mytho-, kosmo- und theologischen Ursprünge nicht verständlich. Dabei spielen diese als vergessenes Erbe die Rolle einer verdrängten Vergangenheit der Biologie, die von Zeit zu Zeit hervorbricht und sich als inkomensurable Perspektiven auf biologische Sachverhalte manifestiert. Die Biologie ist nicht nur eine Wissenschaft vom Erbe, sondern hat als Wissenschaft ihr eigenes Erbe.

In der Übergangsphilosophie bei Cusanus zeigten sich eine Reihe von Übergangsproblemen. Die Abstraktionsleistungen der modernen Wissenschaften sind auch Versuche, von vorwissenschaftlichen Implikationen abzusehen. Doch vorwissenschaftliche Konzepte haben auch proto-wissenschaftlichen Charakter. In den cusanischen Überlegungen sind nicht nur physikalische Paradigmenwechsel angedeutet. Die cusanischen Überlegungen tauchen verwandelt auch in der Präformationslehre bei Leibniz (siehe 3.1.4) und der frühen Naturphilosophie Schellings (3.3) wieder auf. Bilder, Begriffe und Erklärungsstrategien schreiben sich in biologische Diskurse zu Epigenese und Evolution ein und sind seitdem nicht mehr aus der Biologie verschwunden. Mit der Entstehung des phylo- und ontogenetischen Denkens stellen sich Fragen zum Verhältnis von Gott, Genesis und Welt neu: als Fragen zum Verhältnis von Phylo- und Ontogenese. Die Spur der platonischen $\chi\omicron\rho\rho\alpha$ bricht mit Entstehung der Biologie nicht ab.

3 Evolution und Epigenese

Die italienische und englische Renaissance der Biologie fallen mit einer Wiederentdeckung der empirischen Beobachtungen des Aristoteles zusammen. Die Entwicklung des Hühnereies wird nun mit technischen Hilfsmitteln beobachtet und bebildert. Das schafft eine neue Form der Dokumentation, auch wenn vermutet wird, dass schon Aristoteles einen (verschollenen) Bildband zu entwicklungsbiologischen Beobachtungen unter dem Titel „Anatomai“ erstellt hatte (Aristoteles u. Gohlke 1959, Einl., S.9). Die großen wissenschaftlichen Umbrüche des 15. bis 17. Jahrhunderts lagen aber nicht im Gegenstandsbereich von Zoologie, Botanik oder Embryologie, sondern in der Physik. Dort werden antike und mittelalterliche Kosmologien gleichermaßen relativiert, mathematisiert und abstrahiert. Die (noch nicht unter diesem Namen firmierenden) biologischen Disziplinen blieben dem gegenüber stärker mit antiken und mittelalterlichen Mytho-, Kosmo- und Theologien verbunden. Deren Implikationen wirken im Streit zwischen Epigenese- und Präformationslehre fort.

Die Knackpunkte philosophischer Systeme sind bei Descartes, Leibniz, Kant und anderen Philosophen mit protobiologischen Problemen verknüpft und prägen zugleich neue Zugänge zum Leben. Dieses systematische Scheitern nicht nur der antiken und mittelalterlichen, sondern auch der modernen Naturphilosophie an Vielfalt, Veränderlichkeit und Entwicklung der Lebensformen verdient eine ausführliche historische Rekonstruktion. Ausgehend von philosophisch-theologischen Diskursen und mathematisch-physikalischen Neuerungen entstanden in der Moderne eine Reihe von einflussreichen philosophischen Systemen. Die Beobachtung der lebenden Natur wurde lange aus dem Blickwinkel dieser neuen Systeme versucht und war für die Entstehung der Biologie das retardierende Moment. Das Leben blieb für Theologie, Physik und Philosophie inkommensurabel, weil diese mit Schlüsseigenschaften der Lebewesen nicht adäquat umgehen konnten. Diese Widerständigkeit des Lebens ist auch für die Theoriebildung der Biologie selbst zu einem bis in die Gegenwart andauernden Thema geworden.

Die nachgeordnete Behandlung biologischer Fragestellungen in den philosophischen (und erst recht theologischen) Diskursen hielt bis weit in die Moderne an. Die verspätete Entstehung der Biologie als Wissenschaft erklärt sich damit, dass Fragen der Embryologie mit mytho-, kosmo- und theologischen Implikationen verknüpft blieben. Die Entstehung einer modernen empirischen Biologie fällt methodisch zwar in die Zeit der Aufklärung, wo insbesondere die Mikro-

3 Evolution und Epigenese

skopie und das (durch Forschungsreisen auch weltweit) systematische Beobachten und Sammeln der natürlichen Vielfalt wichtige Grundlagen legten. Als Ort eigenständiger Theoriebildung aber wird die Biologie erst im Übergang vom 18. ins 19. Jahrhundert sichtbar. Das lässt sich an einer scharfen Bemerkung Wolffs zu Descartes ablesen: „Indessen ist Cartesius wirklich der einzige, der [die Generation der Lebewesen] erklärt und zwar falsch erklärt hat. Die anderen alle haben gar nicht erklärt.“ (Wolff 1764, S. 6 f.)

Aus Sicht einer biologischen Geschichtsschreibung ist die übliche Epocheneinteilung der europäischen Geschichte wenig aussagekräftig. Die Übergänge von der Antike zum Mittelalter und vom Mittelalter zur Neuzeit markieren durchaus Brüche; die Kontinuitäten sind aber kaum zu unterschätzen (siehe 2.3 und 2.4). Die Entstehung der Biologie als autonome Wissenschaft beginnt erst im Übergang vom 18. zum 19. Jahrhundert. Begrifflich bezog sich die „Biologie“ zu Beginn auf Anatomie, Physiologie und Embryologie (Junker, S. 8) und entstand in einem philosophischen Kontext: Lamarcks berühmtestes Werk war eine „zoologische Philosophie“, Treviranus („Biologie, oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte“) und Burdach waren Naturphilosophen mit einer Nähe zu Schelling (Bach u. Breidbach 2005). Erst im Laufe des 19. Jahrhunderts setzte sich ein alle Lebensphänomene umfassendes Verständnis der Biologie durch. Die politische Um- und Aufbruchsstimmung der französischen Revolution schlägt sich in der Formulierung neuer naturphilosophischer Programme (wie bei Schelling) und naturwissenschaftlicher Gegenstandsbereiche (wie bei Treviranus) nieder: „Unsere Absicht ist, einen neuen Versuch der Art zu wagen, wobei wir keine Rücksicht auf die Anwendungen nehmen werden, die sich von den Resultaten unserer Untersuchungen in irgend einer Kunst oder andern Wissenschaft machen lassen. Die Gegenstände unserer Nachforschungen werden die verschiedenen Formen und Erscheinungen des Lebens sein, die Bedingungen und Gesetze, unter welchen dieser Zustand statt findet, und die Ursachen, wodurch derselbe bewirkt wird. Die Wissenschaft, die sich mit diesen Gegenständen beschäftigt, werden wir mit dem Namen der Biologie oder Lebenslehre bezeichnen.“ (Treviranus 1802, S. 4)

Die Erfindung der Biologie bedeutet eine wissenschaftliche Hinwendung zu Vielfalt *und* Verwandtschaft allen Lebens. Während die Vielfalt zuvor das Projekt aufklärerischer, enzyklopädischer und imperialer Programme war, treten nun eine eigenständige, selbstbewusste Theoriebildung und die experimentelle Hinwendung zu den Lebenserscheinungen gemeinsam auf. Weder scheut der Mediziner Treviranus die Philosophie noch der Philosoph Schelling die neuesten empirischen Erkenntnisse. Die bisherigen Disziplinen sollen unter einer neuen, gemeinsamen Perspektive betrachtet werden: „Was waren Zoologie und Botanik bisher, als trockne Namenregister, vermischt mit unzusammenhängenden Erfahrungen, und geordnet nach Systemen, die nicht, wie es sein sollte, zum Mittel, sondern zum Zweck gemacht wurden? [...] Die Beobachtungen über die Lebensweise der Tiere und Pflanzen, die bisher in der Naturgeschichte ohne

Zusammenhang umher lagen, erhalten dann ihre gehörige Stelle und vereinigen sich zu einem Ganzen, worin der Geist Einheit und Harmonie erblickt.“ (Treviranus 1802, S. 7 f.)

Weiterhin wird die Entwicklung des Besonderen zum Vorbild für ein Verständnis des Lebens im Allgemeinen. Dies drückte sich etwa bei Darwin aus, als er das Bild eines einzelnen Lebewesen (des gewachsenen Baums) als Topos für die gemeinsame Geschichte aller Arten verwendet; eine radikale Umkehr. Es war nur eine Frage der Zeit, bis die Beobachtung der Unterschiedlichkeit der Lebewesen einer Art auch Fragen zur Entstehung dieser Unterschiede aufwirft. Ausgehend von dem Entwicklungsdenken der frühen Biologen lassen sich diese Unterschiede als entstandene Unterschiede verstehen. Dabei wird eine Trennung phylo- und ontogenetischer Unterschiede zunächst nicht thematisch, auch wenn sich eine zunehmende Differenzierung zwischen Naturgeschichte und Embryologie vollzieht. Die gemeinsame Wurzel dieser beiden Typen von Entwicklung ist eine dynamisch verstandene Epigenese. Erst eine postrevolutionäre Neuinterpretation der Epigenese bei Lamarck macht die Unterscheidung von Onto- und Phylogenese notwendig (siehe 4.1).

Die Entwicklung des Hühnereis wurde seit Harvey genauer beschrieben als bei Aristoteles. Erst die Verbindung von epigenetischer und historischer Perspektive auf die Natur lässt diese neuen Beobachtungen paradigmatisch für eine neue Weltanschauung werden. Gerade im deutschsprachigen Raum fällt auf, wie einflussreich und vielfältig im ersten Drittel des 19. Jahrhunderts versucht wurde, „Entwicklung“ (und die damit begrifflich verwandte „Bildung“) als das grundsätzliche Lebens- oder gar Weltprinzip zu verstehen. Die hier nur angedeuteten Entwicklungen blieben bis ins 19. Jahrhundert prägend und legten Grundlagen, bis mit Darwins Schriften die Biologie zu einer ersten Reife gelangte.

3.1 Präformation, Temporalisation und Epigenese in der Protobiologie

Die Biologie ist eine späte Wissenschaft, die sich dem Phänomen des Späten selbst zugewandt hat: Die Entdeckung von Epigenese und Metamorphose macht die temporale Ordnung biologischer Prozesse zum Thema. Die Geburt der Biologie aus embryologischen Diskursen ist in diesem größeren Zusammenhang zu sehen und erbt insofern den problematischen Zusammenhang von Epigenese und Naturgeschichte. Im Streit zwischen Präformations- und Epigeneselehre bleiben Implikationen der Theo- und Kosmologie wirksam und werden nur allmählich und nicht in jeder Hinsicht durch physikalistische Theorien ersetzt. Die Entwicklung von Harvey bis Wolff lässt sich nicht als lineare Entwicklung beschreiben, sondern belegt eine sehr langsame Emanzipation protobiologischer Fragen aus den prägenden theologischen und wissenschaftlichen Diskursen vom 16. bis 18. Jahrhundert. Selbst die Temporalisation der natürlichen Skala und die Entwicklung der Mikroskopie können diese Entwicklung nicht so stark beschleunigen wie heute zunächst vermutet werden könnte. Das Vor und Zurück der Protobiologie soll im Folgenden exemplarisch gezeigt werden.

3.1.1 William Harvey: Epigenese vs. Metamorphose

William Harvey (1578-1657) gehört zu denen, die eine Renaissance der Embryologie eingeleitet haben, und ist einer der Wegbereiter der modernen empirischen Biologie. Seine beiden großen Beiträge waren die Untersuchungen zum Blutkreislauf (1628) und seine Arbeit zur „Generation“ (Zeugung) der Tiere (1651). Seine Arbeit gibt ein lehrreiches Beispiel für die Rezeption des antiken embryologischen Wissens (vor allem Aristoteles' und von Galens) und die empirische Prüfung dieses wiederentdeckten Wissens. Sein Lehrer Girolama Fabricio (Fabricius) stammte aus einer Gruppe von Anatomen des 16. Jahrhundert. Darüber hinaus bezieht sich Harvey aber auch auf andere frühe Anatomen wie Ulysses Aldrovandus und Volcherus Coiter. Die empirische Renaissance mit der Embryologie führte zunächst dazu, dass die anatomischen Ansichten teils hinter den Wissensstand der aristotelischen Embryologie zurückfielen. Diese Entwicklung stellte jedoch einen Gewinn dar, weil zum ersten Mal seit langer Zeit überhaupt eine Prüfung des tradierten Wissens im Mittelpunkt stand (Needham 1931, S. 110 ff.). Diese Versuche führten zu teilweise erstaunlichen Vorstellungen über die Zeugung und Entwicklung, die beispielsweise bei Jacob Rueff als eine allmähliche, stufenweise Entstehung des menschlichen Fötus dargestellt wurde: In einer amorphen Masse bildet sich zunächst der Blutkreislauf und erst danach entstehen weitere Strukturen wie Knochen, Muskeln und Fleisch (Needham 1931, S. 120 f.). Die Darstellungen der Entstehung des menschlichen Embryos waren an die Entwicklung des Hüh-

3.1 Präformation, Temporalisation und Epigenese in der Protobiologie

neris angelehnt und folgten oft noch aristotelischen Annahmen (wie der embryogenetischen Gerinnung von Samen und Blut im Uterus). Fabricius hat bereits im Tages-Abstand Hühnereier geöffnet, die Entwicklung rekonstruiert und ausführlich bebildert (Needham 1931, S. 115 f.). Harveys Untersuchungen beziehen sich bereits auf eine (wenn auch junge) Tradition der anatomischen Untersuchungen und eine Reihe von Schriften, die sich mit der „Generation“ der Tiere bzw. der Formbildung des menschlichen Fötus beschäftigen. Die Renaissance hat ein neues Forschungsfeld eröffnet, in dem das antike Wissen durch Beobachtung und Bebilderung aktualisiert und überprüft wurde.

Für Harveys Untersuchungen stellen Fabricius und Aristoteles zwar die zwei wichtigsten Autoritäten dar, er geht aber in vielen Punkten über den antiken und den frühneuzeitlichen Lehrer hinaus. Harvey geht bspw. schon von der Entstehung aller Lebewesen aus dem Ei aus: „We, however, maintain [...] that all animals whatsoever, even the viviparous, and man himself not excepted, are produced by ova.; that the first conception, from which the foetus proceeds in all, is an ovum of one description or another, as well as the seeds of all kinds of plants.“ (Harvey u. Willis 1847, S. 170) Bezüglich der Entwicklung ist Harvey gleichwohl bemüht, Aristoteles als seinen Vorläufer darzustellen und alternative Thesen zur Entwicklung mit antiken Vorläufern des Aristoteles zu parallelisieren: „It is a common mistake with those who pursue philosophical studies in these times, to seek for the cause of diversity of parts in diversity of the matter whence they arise. [...] Nor do they err less who, with Democritus, compose all things of atoms; or with Empedocles, of elements. As if generation were nothing more than a separation, or aggregation, or disposition of things. It is not indeed to be denied, that when one thing is to be produced from another, all these are necessary, but generation itself is different from them all. I find Aristotle to be of this opinion.“ (Harvey u. Willis 1847, S. 206 f.) Die aristotelische Embryologie ist *die* antike Referenz. Diese erlebt bei Harvey eine kritische Renaissance, während Newtons Werk eine Generation später die Grundlagen der aristotelischen Physik widerlegt.

Harvey greift auch auf den Seelenbegriff Aristoteles' zurück und interpretiert dessen Seelen als Lebensprinzip: „The egg ist not the product of the uterus, but of the vital principle.“ (Harvey u. Willis 1847, 279) Dieses Prinzip aber wirkt nicht für sich, denn das Ei kann ohne die Henne nicht geformt und ohne den Hahn nicht befruchtet werden. Bezüglich des antiken „Henne-Ei“-Problems hält Harvey fest: „Thus the cock and the hen exist for the sake of the egg, and the egg, in the same way, is their antecedent cause; it were therefore reasonable to ask, with Plutarch, which of these was the prior, the egg or the fowl? Now the fowl is prior by nature, but the egg is prior by time; for that which is the more excellent is naturally first; but that from which a certain thing is produced must be reputed first in respect of time. Or we may say: this egg is older than that fowl (the fowl having been produced form it); and, on the contrary, this fowl existed before that egg (which she has laid).“ (Harvey u. Willis 1847, S. 285) Die kontinuierliche „Revolution“

3 Evolution und Epigenese

von Vogel und Ei begründet somit die Unsterblichkeit der Art, während dasjenige, was diese Revolution selbst begründet, beiden gemeinsam, das Lebensprinzip ist. Hier verweist Harvey auch auf die aristotelische Analogie: die Revolution der Sterne.

Erst gegen Ende seiner (sowohl empirisch wie theoretisch sehr ausführlichen) Untersuchungen kommt Harvey zu den prinzipiellen Fragen bezüglich der Art und Weise, wie das Küken aus dem Material des Eies geformt wird (Harvey u. Willis 1847, S. 333-340). Hier werden zwei Lesarten der Form- Entstehung diskutiert, die Entwicklung durch Metamorphose und die Entwicklung durch Epigenese: „We have seen that one thing is made out of another (tanquam ex materia) in two ways [...] One of these ways, viz., when the object is made out of something pre-existing, is exemplified by the formation of a bed out of wood, or a statue from stone; in which case, the whole material of the future piece of work has already been in existence, before it is finished into form, or any part of the work is yet begun; the second method is, when the material is both made and brought into form at the same time. [...] Lastly, in generation by metamorphosis the whole is distributed and separated *into* parts; but in that by epigenesis the whole is put together *out of* parts in a certain order, and constituted *from* them.“(Harvey u. Willis 1847, S. 336) Epigenese und Metamorphose unterscheiden sich also hinsichtlich des Verhältnisses von Teilen und Ganzem während der Generation. Harveys Unterscheidung dient zugleich der Abgrenzung gegenüber Fabricius: „Wherefore Fabricius was in error when he looked for the material of the chick [...], as if the chick were created by metamorphosis, or a transformation of the material in mass; and if all, or at least principal parts of the body sprang from the same material, and, to use his own words, were incorporated simultaneously.“(Harvey u. Willis 1847, S. 336) Für Harvey ist also vor allem relevant, ob und welche materiellen Voraussetzungen für die Entwicklung qua Epigenese oder qua Metamorphose zur Verfügung stehen. In beiden Fällen handelt es sich aber um Prozesse der Formbildung aus Materie. Der entscheidende Unterschied ist, ob die Entstehung der verwendeten Materie vor oder während der Entstehung der Form stattfindet.

Der frühmoderne (Wieder-)einstieg in die Erforschung der „Generation“ der Tiere ist aufgrund des direkten Bezugs auf Aristoteles sowie die Renaissance-Forschung noch vergleichsweise unbelastet. Eine Opposition von Präformation (Evolution) und Epigenese ist bei Harvey noch nicht von Belang und theologische Implikationen betreffen bei Harvey nicht die Unterscheidung der beiden Formbildungsprozesse selbst. Weiterhin verdient Aufmerksamkeit, dass der Epigenese-Begriff nicht (wie oft behauptet) bei Aristoteles, sondern bei Harvey entstanden und lediglich in traditionalistischer Weise durch griechische Begriffe ausgedrückt wird. Nicht nur die Begriffe, sondern auch die Unterscheidung der beiden Typen von Entwicklung deckt sich jedoch nicht mit der aristotelischen Unterscheidung, sondern zielt weit mehr auf die Abgrenzung gegenüber Fabricius.

3.1.2 **Descartes und Gassendi: mechanistische und atomistische Entwicklung**

Während die Generations-Lehre bei Harvey noch als eine Renaissance der aristotelischen erscheint, formiert sich etwa eine Generation später eine französische Untersuchung der Generation der Tiere mit anti-aristotelischer Ausrichtung. Needham hat eine atomistische Embryologie Gassendis und eine mechanistische Embryologie Descartes' identifiziert (Needham 1931, S. 156 ff.): Gassendi lehnt die aristotelische Lehre grundsätzlich ab und geht von einer atomistischen Präformation aus: Alle Keime sind zu Beginn der Schöpfung entstanden. Descartes hingegen greift auf eine Parallelisierung mit der Erdentstehung zurück und weist eine internalistische Erklärung dieser allmählichen Entwicklung zurück: Bei Descartes bleibt Gott der externe Grund für die mechanistische Entstehung der Erde und der Tiere. Ein psychisches Prinzip wird strikt abgelehnt. Die Zurückweisung einer internen Verursachung der Entwicklung oder eines der Entwicklung inhärenten Prinzips lässt die Entwicklung als das Produkt eines extern verursachten Prozesses ansehen. Aufgrund der grundsätzlichen Vermeidung finalistischer Begründungsstrategien muss Descartes eine Reihe von mechanistisch-geometrischen Zusatz-Erklärungen heranziehen, um konsistent bleiben zu können. Vermutlich waren gerade die konzeptionellen Schwierigkeiten einer solchen mechanistischen Epigenese dafür verantwortlich, dass die Pioniere der mikroskopischen Revolution zu einer (ebenfalls) mechanistischen Präformationslehre neigten. Insgesamt lässt sich festhalten, dass die mechanistische Abkehr von der aristotelischen Tradition zu einer weniger empirisch motivierten Theoriebildung führte. Die Rezeption der embryologischen Literatur der Renaissance (einschließlich Harveys) scheint abzureißen und der Forschungsgegenstand der „Generation“ der Tiere (und des Menschen) gerät mehr als zuvor ins Fahrwasser theologischer und philosophischer Debatten.

3.1.3 **Die Präformationslehren der mikroskopischen Pioniere**

Einige bedeutsame Vertreter der Präformationslehre waren Pioniere der Mikroskopie. Die revolutionäre Eröffnung des mikrobiologischen Kosmos für die Beobachtung führte zu einem Wechsel in der Theoriebildung der Embryologie. Nicht die Gewinnung des Beobachtungswissens, sondern dessen theoretische Einbettung in der Präformationslehre stellt einen unerhörten wissenschaftshistorischen Vorgang dar: Eine technisch ermöglichte Expansion des Untersuchungsobjektes führt zur Stärkung einer ihrem Ursprung nach mittelalterlichen Theoriebildung und verdrängt die ihrem Ursprung nach antike Theoriebildung. Erklärend für diese paradoxe Entwicklung könnten wir den barocken Zeitgeist anführen, der sich unter anderem in der Verbindung von Einschachtelungs- (Involutions-) und Präformationslehren ausdrückt. Darüber hinaus führte der mechanistische Zeitgeist Ende des 16. Jahrhunderts in Physik, Chemie, Anatomie und Philosophie (ob cartesianischer oder anti-cartesianischer Prägung) dazu, dass auch Lebensphänomene

3 Evolution und Epigenese

mechanistisch erklärt wurden. Die noch aristotelisch geprägte Theoriebildung Harveys (sowohl bezüglich des Blutkreislaufes als auch der Entstehung und Entwicklung der Lebewesen) erschien somit als Ausdruck eines überkommenen Paradigmas. Der Erfolg der Präformationslehre zeigt aber auch, dass die Annahme, eine technische Neuerung bringe per se Fortschritt, eine Frage des betrachteten Zeitraumes ist. Zumindest in der Pionierphase der mikroskopischen Revolution war technischer und empirischer Fortschritt paradoxerweise mit einem reduktionistisch *und* theologisch motivierten Forschungsprogramm verbunden. Dieses mahnende Beispiel veranschaulicht, wie sehr wir Forschungsprozesse auch über Zeiträume von Jahrzehnten als Suchprozesse ansehen müssen. Technisch-empirischer Fortschritt fördert zwar neues Wissen und neue Hypothesen zu Tage, muss aber in der Retrospektive keinen theoretischen Fortschritt gebracht haben. Es bleibt zu klären, inwiefern diese konzeptuellen Umwege Ausläufer mytho-, kosmo- und theologischer Bezüge, inwiefern Vorläufer genetischer Präformationslehren waren. Der Aufschwung der Präformationslehre zeigt, dass theoretisch motivierte Erwartungen an das Untersuchungsobjekt zu (abstrus) falschen Beobachtungen führen konnte. Zumindest in dieser Hinsicht war das mechanistische Forschungsprogramm nicht rein empirisch geleitet. Für dieses gilt wie für alle anderen Epochen auch ein Trend zur Bestätigung theoretischer Vorannahmen durch eine bisweilen kontrafaktische Empirie.

Das Vorstellungsvermögen und die zu geringe Auflösung der Mikroskope reichten aus, dass ein Pionier der Mikroskopie die Miniatur eines Neugeborenen im Samen(-tierchen) vermutete (Needham 1959, S. 200): Nicolas Hartsoeker zeichnete im Kopf des sog. Animaculum einen eingefalteten Homunkulus. Im Allgemeinen fand der Ovismus im 17. Jahrhundert die größere Zustimmung (Needham 1959, S. 199 ff.): Der eingefaltete Mensch wurde in der Eizelle vermutet und der aristotelischen Leugnung der physiologischen Mutterschaft so ein Ende bereitet. Auch bei den Ovisten ist zwischen verschiedenen Spielarten des Präformationismus zu unterscheiden. Während einige glaubten, dass die Entwicklung des Lebewesen in der Eizelle ein reines Größenwachstum darstellte, gingen gerade die stärker theologisch geprägten Präformationslehren so weit, sich eine (unendliche) Einschachtelung (Involution) vorzustellen, die eine genealogische Verbindung von der Gegenwart bis zur Schöpfung garantierte. Eine besonders differenzierte Variante der Präformationslehre findet sich bei Leibniz. Ausgerechnet im Rationalismus spitzt sich die kosmotheologische Aufladung der Zeugungslehre noch einmal deutlich zu und bleibt wenigstens bis Kant und Schelling wirksam.

3.1.4 Leibniz' Denken zwischen Präformation und Temporalisation

Leibniz hat für eine Genealogie der Epigenetik zwei verschiedene Bedeutungen: zum einen als Vertreter eines Präformationismus, den Needham als Ausdruck einer „spekulativen Embryolo-

3.1 Präformation, Temporalisation und Epigenese in der Protobiologie

gie“ mit kabbalistischen Einflüssen bezeichnet hat (Needham 1959, S. 80); zum anderen als Vertreter einer rationalistisch begründeten „scala naturae“ des 17. Jahrhunderts (Lovejoy 1964). Leibniz spielte also für das Konzept der Naturgeschichte eine progressive, für ein Verständnis der Embryologie eine regressive Rolle. Seine Ablehnung der Epigenese war vielfältig motiviert. In der Idee einer mechanistischen Epigenese kamen mehrere Ideen zusammen, die Leibniz ablehnte: Diese war ohne theologische Bezüge, brachte seine Monadenlehre in Not und war mit seinen eigenen Überzeugungen zur Naturgeschichte nicht vereinbar.

Lovejoy (1964, S. 144 ff.) hat für die „scala naturae“ bei Leibniz die große Relevanz und Interdependenz der drei wesentlichen Konzepte von Vielfalt, Kontinuität und linearer Abstufung herausgestellt. Die Glieder in der linearen Kette der Lebewesen sind selbst als erste, irreduzible und einfache Elemente (Monaden) der wirklichen und der ideellen Welt konzipiert. Das Universum ist das Produkt des Zusammenwirkens dieser harmonisch prästabilisierten Monaden. Zwischen zwei Gliedern in dieser Stufenfolge gibt es kein weiteres mögliches Glied; die Kette ist perfekt und wohlgeordnet. Da Leibniz die Differenzen zwischen den Gliedern der Kette für infinitesimal hielt, sind die Grenzen zwischen Arten und Gattungen bei Leibniz fließend geworden. Eine empirische Lücke in diesem Kontinuum evoziert die Annahme eines Zwischengliedes, das noch zu entdecken ist: auch zwischen Pflanzen und Tieren. Und wenn sich diese nicht finden lassen, leben sie womöglich auf anderen Planeten oder haben früher einmal auf der Erde gelebt, sind also ausgestorben. Die Verteidigung seiner kosmo- und theologischen Auffassungen hat Leibniz in Verbindung mit seinen (neo-)platonischen Anleihen erstaunlich weit in Richtung einer evolutionären Weltanschauung gebracht (Lovejoy 1964, S. 144 ff.). Was diese evolutionäre Weltanschauung von späteren Epochen unterscheidet, sind vor allem die Unveränderlichkeit und Perfektion dieser temporalisierten göttlichen Ordnung. Es kann keinen Wettstreit zwischen den Lebewesen geben, weil es überhaupt keinen Widerstreit in der kosmischen Ordnung gibt. Weder die Umwelt noch die Entwicklung tragen zur Entstehung dieser Ordnung bei.

Die Monaden stellen bei Leibniz selbst die letzten zureichenden Gründe dar. Die Existenz dieser ursprünglichen Elemente des Universums ist direkt auf die göttliche Schöpfung zurückzuführen. In diese metaphysische Fundierung der „scala naturae“ fügt sich die Präformationslehre bei Leibniz. Als er 1710 in seiner Theodizee-Schrift schrieb, dass „der Mechanismus zur Herstellung der organischen Körper der Tiere genüge, ohne noch besonderer bildender Kräfte zu bedürfen, sofern man zu ihnen die schon ganz organische Vorausgestaltung in dem Samen der entstehenden Körper hinzunehme, welcher in den Körpern, aus denen sie entstehen, bis hinauf zu dem ersten Samen enthalten ist“ (Leibniz u. von Kirchmann 1879, S. 20). Bei Leibniz bekommt die rationalistische Ablehnung formbildender Kräfte eine theologische Dimension, weil die Präformation die innere und die zeitliche Kontinuität der „scala naturae“ bis zum Anbeginn der Schöpfung garantiert. Angesichts der weiteren rationalistischen Ansichten bei Leibniz

3 Evolution und Epigenese

und seiner Akzeptanz einer Naturgeschichte musste seine Präformationslehre die Harmonie zwischen atemporaler und temporaler Ordnung retten. In gewisser Weise ist die zwischen den Zeiten zerrissene Seele, die wir bei Augustinus kennengelernt haben, bei Leibniz einem Panpsychismus (der Monaden) gewichen, dessen präformierte Ordnung selbst droht, zwischen den Zeiten zerrissen zu werden. Leibniz geht schließlich so weit, dass eine mögliche Imperfektion darauf hindeutet, dass die unerschöpflich zeugende Wirkung der (göttlichen) Kontinuität erst im Laufe der Zeit zu einem perfekten Zustand des Universums voranschreitet (Lovejoy 1964, S. 256 f.). Leibniz nimmt eine Extension der kontinuierlichen Schöpfung vor. Im erweiternden Fortschrittsgedanken hören wir die unverkennbaren Klänge einer teleologischen Evolutionstheorie, in welcher die Verbindung zu einer atemporalen Ordnung der Schöpfung noch gewahrt bleibt. Selbst die Möglichkeit einer „Transcreation“ wird möglich: die allmähliche Entwicklung der Seelen von Leben zu Leben. Embryologie und Kosmologie sind laut Lovejoy bei Leibniz verflochten: „Phylogenetic advance was for him, in consequence of his preformationist embryology, always the manifestation of ontogenetic advance; and any observable fact which pointed to the probability of the one pointed also to the probability of the other.“ (Lovejoy 1964, S. 259) Da Leibniz von Phylo- und Ontogenese noch nicht gesprochen hat, greift Lovejoys Einschätzung zu weit auf diese später entstandene Unterscheidungen vor. Doch es ist richtig, dass die Präformationstheorie die alte Verbindung von Kosmo- und Embryologie wieder verstärkte.

Vom Mechanisten Descartes bis zum Rationalisten Leibniz hat sich also eine externalistisch begründete Epigenese-Theorie zu einer internalistisch begründeten Präformationslehre gewandelt. Ähnlich wie die Anatomen und Physiologen selbst, die erstmals Muskelfaser, Spermien und Blut unter die Lupe nehmen können, antwortet auch Leibniz auf die langsam sichtbar werdenden Strukturen im mikro-skopischen Bereich mit einer eigenen, kosmo-theologisch aufgeladenen Präformationslehre: Alle organischen Strukturen sind in den Samentierchen oder den Eizellen schon vorgebildet. In seiner Monadologie werden Zeugung und Tod zu theoretischen Grenzfällen, in denen die Verbindung von Körper und Seele idealiter unterbrochen wäre, die realiter aber nicht eintritt: „Eben dieses verursacht auch, dass niemals eine völlige Generation, noch ein vollkommener Tod, wann beides genau genommen wird, in der Natur vorgehen könne. Und dasjenige was wir die Zeugung zu nennen pflegen, ist nichts anders als eine Evolution und ein Wachstum; gleichwie hingegen dasjenige, welches man den Tod heißt, eine gewisse Art der Involution und der Abnahme oder Verminderung ist.“ (Leibniz u. Köhler 1720, § 73) Wo es bei Leibniz im Original „développements“ und „enveloppements“ heißt, wurde in Köhlers Übersetzung von 1720 „Evolution“ und „Involution“. Es ist nicht bekannt, ob Leibniz sich auf die cusanischen Begriffe „explicatio“ und „implicatio“ bzw. „evolutio“ und „involutio“ bezogen hat; die konzeptuelle Nähe lässt diese Vermutung aber zu. Leibniz hat in seiner Generationslehre der Lebewesen also kosmo- und theologische Termini eingebunden und verändert.

3.1 Präformation, Temporalisation und Epigenese in der Protobiologie

In Auseinandersetzung mit Pierre Bayle, einem französischen Aufklärer und Atheisten, verbindet Leibniz seine Verteidigung von Präformations- und Involutionstheorie mit der Lehre von der prästabilisierten Harmonie. In seiner Vorrede zur Theodizee nimmt er zur „Erklärung dieser wunderbaren Bildung der Geschöpfe eine im Voraus angeordnete Harmonie“ an, die er schon „zur Erklärung eines andern Wunders, nämlich des Verkehrs der Seele mit dem Körper bedient hatte“ (Leibniz u. von Kirchmann 1879, S. 20). Während sich Leibniz im Disput mit Newton dafür einsetzte, dass überall im Irdischen eine rational verständliche Naturgesetzmäßigkeit waltet, verteidigt er im Disput mit Bayle seine Lehre von einer göttlich eingerichteten Harmonie von Leib und Seele. Die zukünftige Verbesserung der Mikroskopie fürchtet Leibniz nicht, vielmehr vertraut er darauf, dass die Anatomie ihm Recht geben wird: „Es gibt kein Chaos in dem Innern der Dinge und der Organismus ist überall in dem Stoffe, dessen Einrichtung von Gott ausgeht; dies wird sich hier um so mehr zeigen, je größere Fortschritte man in der Anatomie machen wird und man würde sie immer weiter erkennen, selbst, wenn man bis zu dem Unendlichen fortschreiten könnte, wie die Natur dies tut und wenn man die weitere Teilung in unserm Erkennen so fortsetzen könnte, wie die Natur sie in Wirklichkeit fortgesetzt hat.“ (Leibniz u. von Kirchmann 1879, S. 20) Die Abweichung von der göttlichen Präformation weckt bei Leibniz chaotische Vorstellungen. Für den Rationalisten Leibniz ist diese Chaos nicht nur ungeordnet, sondern explanatorisch ausgeschlossen. Weiterhin wendet sich Leibniz gegen zusätzliche mechanistische Erklärungen zur Entstehung der Lebewesen wie dies Bayle getan hatte. Leibniz behauptet eine wohl geordnete, präformierte Organisation im Inneren der Samentierchen. Die indirekten Gegner Leibniz' sind also sowohl die früheren materialistischen Versuche, die Epigenese zu erklären (wie bei Descartes), als auch die an das aristotelische Formprinzip angelehnten Epigenese-Theorien. Dass sich dabei Leibniz zu einer universellen Vorstellung von Präformation entscheidet, ist auch das Ergebnis eines systematischen Zwangs.

Leibniz' kosmo- und theologisch motivierter Kompromiss macht augenscheinlich, dass theoretische Synthesebemühungen ebenso gut ins Leere laufen können wie reduktionistische Theorievorhaben. Weder die philosophisch noch die empirisch motivierte Theoriebildung brachte einen Fortschritt für die verhandelten biologischen Fragestellungen. Dennoch haben die konzeptuellen Umformungen bei Leibniz dazu geführt, dass Generation und Genesis der Lebewesen einen theoretischen Knoten bildeten; ein Rätsel, um die Dogmatik zu retten. Bei dieser Verrätselung spielte die Integration neuplatonischer Theorieelemente zur Erklärung von Generation und Präformation eine maßgebliche Rolle.

In Leibniz' Werk war eine grundsätzliche Spannung angelegt, die sich vor allem an biologischen Fragen erkennen lässt und welche die Konsistenz des Leibniz-Kosmos erschütterte: „There are, then, two Leibnizian systems of philosophy, quite irreconcilable with one another [...] The first is the vision of a world which is through and through rational, fashioned completely, so

3 Evolution und Epigenese

far as the nature of a created world permits, after the model of the eternal order of the Ideas in the Divine Reason. It was, therefore, in its essential structure, an immutable world. Temporal change, it could not be denied, is characteristic of it, but it is not a significant characteristic; in such a vision - so close akin to Spinoza's - time is not 'taken seriously'. In the other vision, the time-process, conceived as a continuous augmentation of realized values, is the most significant aspect of reality - and change is the most indispensable mark of excellence.“ (Lovejoy 1964, S. 261 f.). Die Präformationslehre hält diese Konzeption zusammen wie ein Gotischer Schlussstein. Im Rahmen einer ontogenetischen Präformationslehre entwickelt sich eine temporalisierte, proto-evolutionäre Vorstellung von der Naturgeschichte: In seinem „Protogaea“-Text thematisierte Leibniz bereits Transmutationsprozesse und eine artüberschreitende Tendenz zur Perfektion im Rahmen seiner Kontinuumskonzeption (Lovejoy 1964, S. 256 ff.).

Die Beschäftigung mit Fragen der Naturgeschichte und der Embryologie, und Leibniz' Synthese aus rationalistischen, theologischen, kabbalistischen und mechanistischen Elementen brachte sein System in eine Schiefelage, die dieses zerreißen muss, wenn der epigenetische Charakter der Entwicklung klar wird. In gewisser Weise wiederholt sich bei Leibniz auch noch einmal das Schicksal des Substanzdualismus Descartes'. So wenig wie Descartes und den Occasionalisten im Rahmen mechanistischer Philosophie eine Vermittlung zwischen den Substanzen gelingt, so wenig kann der rationalistische Kompromiss bei Leibniz die prästabilisierte Harmonie zwischen Kosmologie und Embryologie, zwischen göttlicher und weltlicher Ordnung auf Dauer durch Präformation und Involution gerettet werden. Auch im Vergleich zu Cusanus, Augustinus und Platon lässt sich sehen, wie gerade jene Theorien, die einen solchen (harmonisierenden, aber auch totalisierenden) Ausgleich suchen, die größten theorieinternen Spannungen aushalten müssen. Das Bemühen um solche Harmonisierungen führt zu konzeptuellen Verschiebungen, die nach Zusammenbruch solcher Systeme erhalten bleiben. Derartig subtile Prozesse können auf eine eigenartig unbedachte Weise die Theoriebildung vorantreiben, ohne dass die Theoretiker selbst diesen Prozess überschauen müssten. Die theoretisch *produktive Rolle scheiternder Systeme* verdient als wissenschaftshistorisches Phänomen weitere Untersuchungen; etwa dahingehend, wie sich aus theoretischem Scheitern neue empirische Fragestellungen ergeben können.

Unter Beachtung einer noch größeren Zeitskala verschieben sich in der frühen Moderne die Eigenschaften einer transzendenten Sphäre in die irdische Welt: ein Prozess, der selbst im 19. Jahrhundert noch nicht abgeschlossen ist. Vergleichen wir Leibniz' System mit Augustinus und Platon, wird über den langen Zeitraum erkennbar, wie die transzendente Sphäre reduziert, im Zuge dessen die Naturanschauung reichhaltiger und komplexer wird. Der spätere Bruch mit der Präformationslehre (im Sinne Leibniz') führt dazu, dass das Individuum nicht mit der Schöpfung im Samen präformiert sein kann: Kosmo- und Embryologie trennen sich wieder. Die Verbindung

3.1 Präformation, Temporalisation und Epigenese in der Protobiologie

der Präformationslehre mit theo- und kosmologischen Annahmen präfiguriert, dass die Überwindung des einen (durch die Epigenese) auch einen Einfluss auf die Sichtweisen zum anderen (den kosmo- und theologischen Referenzen) bedeutet. Die ihrem Wesen nach barocke (aber in einer weniger komplizierten Version auch schon bei Cusanus nachweisbaren) Idee der mannigfaltigen Involutionen (und Komplikationen) hat sich auch später in verschiedenen Gestalten (etwa bei Schelling) gezeigt und ist heute in der Molekularbiologie wiederzufinden: Wenn wir an die mannigfaltigen Ein- und Ausfaltungsprozesse der Chromosomen und deren rhythmischen Wechsel denken, finden wir im Zellzyklus selbst jenen zytogenetischen Wechsel von Evolution und Involution wieder, der in früheren Epochen ein Bild für kosmo- und ontogenetischen Wandel darstellte. Die Idee einer Präformation indes hat sich in der genetischen Informationstheorie des 20. Jahrhundert manifestiert, sodass auch im Falle der Präformationslehre nicht vom Scheitern, sondern von Transfer und Transformation des Konzeptes ausgegangen werden muss.

3.1.5 Buffons „moule intérieur“ zwischen Variation und Artkonstanz

Georges-Louis Leclerc de Buffon (1707-1788) war der wichtigste, französische Naturforscher des 17. Jahrhunderts. Seine allgemeine und spezielle Naturgeschichte war ein jahrzehntelanges, enzyklopädisches Projekt und zugleich die einflussreichste konzeptionelle Reaktion auf die Systematik Linnés. Die Idee der metaphysisch aufgeladenen „natürlichen Skala“ hatte sich zunächst in das aufklärerische Projekt einer systematischen Erfassung (im Sinne Linnés) verwandelt, um bei Leibniz und Buffon selbst verzeitlicht zu werden. Eine einseitige Kritik der Systematik verkennt die Bedeutung des Zwischenschrittes von der Scala zur Genealogie. Buffons Artkonzept hat in diesem konzeptuellen Wandel die Aufmerksamkeit der Historiker bekommen und zu unterschiedlichen Einschätzungen geführt. Im Laufe seiner verschiedenen Schriften (vor allem seiner Naturgeschichte) lassen sich Hinweise auf ein ganze Reihe von (aus heutiger Sicht) zu unterscheidenden (positiven und negativen) Artkonzeptionen festhalten (Farber 1972; Gayon 1996; Lovejoy 1964; Stamos 1998):

- Arten als eine bloß nominelle (nominalistische) Konzeption (bzgl. der systematischen Art)
- Arten als eine (atemporale) Sammlung ähnlicher Individuen
- Arten als eine (temporale) Abfolge ähnlicher Individuen
- Arten als eine permanente Ganzheit (unabhängig von Raum und Zeit)

Die Summe der nachweisbaren Auszüge aus Buffons Denken belegen, dass er in der historischen Rückschau weder auf einen Nominalismus noch einen Realismus der Arten festzulegen

3 Evolution und Epigenese

ist, das Spektrum möglicher Artkonzeptionen des 20. Jahrhunderts bei Buffon (also Mitte des 18. Jahrhunderts) aber bereits vorhanden war. Dabei scheint er zwar von einem Nominalismus der systematischen Art (im Sinne Linnés) zu einem Realismus der biologischen Art übergegangen zu sein. Buffons Kritik an Linnés Systematik beeinflusste somit einerseits die spätere (und noch schärfere) Kritik Lamarcks und Darwins an Linnés systematischem Artkonzept, verwendete andererseits schon das heute übliche und von Mayr etablierte Artkonzept (der modernen Evolutionstheorie): Können zwei Individuen reproduktionsfähige Nachkommen zeugen, gehören sie einer Art an. Ob Buffon zu einem spatiotemporalen und ökologischen Artverständnis übergegangen ist, bleibt umstritten (Gayon 1996; Stamos 1998). Trotz eines Festhaltens an einem (sich wandelnden) Artkonzept sind bereits wesentliche Ansätze zum Verständnis des Wandels der Arten bei Buffon bedacht. Bei Buffon vollzog sich bereits eine parallele De- und Rekonstruktion des Artbegriffs, was selbst als ein wichtiger Schritt der Verzeitlichung der natürlichen Skala betrachtet werden kann (Lovejoy 1964).

Wie hängen nun das im Übergang befindliche Artkonzept Buffons und die Temporalisation der natürlichen Skala mit anderen Konzepten zusammen, die zuvor bei Leibniz oder Cusanus von Bedeutung waren? Wie bereits erwähnt, hat Buffon das Artkonzept bereits im Sinne Ernst Mayrs gefasst; die Art wird als Folge ähnlicher Individuen gefasst, die sich gemeinsam reproduzieren können (Farber 1972). Indem Buffon zur Definition der Art den Zusammenhang zwischen gegenwärtigen Individuen und vorangegangenen Individuen verwendet, verwendet er sowohl ein Konzept der Ähnlichkeit der lebenden Individuen als auch ein Konzept der Kontinuität zwischen lebenden und verstorbenen Individuen. Die Konflikte, die durch die Annahme konstanter Arten und gleichzeitiger Beobachtung der Variabilität der Individuen entstehen, manifestierten sich in seinem Konzept der „*moule intérieur*“: Eine analog zu Newtons Kraftbegriff gedachte „innere Form“ der Lebewesen soll sowohl die Konstanz der Arten (und damit die Erklärung eines Modells mit Abweichungen) als auch deren Variabilität (und damit die Erklärung der Variabilität durch Umwelteinwirkungen und Ernährung) erklären (Farber 1972).

Im Rahmen eines späteren Lösungsversuches galten Buffon alle Abweichungen von dieser inneren Form als Degenerationen eines „*premier souche*“ (eines ersten Stammes). Von Blumenbach bis Mendel lässt sich später ein Konzept der Stammart nachweisen, das ein neues Licht auf das Fortwirken der Überlegungen Buffons bis weit ins 19. Jahrhundert wirft. Die Degenerationen des ersten Stammes waren bei Buffon nur innerhalb einer Familie möglich. Durch diese systematische Zuweisung sicherte Buffon zwar nicht die Konstanz der Arten, aber der Familien ab. Die Art war also temporalisiert, jedoch im Modus der Degeneration. Letztere lässt sich schon bei Platon nachweisen (siehe 2.1). Obwohl also Buffon an der Konstanz der natürlichen Skala festhielt, hatte er im Verhältnis zwischen Art und Familie einen Modus der Differenzierung eingeführt, zu dessen universeller Relevanz nur noch die Ausweitung dieses Konzeptes

3.1 Präformation, Temporalisation und Epigenese in der Protobiologie

über Familiengrenzen hinweg fehlte. Während Buffon also an der Konstanz der Familie festhielt, entwickelte er ein interfamiliäres Konzept der Artbildung. Was in Buffons Theorie der erste Stamm der variierenden Individuen war, sind im genealogischen Denken Darwins die gemeinsamen Vorfahren.

Indem Buffon die Arten als zeitlich nicht vollkommen konstante Sammlungen von Individuen betrachtete, führte er neben den rein morphologischen Zugängen der Linnéschen Systematik einen zeitlichen Aspekt nicht nur in die Beschreibung der natürlichen Ordnung ein, sondern auch in die Erklärung der natürlichen Ordnung. Dabei hatte die Umwelt die entscheidende Bedeutung bei der Variabilität (innerhalb der Familie). Dieser konzeptuelle Schritt ist grundsätzlich entscheidend zum Verständnis der Grundlagen, weil Buffon die taxonomischen Begriffe nicht für ontologisch hielt. Indem Buffon die relative Konstanz der Arten in Hinsicht auf Fortpflanzung und „*moule intérieur*“ bestimmte, wird im nächsten Schritt die Infrage-Stellung der Unveränderlichkeit der Familien schon denkbar. Durch die Kombination von Familie und Stamm ist schon eine divergente Tendenz in Richtung des naturhistorischen Zeitpfeils gegeben. Während diese konzeptuellen Tendenzen Buffons bei Lamarck vor allem bezüglich der Naturgeschichte radikalisiert werden (siehe 4.1), führen sie im deutschsprachigen Diskurs zu einer zögerlicheren Synthese naturhistorischer und epigenetischer Überlegungen, die noch in Mendels entwicklungsgeschichtlichem Denken nachweisbar ist.

Bezüglich der Entwicklung der Lebewesen vertrat Buffon eine mittlere Position zwischen Präformation und Epigenese: Die Einschachtelungs-Theorie lehnte er ab, die „*moule intérieur*“ war im Verhältnis zu den „*molecules organiques*“ derart gedacht, dass die „innere Form“ (in Analogie zur Newtonschen Kraft) die Aktivitäten der „organischen Moleküle“ beeinflusste (Farber 1972). Farber legt nahe, dass die „*moule intérieur*“ bereits als eine teleologische Vorlage aufzufassen sei und weist damit auf eine prinzipielle Ähnlichkeit zur genetischen Information hin. In späteren Abhandlungen Buffons wird in Rückgriff auf Leibniz die Entstehung der „*moule intérieur*“ selbst als ein Prozess im Laufe der Naturgeschichte dargestellt, was schon als eine Theorie vom Ursprung des Lebens gelesen werden kann (Farber 1972).

Zuletzt besteht eine wichtige Vorarbeit Buffons auch darin, drei Gründe für die Konstanz der Arten formuliert zu haben: fehlende historische Berichte, Infertilität von Bastarden und unüberbrückbare Unterschiede zwischen den Arten (Mayr 1982). Die Bedeutung der Formulierung von Kriterien besteht darin, dass sie kritisiert werden können. Lamarck hat alle drei Schlüsselargumente Buffons angegriffen, indem er die historischen Berichte aufgrund der kurzen Zeitspanne delegitimierte, die Infertilität anzweifelte und eine schrittweise Veränderung zur Überbrückung der Artunterschiede einführte. Der zwischen Atheismus und Deismus hin- und hergerissene Buffon gibt ebenso wie Vertreter der natürlichen Theologie in England ein gutes Beispiel dafür, wie wichtig (oder gar unersetzlich) begründende Verteidiger und vorsichtige Reformer etablierter

Lehren für deren Überwindung und Widerlegung sein können. Wissenschaftlicher Fortschritt folgt bisweilen einem einfachen Tanzschritt: Zwei Schritte vor, ein Schritt zurück.

3.1.6 Wolffs „Theorie von der Generation“: Die Entstehung einer Wissenschaft

Caspar Friedrich Wolff (1734-1794) war ein Zeitgenosse Buffons und ähnlich wie dieser von Pierre-Louis Moreau de Maupertius beeinflusst. Wolffs „Theorie von der Generation“ blickt bereits auf eine Reihe früherer Theorien zur Generation seit der Renaissance zurück. In der Begriffswahl orientiert sich seine Schrift noch an der Tradition, versucht aber die „Generation“ theoretisch neu zu verorten, indem er sich einer Analogie zur mathematisch-physikalischen Beweisführung bedient: „Die Verhältnisse zwischen der Anatomie, der Lehre von der Generation, und der Physiologie werden ungefähr diese sein. In der Anatomie lernen wir aus der Erfahrung die Zusammensetzung und die Struktur eines organischen Körpers. Wir können aber diese Zusammensetzung und Struktur nicht erklären, wir wissen nur, dass sie so ist, und weiter wissen wir nichts. Nun kommt auf der einen Seite der Anatomie die Lehre von der Generation, darin wird das, was wir aus der Anatomie historisch wussten, aus Gründen erklärt. Auf der andern Seite der Anatomie befindet sich die Physiologie, worin die Wirkungen, die der organische Körper hervorzubringen fähig ist, erklärt werden. Die Physiologie verhält sich zur Anatomie akkurat, wie ein Corollarium zu seinem Theorema, aus dem es hergeleitet wird; meine Theorie verhält sich zur Anatomie, wie die Demonstration dieses Theorema zu eben demselben.“ (Wolff 1764, S. 13) Wolffs Generationstheorie soll also die anatomischen Sätze beweisen, aus denen sich die physiologischen ableiten lassen. Es geht nicht nur um Begriffsklärung, sondern auch um die Bestimmung eines neuen Forschungsthemas und eines höheren Anspruchs an die theoretische Begründung: „Nun untersuchen Sie alle Schriften, die unter dem Titel einer Abhandlung von der Generation seit des Aristoteles Zeiten bekannt geworden sind; ich sage in allen diesen Schriften wird nicht ein Wort von der Entstehungsart und nur des geringsten Teiles zu finden sein.“ (Wolff 1764, S. 13 f.).

Im zweiten Abschnitt seiner Theorie macht sich Wolff daran, diese Behauptung an den Vorgängertexten zu belegen und unterscheidet fünf Klassen von Hypothesen: (1) Zur ersten Klasse zählt Wolff die Theorien von Aristoteles bis Harvey. Ein Element der Tradition ist die pangenetische Zirkulation des männlichen Samens: „Der männliche Samen wird aus allen Teilen des ganzen Körpers von dem Nahrungssaft, der für jeden dieser Teile insbesondere bestimmt war, und der in einer überflüssigen Menge in denselben sich angesammelt hatte, hergenommen, er wird aus allen Teilen, als ein ihnen überflüssiger Nahrungssaft wieder zurückgeführt, ohne Unterschied, aus welchen Teilen er gekommen ist, in eine Masse vermischt, und in den Samenbläschen zum künftigen Gebrauch niedergelegt.“ (Wolff 1764, S. 15). Der männliche Samen ist

3.1 Präformation, Temporalisation und Epigenese in der Protobiologie

die Wirkursache und bildet zusammen mit dem weiblichen Samen „die Materie, aus welcher der Körper formiert wird“ (Wolff 1764, S. 15). Die Rolle der Seele in den alten Theorien fasst Wolff derart zusammen: „der Grund der Struktur und der Zusammensetzung der Teile [...] liegt in der Seele, die von der Seele des Vaters getrennt, in dem Samen eingewickelt (in femine tanquam vehiculo) zugleich mit demselben in den zu formierenden Körper übergeht.“ (Wolff 1764, S. 15) Wolff kritisiert an den alten Lehren: „Wenn auch die Alten zum Voraus gesetzt haben, die Formation geschehe durch die Aneinandersetzung der Teile (per appositionem) so ist diese keine Erklärung unserer organischen Körper.“ (Wolff 1764, S. 16)

(2) Die zweite Klasse umfasst Theorien der Vegetation, bei denen ein Ausdehnungsprozess die Bildung der verschiedenen Teile erklärt oder für jeden einzelnen Teil jeweils ein Punkt angegeben wird, aus dem er hervorgeht. Aus Wolffs Schilderungen wird deutlich, wie stark sich die Erklärungen am Adultwesen orientierten. Weiterhin kritisiert Wolff aber auch einen Typus von Erklärungen, der uns heute vertraut ist: „Eine andere Art, ein quid pro quo zu machen, ist, wenn man den Endzweck eines Dinges mit der physischen Ursache vermischt. Sie fragen nach der Ursache, warum dieses oder jenes, in dem menschlichen Körper zum Exempel, sich so und nicht anders verhält, und man sagt Ihnen, es sei darum so, damit dieses oder jenes dadurch bewerkstelligt werden könne, oder auch es sei aus dem Grunde so, weil dieses dadurch hat sollen bewerkstelligt werden. Das nennt man alsdenn Erklärungen, und man weiß von keinen andern Erklärungen weiter. In allen anatomischen, physiologischen, medizinischen Büchern finden Sie von der Struktur und Zusammensetzung des menschlichen Körpers keine andere als solche Erklärungen und man denkt an keine andere Art derselben.“ (Wolff 1764, S. 22) Wolff will von finalistischen und funktionalen Erklärungen fortkommen und der Anatomie eine Generationstheorie zugrunde legen. Insgesamt geben Wolffs Schilderungen des Fehlens einer Vegetationslehre (also einer Embryologie der Pflanzen und deren Erklärung) einen guten Eindruck davon, in welche explanatorische Lücke Goethes Metamorphosenlehre trat.

(3 + 4) Unter der dritten Klasse fasst Wolff die Beobachtungen von Harvey, Malphigi, de Graaf und von Haller zur Anatomie der Eierstöcke und des Uterus, betont aber, dass mit diesen wertvollen Beobachtungen nur der Ort, nicht aber die Art der Formbildung selbst aufgeklärt ist (Wolff 1764, S. 25 f.). Beobachtungen zur Entwicklung des Hühnereis (vierte Klasse) hält er für ebenso bedeutsam wie die eben genannten, kritisiert aber: „Man hat eben die Dinge historisch erzählt, die man aus den Ursachen erklären sollte.“ (Wolff 1764, S. 26)

(5) Zuletzt geht Wolff auf die Thesen der „Prädelineation“ ein: das „Systema evolutionis“ (Malphigi, Malebranche) und das „Systema präformationis“ (Hartsoecker, van Leeuwenhoek), als die beiden Schulen, die heute gemeinhin als Oovisten bzw. Animalkulisten bezeichnet werden und die Entstehung des neuen Lebens jeweils als Entfaltung des präformierten Lebewesen in der Eizelle bzw. im Samen beschrieben (Wolff 1764, S. 27 f.).

3 Evolution und Epigenese

Bezüglich der Frage der Entstehung von Insekten und einfacheren Lebewesen argumentiert Wolff gegen Needham und Buffon, die sich noch für eine spontane Zeugung stark gemacht hatten und eine abgeschwächte Überzeugung des Aristoteles aufrecht erhalten hatten, einfaches Leben könne „aus der Fäulnis“ entstehen. Dem begegnet Wolff mit der (von Franziskus Redi und Linné entlehnten) Gewissheit „omne vivum ex ovo“. Der Satz findet sich bereits bei William Harvey. Wolff geht so weit, dass Needhams Ansichten von seiner „Lehre der Generation auf allen Seiten verschieden“ (Wolff 1764, S. 30) seien, womit Wolff also die Kontinuität aller Lebewesen zum Grundsatz seiner Generations-Lehre macht. Diese Grundsatzentscheidung ist eine wichtige Vorbedingung zur Ausbildung der Biologie. Nur durch diese Kontinuität der Generation kann später überhaupt eine genealogische Kontinuität der Generationen und eine Kontinuität aller Lebewesen behauptet werden.

Im dritten Abschnitt legt Wolff seinen „Beweise der Epigenesis“ vor und setzt sich insbesondere mit den Positionen und Einwänden der aufklärerischen Naturforscher Albrecht von Haller und Charles Bonnet auseinander, die beide in unterschiedlichem Grade für die Evolutionstheorie und gegen die Epigenese argumentiert hatten. Wolff argumentierte gegen zwei außerordentlich renommierte Naturforscher und konnte sich wohl auch deshalb mit seinen Ansichten noch nicht allgemein durchsetzen. Erst gegen Ende der Aufklärung werden Wolffs Thesen in der entstehenden Biologie und durch namhafte Vertreter wie Blumenbach und Goethe aufgegriffen und weiterentwickelt (siehe 3.2).

Wolff rechtfertigt zunächst, warum er überhaupt gegen andere Theorien argumentiert („disputiert“) und nicht einfach seine These vorlegt. Eine bloß argumentativer Disput ist dem überzeugten Empiriker unlieb. Dies liegt auch daran, dass sich die Epigenese-Theorie gegenüber der Evolutions-Theorie mit einer Reihe von metaphysischen Annahmen auseinandersetzen musste und es bei weitem nicht nur um empirisch zu klärende Fragen ging. Methodologische Fragen sind in Wolffs Theorie daher sehr präsent und geben einen Eindruck davon, unter welchen Bedingungen das Thema bis dahin betrieben wurde. Schon Wolff erkannte die Bedeutung einer eigenständigen Theoriebildung für die Biologie und eine damit verbundene Emanzipation von Physik, Philosophie und Theologie.

Wolff wendet sich gegen eine spekulative Theoriebildung, die er beispielsweise Descartes vorwirft, argumentiert aber für Analogieschlüsse von einem Typus der Naturbeobachtungen auf einen anderen, solange ein direkter Beweis durch die Beobachtung nicht möglich ist (Wolff 1764, S. 40 f.). Wolff formuliert grundsätzliche methodologische Bedenken gegen die Theorien der Prädelineation: „Wenn [...] man keinen einzigen Fall in der Natur entdecken kann, wo sie [die Natur] so verführe, wie in einer Hypothese angenommen wird; wenn diese nichts weiter vor sich hat, als eine bloße Möglichkeit, als bloß dieses, dass sie keinen Widerspruch enthält; alsdann ist einem Naturforscher eine solche Hypothese ein verächtliches und unerträgliches Ding“ (Wolff

3.1 Präformation, Temporalisation und Epigenese in der Protobiologie

1764, S. 41). Indem Wolff das „Systema evolutionis“ auf eine allgemeinere Formulierung bringt, konstituiert er jene Null-Hypothese, die er im Folgenden ablehnen wird: „Evolution also heißt im generellem Verstande ein Phänomen, welches in der Natur entsteht, eine Zeitlang dauert und wieder aufhört, welches aber nicht durch natürliche Ursachen produziert, sondern vielmehr unmittelbar von Gott, und zwar zur Zeit der Schöpfung schon erschaffen, die Zeit über, ehe es zum Vorschein gekommen, unsichtbar gewesen, alsdann aber, da es erschienen ist, eigentlich nur, auf was für Art es übrigens auch geschehe, sichtbar geworden ist.“ (Wolff 1764, S. 43) Hier ist der (über Maupertius vermittelte) Einfluss Leibniz' auf Wolffs Evolutionsdenken erkennbar. „Also kürzer, ein Phänomen, welches seinem Wesen und Eigenschaften nach immer existiert hat, nur nicht sichtbar gewesen ist, endlich aber, auf welche Art es wolle, unter der Maske, als wenn es erst entstünde, sichtbar wird. Die Art, wie es eine Zeitlang unsichtbar gewesen, hernach sichtbar geworden sei, mag sein welche sie wolle. Es mag vorher zu klein, es mag durchsichtig gewesen, hernach aber in ein größere Volumen ausgedehnt, oder undurchsichtig geworden sein, oder es mag noch auf eine andere Art geschehen sein; und Sie haben die Freiheit zu wählen, zu erfinden, was sie wollen [...] eine solche Evolution finden Sie in der ganzen Natur nicht. Mischen Sie mir nur nicht gleich alles durcheinander.“ (Wolff 1764, S. 43f.) In seiner Zusammenfassung macht Wolff also die Behauptung unsichtbarer Phänomene zum zentralen Problem der (alten) Evolutionslehre. Im folgenden verweist Wolff auf die Wolkenbildung oder die Entstehung des Regenbogens, um den Übergang vom Unsichtbaren ins Sichtbare zu erklären. In keinem Fall könne die Evolutionslehre eine Erklärung zur Entstehung der Phänomene leisten. Goethe hat diese Argumentation später aufgegriffen und sich damit gegen Newtons Lichttheorie gewandt.

Wolff zieht die platonische Grenze zwischen Seiendem und Werdendem neu: „Alle Dinge woraus unsere Erdkugel nicht nur, sondern die Welt zusammengesetzt ist, und die wir kennen, sind entweder offenbar unbeständig, und müssen als Veränderungen des Weltgebäudes angesehen werden, oder sie scheinen beständig, und können also insofern als wesentliche Stücke dieses Weltgebäudes betrachtet werden.“ (Wolff 1764, S. 45 f.) Er gibt eine Reihe von Beispielen für die Veränderlichkeit der Welt an und lässt die Frage auch bei geologischen Formationen offen. Im Ganzen gibt Wolff kein einziges Beispiel für „wesentliche Stücke“ an und bricht seine Argumentation explizit ab, wenn er schreibt: „Ich will nicht weiter gehn. Ich habe nur Wege zur Untersuchung gezeigt.“ (Wolff 1764, S. 46) Es ist diese Verschiebung der Grenze ins Unbestimmte, die Wolff in der Debatte um Evolution und Epigenese als entscheidend erkannt hat. Und es wird dieselbe Grenze und eine erneute Grenzverschiebung sein, die auch die Konstanz der Arten später zu Fall bringen wird. Die Entstehung der Embryologie ist ohne diese Grenzverschiebungen nicht denkbar und die rasante Entwicklung der Biologie im 19. Jahrhundert als Fortsetzung dieses Grenzverschiebungs-Programms zu verstehen. Gegen die Einwicklung (Involution) als hypothetische Voraussetzung für die Idee der evolutionären Auswicklung argumentiert Wolff:

3 Evolution und Epigenese

„Ich sage also noch einmal, da die Natur immer einwickelt, wenn Beschädigungen zu besorgen sind, und niemals einwickelt, wo keine zu besorgen sind; so sehen Sie ja wohl, dass sie mit ihren Einwickelungen auf nichts anderes sieht, als nur die Beschädigungen zu verhüten, und dass sie folglich, so lange sie nur noch einwickelt, an keine Produktion einmal gedenkt.“ (Wolff 1764, S. 54) Gleichwohl führt jede Grenzverschiebung und die damit stattfindende Aufgabe einer ontologischen Annahme notwendig auch zur Formulierung neuer Aussagen über das, was (beständig) ist: „Endlich ist die Epigenesis [sic!] erklären, wieder etwas anderes. Wenn es wahr ist, dass die Körper formiert werden, so muss dieses durch gewisse Ursachen und auf eine gewisse Art geschehen. Diese Ursachen angeben, diese gewisse Art vorstellen, das heißt erklären.“ (Wolff 1764, S. 60) Die Generationslehre gibt kausale Erklärungen für die Epigenese; in der Natur gibt es keine präformierte „Entwicklung“.

Interessant ist, wie sich Wolff auf die antike Embryologie bezieht und die eigene Untersuchung davon abgrenzt: „Hippocrates, Aristoteles, alle Alten haben die Epigenesis behauptet, aber sie haben sie nicht verteidigt. [...] In dieser vorläufigen Abhandlung habe ich die Absicht, diese Wahrheit zu verteidigen. Denn eben dadurch, dass ich die Hypothesen der Prädelineation widerlege, verteidige ich zugleich den Satz, dass die Körper bei der Generation formiert werden. [...] Zu den Zeiten des Malpigh hatte man des Cartesii Tractat, der aber eine zu offenbare Chimäre war, und also dem Malpigh nicht hinlänglich sein konnte, ausgenommen, keine andere Erklärung der Generation. Man sah also zu denen Zeiten noch kein Mittel ein, wie durch natürliche Ursachen die organischen Körper formiert werden könnten.“ (Wolff 1764, S. 60 ff.)

Wie erklärt Wolff nun also die Epigenese? Grundsätzlich parallelisiert Wolff die Entwicklung der Pflanze mit der Entwicklung der Tiere, insbesondere auch was die Unterscheidung von Produktion und Organisation betrifft: „Ein jeder Teil ist im Anfange, wenn er excerniert oder deponiert wird, unorganisch, und er wird erst organisiert, wenn er schon wieder andere Teile excerniert hat, und diese Organisation eines Teils geschieht entweder durch Gefäße oder Bläschen, die in ihm formiert werden, oder durch zusammengesetzte Teile, die innerhalb seiner Substanz deponiert werden.“ (Wolff 1764, S. 211) Im Laufe der eigentlichen Darstellung der Epigenese behauptet Wolff die Existenz einer „Kraft, von der die Bewegung der Säfte dependiert“ (Wolff 1764, S. 160). Diese Annahme ermöglicht eine Assoziation der Konzepte von Epigenese und Lebendigkeit: „weil nämlich eine Pflanze aufhören würde, eine Pflanze zu sein, wenn ihr diese Kraft genommen würde“ (Wolff 1764, S. 160). Dabei nimmt Wolff eine Übertragung von empirischen Beobachtungen zu einer allgemeinen These vor: „In den Tieren findet sie [die Kraft] eben so wohl statt wie in den Pflanzen, und alles dasjenige, was die Tiere mit den Pflanzen gemein haben, hängt letztlich lediglich von dieser Kraft ab.“ (Wolff 1764, S. 160) Sein Beweis für die Epigenesis sei auch ohne die Annahme einer solchen Kraft möglich (Wolff 1764, S. 160), könne aber die Entstehung der Gefäße und Bläschen/Zellen erklären: „Diese Gefäße und Bläschen

3.1 Präformation, Temporalisation und Epigenese in der Protobiologie

oder Zellen machen die innere Struktur eines Teiles, sie machen den Teil organisch, und ohne ihnen [sic!] würde der Teil aufhören organisch zu sein. [...] Nun werden aber diese Gefäße und Bläschen erst in einem Teile formiert, nachdem der Teil schon produziert war, und die Produktion des Teils ist von der Formation seiner Gefäße, woraus er, wenn er erwachsen ist, bestehen soll, verschieden. Folglich wird ein jeder organischer Teil zuerst produziert, und alsdann organisiert, und diese Organisation eines Teiles ist eine von der Produktion derselben unterschiedene Wirkung der Natur. [...] Die Säfte dringen durch die jungen Teile, wenn sie noch unorganisch sind und sie verteilen sich [...] Diese determinierte Distribution [...] können wir keiner anderen Ursache als jener wesentlichen Kraft der Pflanze zuschreiben, und hierdurch werden nun endlich [...] die Gefäße formiert.“ (Wolff 1764, S. 162 ff.) Anders als Bonnet ihm unterstellte, ist diese Kraft keine letzte Ursache, sondern fügt sich in eine Kausalkette ein: „Diese hydraulische Maschine, diese bestimmte Verteilung und Ramifikation der Gefäße dependiert einzig und allein von der Verteilung der Säfte und diese hat eine ganz andere Ursache zum Grunde. Wenn wir aber so denken, so kann dieses der mechanischen Philosophie nicht wohl gefallen“ (Wolff 1764, S. 164). Wolffs Kraftbegriff spielt eine Schlüsselrolle beim Übergang vom Unorganischen zum Organischen. Gegen die Mechanisten geht er von einer Kraft aus, die aus der Verteilung der Säfte resultiert. Für diese Verteilung der Säfte sind andere Erklärungen zu suchen. Die Kraft, die er annimmt, wird von seinen Kritikern als unbegründete Lebenskraft angegriffen. Hiervon setzt Wolff sich nachweislich ab. Fraglos ist er um eine durchgängig natürliche Kausalität bemüht. In der Rezeption hingegen haben metaphysisch argumentierenden Kritiker (der Aufklärung) Wolff zum Verfechter einer metaphysischen Kraft gemacht.

Der Anfang der Entwicklung (bei Pflanzen und Tieren) wird bei Wolff im Rahmen seiner Theorie der „Conception“ thematisiert: „Diese allerersten Teile aber einer Pflanze oder eines Tieres, ob sie gleich keine andere Teile, die zu eben der Pflanze oder Tier gehörten, zu ihrer Hervorbringung nötig haben, so erfordern sie dennoch etwas, ohne welchem [sic!] sie nicht hervorgebracht werden können; sie erfordern nämlich eine andere Pflanze oder ein anderes Tier, von eben derselben Art, als eben dasjenige ist, welches aus diesen und den folgenden hervorzubringenden Teilen zusammengesetzt werden soll. [...] Diejenige Verrichtung oder Wirkung der Natur, durch welche diese allerersten Teile hervorgebracht werden [...] nenne ich, insofern die Vereinigung beider Geschlechter, oder das Zutun des männlichen Samens, notwendig dazu erfordert wird, die Conception. Niemand hat jemals etwas anderes unter diesem Worte verstanden, nur dass man die Sache nicht distinkt gedacht, und deswegen auch nicht deutlich ausgedrückt hat.“ (Wolff 1764, S. 223) In Wolffs Theorie der Generation wird die Kontinuität der Generationen (im alten wie im neuen Sinne) fundiert und dadurch eine geschlossene, natürliche Abfolge der Lebewesen ermöglicht, die nicht auf eine transzendente Sphäre zurückgreift. Die-

3 Evolution und Epigenese

ser Schritt ist bei Wolff nicht zum ersten Mal gemacht, bildet jedoch in der Kombination mit der Epigenese-Theorie ein gemeinsames Fundament für dasjenige, was später einmal in Phylo- und Ontogenese unterschieden werden sollte. Dieser Schritt bei Wolff hat für die Entstehung der Biologie als Wissenschaft Bedeutung: „Wenn eine Pflanze oder ein Tier, durch Hilfe einer anderen Pflanze oder eines anderen Tieres von eben der Art hervor gebracht wird, so ist dieses diejenige natürliche Verrichtung, welche eigentlich Generation muss genannt werden.“ (Wolff 1764, S. 225) Die Konstitution der Konzepte von Conception und Generation ist eine wichtige Voraussetzung für eine naturalistische Genealogie. Gleich darauf markiert Wolff aber auch den Unterschied zwischen „Generation“ und „Entstehung“, der zeigt, dass diese Kontinuität bei Wolff noch nicht als notwendig gedacht war: „wenn solches aber auf eine andere Art und durch andere Mittel von der Natur bewerkstelligt wird, wenn kein organischer Körper von eben der Art zur Hervorbringung eines solchen Körpers angewendet wird, so nenne ich dieses im eigentlichen Verstande eine Entstehung. Es gibt noch heutiges Tages dergleichen Entstehungen in der Natur.“ (Wolff 1764, S. 225)

Die gesamte Vegetation versteht Wolff als einen Prozess zu größerer Unvollkommenheit (auch Festigkeit und Trockenheit), der (wenn nicht auf eine Erkrankung) in der Regel auf das Fehlen von Nahrungssäften zurückzuführen ist. Die Entwicklung der Pflanze „endet“ mit der Fruchtbildung, und die Frucht wird bei Wolff streng genommen auch nicht mehr zu den Teilen der Pflanze gerechnet (Wolff 1764, S. 237). Die gebildeten Strukturen stellt Wolff als (weniger vollkommene) Modifikationen der Blätter dar. Je schneller der Mangel der Nahrungssäfte sich zeigt, desto früher kommt es zur Fruchtbildung (Wolff 1764, S. 242). Durch den männlichen Samen wird dieser Mangel zuletzt wieder ausgeglichen und eine neue Pflanze kann entstehen: „Ich habe daher [...] das Semen masculinum ein Nutriment genannt, welches den höchsten Grad der Vollkommenheit erreicht hat, (nutrimentum perfectum)“ (Wolff 1764, S. 248). Wolff begründet die Epigenese mit einer Dynamik und Physiologie der Säfte. Wolffs Theorie vom perfekten Samen spielt eine wichtige explanatorische Rolle, um von der transzendent begründeten Präformation der Keime Abstand nehmen zu können. Der göttliche Ursprung der Keime wird durch das „nutrimentum perfectum“ ersetzt: „Wir können also die Conception definieren, sie sei eine von außen geschehene Nutrition, wobei nämlich das Nutriment unmittelbar an die Teile, die nutriert werden sollen, gebracht wird.“ (Wolff 1764, S. 250) Trotz begrifflicher Bezüge zur Säftelehre grenzt sich Wolff sowohl von Hippokrates als auch Buffon ab: „Hippocrates, und so auch Buffon glaubte, dass der Körper (und zwar im Utero) durch eine bloße Zusammensetzung entstünde, so dass ein Teil an dem andern von außen angesetzt würde. Hierzu aber wird eine Materie [...] erfordert, und eben diese Materie ist nach der Meinung der beiden Naturforscher der männliche Samen.“ (Wolff 1764, S. 252) Der Samen ist also nicht bloße Materie. Wolff sucht eine kausale Erklärung für dessen Wirken.

3.2 *Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation*

Während Wolff im Allgemeinen die Conception bei Pflanzen und Tieren als sehr ähnlich erachtet, ist auch schon die Idee des Entwicklungszyklus (und seiner Pausierbarkeit) angelegt: „Die Vegetation [der Tiere] fängt nämlich an demjenigen Orte, wo sie vor Zeiten stehn geblieben war, nun wieder von neuem an, fortzufahren, und zur Erhaltung derselben werden nunmehr diejenigen Säfte hinzugezogen, die durch ihre Anhäufung im Blute jene Unruhe verursacht hatten. Der Ort übrigens, wo die alte Vegetation aufgehört hatte, ist im Eierstocke, welcher der Frucht der Pflanzen ähnlich ist. Der letzte Teil des Tieres ist das Ei, welches mit dem Samen zu vergleichen, und, wie dieser in der Frucht, im Eierstock enthalten ist.“ (Wolff 1764, S. 255) Wolff denkt die Abfolge der Generationen schon als wiederholten Durchlauf durch den Entwicklungszyklus. Durch die Verbindung von Generation(-en) durch die „Conception“ kommt es zum Schluss. Dieser Schluss der Entwicklung in eine zirkuläre Prozessualität wird notwendig, weil die vollkommene Ablehnung einer Präformation nicht mehr auf eine metaphysische (nicht-zirkuläre) Begründung zurückgreifen kann.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass mit Wolffs „Theoria generationis“ nicht nur ein wichtiger Schritt für die Entstehung der Embryologie als eigenständige Wissenschaft, sondern auch des epigenetischen Denkens gemacht ist. Wolffs Arbeiten erscheinen im Rückblick als Ankündigung des epigenetischen 19. Jahrhunderts. Zuvor und zeitgleich hatten mit Leibniz, Haller und Bonnet einflussreiche Vertreter der Präformation von der Mitte des 17. bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts gewirkt, die ihrerseits als eine Reaktion auf Vertreter der Epigenese (wie Harvey und Descartes) Anfang des 17. Jahrhunderts zu verstehen sind. Auf die folgende Theoriebildung sollte Wolff großen Einfluss nehmen. Am Beispiel Blumenbachs und Goethes werden wir sehen, dass wesentliche Einsichten rezipiert und weiterentwickelt wurden.

3.2 Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation

Ende des 18. Jahrhunderts verdichtet sich der Diskurs um protobiologische Fragen. Unter dem Einfluss des naturgeschichtlichen Denkens Buffons, der Entstehung neuer Wissenschaften (wie der Chemie, der Geologie und der Paläontologie) und der französischen Revolution regt sich ein wachsendes Bewusstsein für die Notwendigkeit einer Wissenschaft des Lebens. Der Übergang von der Protobiologie zur Biologie ist nicht verständlich ohne die Stärkung und beginnende Synthese des genealogischen und des epigenetischen Denkens. Blumenbachs „Bildungstrieb“ führt zur Popularisierung, Verallgemeinerung und Durchsetzung der Epigeneselehre und wirkt sich auf Kants Theoriebildung aus. Goethes Theorie von „Metamorphose“ der Pflanzen greift ebenso wie Blumenbach auf die Theorien Wolffs zurück und trägt damit zur Begründung einer ersten biologischen Disziplin bei: der Morphologie. In Folge dieser neuen Tendenz und einer idealistischen Kritik der kantschen Philosophie verallgemeinert Schelling schon um 1800 zu

einer dynamischen Naturphilosophie (siehe 3.3).

3.2.1 Blumenbachs „Bildungstrieb“

Johann Friedrich Blumenbach gehört zu den ersten Naturforschern, die sowohl für eine epigenetische als auch eine naturhistorische Perspektive auf das Leben argumentierten. Fragen zur Entwicklung der Lebewesen und zur Geschichte der Natur waren schon das gesamte 18. Jahrhunderts diskutiert worden - doch ein eindeutiger Paradigmenwechsel ist nicht auszumachen. Ende des 18. Jahrhunderts bezieht Blumenbach in diesen Fragen Stellung und bringt sie - im Gegensatz zu Wolff oder Buffon - in kurzen, pointierten Schriften auf den Punkt.

Für den epigenetischen Bildungstrieb ergreift Blumenbach schon 1781 Position, für die Idee natürlicher Revolutionen kurz nach der Französischen Revolution. In seinen Beiträgen zur Naturgeschichte (1790) behandelt er die Veränderlichkeit der Schöpfung und geht davon aus, „dass unsre Erde schon einmal eine Totalrevolution erlitten, einen jüngsten Tag“ (Blumenbach 1790, S. 12 f.). Die Funde von Ammoniten und anderen Relikten im Sandstein bringt Blumenbach auf eine provokante Formel: „Fast jeder Pflasterstein in Göttingen zeugt davon, dass Gattungen - ja sogar ganze Geschlechter von Tieren untergegangen sein müssen. Unser Kalkboden wimmelt gleichsam von den mannigfaltigen Arten versteineter Seegeschöpfe“ (Blumenbach 1790, S. 6). Es ist „wahrscheinlich, dass schon einmal nicht bloß eine oder die andre Gattung, sondern eine ganze organische präadamitische Schöpfung auf unserem Erdboden untergegangen ist.“ (Blumenbach 1790, S. 12) Blumenbach geht vom „Erdbrande“ und Überschwemmungen aus, um die naturhistorischen Relikte zu erklären (Blumenbach 1790, S. 16 f.). „Eine ganze Schöpfung organisierter Körper ist also einst nach aller Wahrscheinlichkeit untergegangen, und eine neue ist ihr succediert. Allein auch selbst in *dieser neuen* zeigt sich so viele Veränderlichkeit oder wie es Hr. von Haller nannte, Unbeständigkeit der Natur, dass einem schon *a priori* wie man sagt, auch hier das Aussterben ganzer Gattungen und die neue Entstehung von andern nicht unbegreiflich fallen dürfte, wenn auch nicht beides durch wirkliche *data* mehr als bloß wahrscheinlich gemacht würde. [...] Und so hat es gar nichts wider sich, dass auch in der großen Universal-Faune oder Flore der Schöpfung (zumal in der erstern) einmal wie gesagt eine Gattung aussterben, dagegen aber auch wohl eine neue zuweilen gleichsam *nacherschaffen* werden kann.“ (Blumenbach 1790, S. 28 ff., Hervorhebungen im Original) Blumenbach vertritt also nicht nur eine naturhistorische Katastrophentheorie, sondern auch eine Extinktion von Gattungen, die nicht wieder rückgängig gemacht werden kann, und eine Entstehung neuer Gattungen. Die entscheidende eliminierende Rolle hierbei spielen geologische Ereignisse; doch wie ist die Entstehung bzw. die „Nacherschaffung“ neuer Gattungen zu erklären?

3.2 *Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation*

In Blumenbachs Essay „Über den Bildungstrieb“ lässt sich erkennen, wie die Opposition von Evolution und Epigenese zur Erklärung der „Generation“ der Lebewesen mit der Entstehung der Biologie verknüpft. Dies drückt sich durch die Entwicklung einer eigenständigen Theoriebildung aus (deren Mangel Wolff knapp eine Generation vor Blumenbach noch deutlich beklagt hatte): „Inzwischen lassen sich doch diese unzählig-scheinenden Pfade die man sich zu bahnen versucht hat, um zur Lösung dieses größten aller physiologischen Rätsel [das Zeugungsgeschäft] zu gelangen, am Ende alle auf zwei Hauptwege hinausführen, die neuerlich unter den Namen der Evolution und der Epigenese allgemein bekannt wurden. Entweder nämlich man nimmt an, dass der reife, übrigens aber rohe ungeformte Zeugungsstoff der Eltern, wenn er zu seiner Zeit und unter den erforderlichen Umständen an den Ort seiner Bestimmung gelangt, dann zum neuen Geschöpf allmählich ausgebildet werde. Dies lehrt die Epigenese. Oder aber man verwirft alle Zeugung in der Welt, und glaubt dagegen, dass zu allen Menschen und Tieren und Pflanzen, die je gelebt haben und noch leben werden, die Keime gleich bei der ersten Schöpfung erschaffen wurden, so dass sich nun eine Generation nach der andern bloß zu entwickeln braucht. Deshalb heißt dies die Lehre der Evolution.“ (Blumenbach 1789, S. 13 f.) Blumenbach stellt Evolution und Zeugung nun in Opposition. Zugleich wird „Generation“ bei ihm schon im heutigen Sinne gebraucht. Die Bedeutung der Begriffe ändert sich wegweisend.

Blumenbach zählt eine ganze Reihe von Evolutionstheorien auf und teilt die historischen Vorläufer deutlicher als Wolff in zwei Lager: Bei Heraklit und Hippokrates finden sich die Keimanlagen zufällig und bilden eine Einheit, die sich anschließend entwickelt. Die modernen Evolutionstheoretiker stammen aus der Zeit der ersten Mikroskope. Als Ausgangspunkte der Evolution (=präformierten Entwicklung) gelten wahlweise die „Samentierchen“ (etwa mit dem eingeschlossenen Homunkulus bei Hartsoeker) oder die Keimzellen im Eierstock (etwa bei Malpighi); im Rückblick wird zwischen Animalkulisten und Ovisten unterschieden. Diese Theorie der Verschachtelung in den Eizellen beschreibt und kritisiert Blumenbach: „Nach dieser Evolutionstheorie haben wir, so wie das ganze Menschengeschlecht in beiden Eierstöcken unserer ersten Stamm-Mutter in einander geschachtelt und wie im tiefsten Todesschlaf versenkt beisammen gelegen. Zwar sehr im Kleinen, als Keime, aber, versteht sich, als präformierte, völlig ausgebildete Miniaturen.“ (Blumenbach 1789, S. 23)

Die Zeugungstheorien am Ende des 17. Jahrhunderts wurzelten noch in der mittelalterlichen Kosmologie und Theologie. Blumenbach versucht, die Zeugungstheorie aus dieser theologisch-kosmologischen Umklammerung zu befreien. Es ist dieser aufklärerische Impetus Blumenbachs, der Kants Aufmerksamkeit geweckt haben dürfte und der aus Sicht Kants einen Fortschritt zu Leibniz' Präformationslehre darstellte. Blumenbach muss Kant wie ein moderner Vertreter jener Synthese von Empirismus und Rationalismus vorgekommen sein, die er selbst vertrat.

Auf Basis einer Reihe von Beobachtungen zur Wiederherstellung von abgetrennten Armen

3 Evolution und Epigenese

bei Polypen und mit Hilfe eines Vergleichs, den Blumenbach zur Wundheilung beim Menschen macht, wendet er sich von den Evolutionstheoretikern ab, obwohl er deren empirischen und theoretischen Zugang (die Mikroskopie und Albrecht von Hallers Schriften) sehr achtet. Schon 1744 hatte der Schweizer Abraham Trembley zeigen können, dass sich aus den zwei Stücken eines zerschnittenen Polypen wieder ganze, lebende Tiere entwickelten. Diese Versuche gehören zu den frühesten experimentellen Zugängen und erregten die Aufmerksamkeit von Philosophen, Medizinern und Naturhistorikern (Hoorn 2007). Blumenbach blickt auf eine Jahrzehnte dauernde Debatte zurück und geht über diese hinaus, indem er nicht nur (wie Wolff oder Maupertius) für die Epigenese argumentiert: „Dass keine präformierten Keime präexistieren: sondern dass in dem vorher rohen ungebildeten Zeugungsstoff der organisierten Körper, nachdem er zu seiner Reife und an den Ort seiner Bestimmung gelangt ist, ein besonderer, dann lebenslang tätiger Trieb rege wird, ihre bestimmte Gestalt anfangs anzunehmen, dann lebenslang zu erhalten, und wenn sie ja etwa verstümmelt wurden, wo möglich wieder herzustellen. Ein Trieb, der folglich zu den Lebenskräften gehört, der aber eben so deutlich von den übrigen Arten der Lebenskraft der organisierten Körper (der Kontraktilität, Irritabilität, Sensilität, etc.) als von den allgemeinen physischen Kräften der Körper überhaupt, verschieden ist; der die erste wichtigste Kraft zu aller Zeugung, Ernährung, und Reproduktion zu sein scheint, und den man um ihn von anderen Lebenskräften zu unterscheiden, mit dem Namen des Bildungstriebes (nisus formativus) [sic!] bezeichnen kann.“ (Blumenbach 1789, S. 31 f.).

Zur explanatorischen Rolle des Bildungstriebes macht Blumenbach gleich darauf eine interessante Bemerkung: „Hoffentlich ist für die mehresten Leser die Erinnerung sehr überflüssig, dass das Wort Bildungstrieb, so gut, wie die Worte Attraktion, Schwere etc. zu nichts mehr und nichts weniger dienen soll, als eine Kraft zu bezeichnen, deren konstante Wirkung aus der Erfahrung erkannt worden, deren Ursache aber so gut wie die Ursache der genannten, noch so allgemein anerkannten Naturkräfte, für uns *qualitas occulta* ist.“ (Blumenbach 1789, S. 32). Blumenbach stellt sich in eine Reihe mit Ovid und Newton und betont, dass das Wort nur ein Bezeichner für Wirkungen ist, deren Ursachen zu beschreiben offen bleibt (aber nicht offen bleiben muss). Blumenbach vertrat insofern keinen Vitalismus, weil der Bildungstrieb nicht als explanatorisches Prinzip fungiert. Vielmehr dient der Begriff als Bezeichnung für eine Reihe von Phänomenen, die er zu erklären wünscht, und für die noch Gesetze zu finden seien. Auf dieses Argument geht Darwin später explizit ein, indem er erneut den provisorischen Charakter des „*nisus formativus*“ betont und zu seinen „Gesetzen der Variation“ überleitet; eine Rezeptionslinie, die nicht in das übliche Bild von Darwin passt. Sowohl Darwin als auch Blumenbach grenzen sich von denjenigen Theorien ab, die mit der Behauptung einer Lebens-Kraft bereits etwas zu erklären meinen. Blumenbach wendet sich sowohl gegen Wolffs epigenetische „*vis essentialis*“ als auch gegen Hallers und Bonnets Präformationismus. Blumenbach versucht den Streit von

3.2 *Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation*

Präformation und Epigenese zu lösen, indem er die empirische Evidenz beider Lager aufgreift und ein neues Konzept einführt, das für weitere empirische Forschung offen bleibt. Sein epigenetischer Bildungstrieb hat damit programmatischen Charakter. Blumenbach hofft, dass eines Tages Naturgesetze formuliert werden können, welche die Phänomene des Bildungstriebs erklären. Der Oberbegriff „Vitalismus“ zur Kennzeichen der Haltung und Theorie Blumenbachs ist kaum hilfreich, weil er die Lebensphänomene nicht auf eine Lebenskraft reduzieren wollte, sondern den Bildungstrieb als Erscheinung unbekannter Naturgesetze verstand.

Im zweiten Abschnitt widerlegt Blumenbach Hallers Theorie von der Präexistenz des präformierten Keims im weiblichen Ei. An seiner Widerlegung ist bedeutsam, wie Blumenbachs epigenetische Haltung die entscheidenden Argumente liefert: Die Kontinuität bestimmter Strukturen (Häute und Blutgefäße des Dotters und des Mutterkuchens) lasse nicht den Schluss zu, dass diese Strukturen schon immer koexistiert hätten: „so folgt ja daraus noch bei weitem nicht, dass diese Häute und Gefäße, wenn sie auch wirklich nun mit einander kontinuierten, deshalb auch von je zusammen koexistiert haben müssen!“ (Blumenbach 1789, S. 48) Blumenbach gibt weitere, drastische Beispiele, etwa von entfernten Krebsgeschwüren, in denen sich Zähne und Haare fanden, oder Totgeburten, in denen anormale Strukturen erkennbar sind, und Neubildungen von Strukturen (bei Polypen wie auch beim Menschen). Dass Blumenbach auch derartige Beispiele heranzieht, zeigt, dass eine wichtige Abstraktion bereits stattgefunden haben muss: Die Bildung von organischen Strukturen ist ein Phänomen, das nicht durch die Präexistenz dieser Strukturen erklärt werden kann. Weil keine präformierten Keime mehr zur Existenz pathologischer Strukturen angenommen werden können, ist die Einschachtelungshypothese unbrauchbar (Blumenbach 1789, S. 74).

Blumenbach weist auf ein botanisches Beispiel hin: die „gänzliche vollbrachte Verwandlung einer natürlichen Pflanzengattung in die andere“ (Blumenbach 1789, S. 76). Die Widerlegung der Präformationstheorie im späten 18. Jahrhundert impliziert auch schon eine Widerlegung der Konstanz der Arten. Auf Basis dieser neuartigen Perspektiven wird klar, dass die Epigenese-Theorie bei Blumenbach für verschiedene Denker wie Goethe, Kant und Schelling einen neuen Horizont erkennbar werden ließ. Es fehlt nicht die Möglichkeit der Veränderlichkeit der Arten, sondern die genealogische und gradualistische Erklärung derselben. Blumenbachs Epigenese legte sowohl eine Basis für die epigenetischen Theorien Goethes, Schellings und Kants als auch Darwins epigenetische Perspektive auf den Organismus. Interessanterweise rezipierte Blumenbach in seiner Epigenese-Theorie bereits den Pionier der Pflanzen-Hybrid-Forschung Kölreuter, in dessen Folge zwei Generationen später Mendels Verbindungsversuche entstanden. Wir werden sehen, dass Mendel nicht so weit wie Blumenbach gegangen ist, was die Implikationen der Hybrid-Forschung für die Konstanz der Arten betrifft. Die Präformationslehre kann laut Blumenbach die Versuche Kölreuters nur dadurch erklären, dass diese weitere Bildungskräfte

3 Evolution und Epigenese

annehmen muss, die den präformierten Keimen zur Hilfe kommen. Blumenbach entlarvt die Inkonsistenz der Präformationslehre: „Und wenn nun diese bildenden Kräfte so stark sind, dass sie binnen weniger Generationen die ganze Form des mütterlichen Keims gleichsam vertilgen und in eine andere umschaffen, so ist nicht abzusehen, wozu denn also überhaupt der Keim präformiert zu sein brauchte?“ (Blumenbach 1789, S. 77)

Nachdem Blumenbach die Evolutions- bzw. Präformationstheorie widerlegt hat, macht Blumenbach im dritten Abschnitt den Versuch, Gesetze des Bildungstriebes zu bestimmen. Die Transparenz ausgewählter Untersuchungsobjekte erlaubte es Blumenbach, die inneren Strukturveränderungen einer Wasserpflanze und eines Polypen im Laufe des Lebenszyklus zu beobachten. Die Verallgemeinerung dieser Beobachtungen zeigt, welche der beiden Theorien auch bei warmblütigen Tieren zutreffen wird, die der „Präexistenz eingeschachtelter Keime oder die des Bildungstriebes, der das neue Geschöpf aus dem ungeformten Zeugungsstoff der alten ausbildet“ (Blumenbach 1789, S. 91). In einem weiteren Schritt verallgemeinert Blumenbach: „Generation und Reproduktion – Zeugung und diese Wiederersetzung, sind beides Modifikationen ein und eben derselben Kraft: die letztere ist nichts anders, als eine partielle Wiederholung der erstern“ (Blumenbach 1789, S. 92). Diese Verbindung von Phänomenen zu einem neuen Explanandum wird noch in Darwins Pangenese-Theorie zu finden sein.

Die Gesetze des Bildungstriebes bilden den Schluss in Blumenbachs Abhandlung:

1. „Die Stärke des Bildungstriebes steht mit dem zunehmenden Alter der organisierten Körper in umgekehrten Verhältnis.“ (Blumenbach 1789, S. 101)
2. „Wiederum ist dieser frühe Bildungstrieb doch bei den neuempfangenen Säugetieren noch ungleich stärker, als bei dem bebrüteten Küchelchen im Ei.“ (Blumenbach 1789, S. 106)
3. „Aber auch bei Formation der einzelnen Teile des organisierten Körpers ist der Bildungstrieb bei manchen derselben von einer festeren, bestimmteren Wirksamkeit als bei anderen.“ (Blumenbach 1789, S. 107)
4. „Unter die mancherlei Abweichungen des Bildungstriebes von seiner bestimmten Richtung gehört vorzüglich diejenige, wenn er bei Bildung der einen Art organischer Körper, die für eine andere Art derselben bestimmte Richtung annimmt.“ (Blumenbach 1789, S. 108)
5. „Eine andere eben so merkwürdige Abweichung des Bildungstriebes ist, wenn bei Ausbildung der Sexualorgane die beim einen Geschlecht mehr oder weniger von der Gestalt des anderen annehmen.“ (Blumenbach 1789, S. 110)

3.2 *Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation*

6. „Wenn aber endlich der Bildungstrieb nicht bloß wie in den vorigen Fällen eine fremdartige, sondern eine völlig widernatürliche Richtung befolgt, so entstehen eigentlich sogenannte Missgeburten.“ (Blumenbach 1789, S. 111)

Der Bildungstrieb ist das zentrale Prinzip zum Verständnis der Entwicklung. Aufgrund eines quantitativen Verständnisses kann dieser je nach Lebewesen, Körperteil und Lebensalter des Organismus stärker oder schwächer ausgeprägt sein. Im Vergleich zu Harvey und Wolff ist das epigenetische Denken deutlich verallgemeinert worden. Die Epigenese ist nicht vorbestimmt, aber sie hat eine Richtung und wird als ein im Ganzen modifizierbarer Prozess verstanden. Abweichungen in geschlechtlicher oder körperlicher Hinsicht werden darum als Degenerationen aufgefasst. Der Bildungstrieb bekommt darum auch eine zentrale Rolle beim Verständnis der Konstanz bzw. Veränderlichkeit der Arten.

Wir haben zu Beginn dieses Abschnittes bereits gesehen, dass Blumenbach eine Veränderlichkeit der Schöpfung angenommen hat. Wie also kommen Naturgeschichte und Epigenese bei Blumenbach zusammen? In den „Beiträgen zur Naturgeschichte“ stellt Blumenbach direkte Bezüge zwischen Bildungstrieb und Naturgeschichte her: „*Wenn* die Vorwelt eine Totalrevolution erlitten hat, wie es wohl unverkennbar scheint; und *wenn* diese Revolution wahrscheinlicher Weise durch einen allgemeinen Erdbrand bewirkt worden ist; so muss wohl nachher ein sehr langer Zeitraum verstrichen sein, ehe die neueränderte Rinde unsers Planeten nun wieder abgekühlt und überhaupt ihre Oberfläche wiederum geschickt ward, mit neuer Vegetation belebt und mit neuer tierischer Schöpfung beseelt zu werden. Wie sie zu dieser Reife gediehen war, dann hat der Schöpfer wohl im ganzen die gleichen Naturkräfte zur Hervorbringung der neuen organischen Reihe wirken lassen, die auch in der Vorwelt diese Absicht erfüllt hatten. Nur dass der *Bildungstrieb* nach dem durch eine solche Totalrevolution freilich wohl anders modifizierten Stoffe auch bei Erzeugung der neuen Gattungen eine von der damaligen mehr oder weniger abweichende Richtung hat nehmen müssen.“ (Blumenbach 1790, S. 24 ff., Hervorhebungen im Original) Obwohl Blumenbach eine Degeneration des Bildungstriebes bei Entwicklungstörungen heranzog (siehe oben), wies er diese Erklärung hier zurück: „Und die etwanige [sic!] Einwendung, ob nicht dieser Unterschied auch wohl durch bloße *Degeneration* in einer langen Reihe von Jahrtausenden habe bewirkt werden können, wird sehr leicht durch diejenigen Beispiele widerlegt, wo die Verschiedenheit zwischen fossilen und frischen, einander im Ganzen ziemlich ähnelnden Conchylien doch von *der* Beschaffenheit ist, dass sie schlechterdings weder für eine Folge der Abartung, noch für eine zufällige Monstrosität, sondern schwerlich für etwa anders als für eine veränderte Richtung des Bildungstriebes gehalten werden kann.“ (Blumenbach 1790, S. 26, Hervorhebungen im Original) Degeneration wird also auf die Gene-

3 Evolution und Epigenese

ration, nicht aber die Naturgeschichte angewandt: Die zwei Prozesse und ihre unterschiedlichen zeitlichen Skalen müssen hierzu unterschieden sein. Gleichwohl spielen Degenerationen der Arten ebenfalls eine naturhistorische Rolle: „Auch die Degeneration der Tiere und Pflanzen von ihrer ursprünglichen Stammrace in Spielarten, gehört zu den auffallenden Erweisen der Veränderlichkeit in der Schöpfung. In der Mitte des XVIIten Jahrhunderts kannte man keine andere Tulpe in Europa als die gemeine gelbe Stammart. Und keine 200 Jahre nachher hatten schon ein leidenschaftlicher Liebhaber dieser Blumen [...] dreitausend Abbildungen von verschiedenen Spielarten derselben zusammen gebracht.“ (Blumenbach 1790, S. 33) Der Bildungstrieb spielt bei der Bestimmung von Stammarten eine entscheidende Rolle und nimmt insofern eine explanatorisch ähnliche Rolle wie Buffons *moule intérieure* ein. Die Richtung des Bildungstriebes kann jedoch bei Blumenbach grundsätzlich geändert werden und so Unterschiede zwischen fossilen und rezenten Formen erklären. Damit nimmt der Bildungstrieb eine explanatorische Rolle im Verständnis der Naturgeschichte und der Epigenese ein; Blumenbachs Schriften tragen erste Züge einer epigenetischen Naturgeschichtstheorie. Der Begriff „Evolution“ steht in doppelter Hinsicht als Gegenpol zu Blumenbachs Bildungstrieb: Die bloße Entwicklung eines präformierten Keimes ist weder mit der Veränderlichkeit der Schöpfung noch mit der epigenetischen Entwicklung des einzelnen Organismus vereinbar.

Die Universalität des epigenetischen Bildungsprinzips war wegbereitend für die Embryologie und die Idee der Ontogenese. Zugleich macht diese Universalität auch schon die Konstanz der Arten und des Geschlechts fragwürdig. Blumenbachs Bildungstrieb korrespondiert zwar mit Buffons innerem Formprinzip, geht in der Frage der Artkonstanz aber einen Schritt weiter. Blumenbach generalisiert also das epigenetische Prinzip, das beiden zugrunde liegt, und wendet sich sowohl gegen die Präformationslehre als auch gegen die Unveränderlichkeit der Schöpfung. In Blumenbachs epigenetischem Bildungstrieb liegt insofern ein Keim für die spätere Unterscheidung Haeckels von Onto- und Phylogenese. Beide Typen von „Entwicklungsgeschichte“ haben einen gemeinsamen begrifflichen und konzeptuellen Ursprung.

3.2.2 Goethes Synthese von Form und Wandel

Mit Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832) hat sich ein weiterer Zeitgenosse Kants und Blumenbachs in denselben Jahren mit Fragen der gerade entstehenden Biologie beschäftigt. Neben naturwissenschaftlichen und -philosophischen Fragen zum Licht und der Morphologie der Tiere hat sich Goethe auch mit Fragen beschäftigt, die im von Blumenbach gefassten Problembereich zwischen Epigenese, Evolution und Naturgeschichte zu verorten sind. Goethes „Metamorphose der Pflanzen“ (1790) gibt ein Beispiel dafür, wie das epigenetische Denken ein neues Verständnis organischer Formen erfordert hat. Anders als Wolff oder Blumenbach verwendet Goethe den

3.2 *Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation*

Begriff der „Metamorphose“, was die unterschiedliche Akzentuierung zu Vertretern der „Epigenese“ deutlich macht. Die Präformations- bzw. Evolutionslehre ist bei Goethe dem Begriff nach nicht von Belang. Auf Grundlage einer ursprünglichen Konstanz der Form formuliert Goethe eine Entwicklungstheorie der Form.

Das (nachträglich titulierte) Thema seiner Schrift „Metamorphose der Pflanze“ umschreibt Goethe als „Wirkung, wodurch ein und dasselbe Organ sich uns mannigfaltig verändert sehen lässt“ (Goethe 1948, S. 64). Goethe hat keine epigenetische Abfolge von Prozessen im Sinn, sondern die Betrachtung der Entwicklungsstadien als Ausdruck einer einzigen Ur-Form. Diese soll empirisch, als eine Erfahrung, verstanden werden. Schillers Einwand, bei dieser Form handele es sich doch um eine Idee, hat Goethe beschäftigt (Goethe 1998, S. 541). Goethes Weigerung, auf Schillers (kantianischen) Einspruch einzugehen, hat nicht nur damit zu tun, dass er die sich wandelnde Form in der Anschauung vorzufinden meinte; er verortet auch die Ur-Form in der Wirklichkeit. Goethe und Schiller wurden sich nicht einig, ob die Form eine deskriptive oder explanatorische Rolle spielte, ob sie den Phänomenen zugeschrieben oder in den Phänomenen selbst wirksam ist. In diesem klassischen Streit finden wir auch einen Vorläufer späterer Debatten um den theoretischen Status der Information.

Goethe geht es nicht um die Form alleine. Ihn interessiert vor allem den Formenwandel und er möchte diesen auf das Besondere in der Natur angewandt wissen. Goethe unterscheidet dabei drei Typen:

- Die regelmäßige (fortschreitende) Metamorphose erfolgt „stufenweise“ als eine „Umwandlung einer Gestalt in die andere“ (Goethe 1948, S. 65). Die gesamte Metamorphose geht „von den ersten Samenblättern bis zur letzten Ausbildung der Frucht [...] zu jenem Gipfel [...] der Fortpflanzung durch zwei Geschlechter“ (Goethe 1948, S. 65).
- Bei der unregelmäßigen (rückschreitenden) Metamorphose „erschläft“ der Trieb, die Pflanze ist „unentschlossen“, „unserem Augen oft gefällig, aber innerlich [...] unwirksam“ (Goethe 1948, S. 65). Diese Umkehr der „Ordnung des Wachstums“ (Goethe 1948, S. 64) kann als methodisches Werkzeug zum Verständnis der Regelmäßigkeiten angewandt werden.
- Die zufällige Metamorphose kommt „von außen“ und ist „besonders durch Insekten gewirkt“, wird jedoch nicht weiter behandelt (Goethe 1948, S. 65).

Der regelmäßigen Metamorphose schreibt Goethe sowohl Ordnung als auch Zweck (= Fortpflanzung) zu und unterscheidet mehrere „Epochen“ (Goethe 1948, S. 72) der Metamorphose. Auf die Variabilität der Geschwindigkeit und deren Abhängigkeit von Umweltfaktoren weist er

3 Evolution und Epigenese

mehrfach hin und grenzt die Geschwindigkeit des Wachstums von der Existenz bestimmter Phasen ab. Goethe verbindet also eine feste Ordnung der verschiedenen Entwicklungsphasen mit der Variabilität im Ablauf dieser Phasen. Die Umwandlungen betreffen auch die Frage nach der Entstehung von Neuem. Goethe hält bzgl. des Kelches etwa fest: „Die Natur bildet also im Kelch kein neues Organ; sondern sie verbindet und modifiziert nur die uns schon bekannt gewordenen Organe, und bereitet dadurch eine Stufe näher zum Ziel.“ (Goethe 1948, S. 75) Diese Idee war bereits bei Wolff formuliert (siehe 3.1.6). Die feste Ordnung der Phasen verbietet bei Goethe jedoch nicht das Überspringen einer Epoche: „Auch gehet die Natur manchmal, indem sie das Organ des Kelchs gleichsam überspringt, unmittelbar zur Krone“ (Goethe 1948, S. 77).

Goethes Entwicklungstheorie scheint bei erster Betrachtung eine lineare Entwicklungsreihe zu behaupten. Genau genommen stellt er aber bei den Übergängen zwischen den einzelnen Epochen eine „abwechselnde Wirkung der Zusammenziehung und Ausdehnung“ der Organe fest, womit er beispielsweise die Übergänge von Kronenblättern zu Staubgefäßen erklärt (Goethe 1948, S. 79 f.). Gegen Ende der Untersuchung verallgemeinert Goethe diese Beobachtung: „so sind es doch nur immer dieselbigen Organe, welche, in vielfältigen Bestimmungen und unter oft veränderten Gestalten, die Vorschrift der Natur erfüllen. Dasselbe Organ, welches am Stengel als Blatt sich ausgedehnt und eine höchst mannigfaltige Gestalt angenommen hat, zieht sich nun im Kelche zusammen, dehnt sich im Blumenblatte wieder aus, zieht sich in den Geschlechtswerkzeugen zusammen, um sich als Frucht zum letztenmal auszudehnen.“ (Goethe 1948, S. 101) Goethe lässt also ein einziges (namenloses) Organ sich ausdehnen und zusammenziehen und darüber alle Wandlungen der Form hervorbringen: „Es versteht sich hiervon selbst, dass wir ein allgemeines Wort haben müssten, wodurch wir dieses in so verschiedene Gestalten metamorphosierte Organ bezeichnen, und alle Erscheinungen seiner Gestalt damit vergleichen könnten: Gegenwärtig müssen wir uns damit begnügen, dass wir uns gewöhnen die Erscheinungen vorwärts und rückwärts gegeneinander zu halten. Denn wir können ebensogut sagen: ein Staubwerkzeug sei ein zusammengezogenes Blumenblatt, als wir von dem Blumenblatte sagen können: es sei ein Staubgefäß im Zustande der Ausdehnung; ein Kelchblatt sei ein zusammengezogenes, einem gewissen Grad der Verfeinerung sich näherndes Stengelblatt, als wir von einem Stengelblatt sagen können, es sei ein durch Zudringen roherer Säfte ausgedehntes Kelchblatt.“ (Goethe 1948, S. 101) Die vergleichende Umschreibung der Unterschiede führt Goethe zwar zur Hypothese eines einzigen ursprünglichen Organs, aber der Vergleich selbst ist die methodische Basis seiner Hypothese und liefert das Material für den Schluss auf das eine formenwandelnde Organ. Goethes Zugang lässt sich als ein Suchen und Finden von Ähnlichkeiten zwischen verschiedenen Entwicklungsstadien verstehen. Das eigentliche Subjekt des Wandels bleibt unbestimmbar, zieht eine Spur der Verwandlungen und erklärt so die Entwicklung der Pflanze. Diese Entwicklung wird zeittheoretisch relativiert, weil das Vor und Zurück in den hypothetischen Übergängen

3.2 *Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation*

zwischen den Erscheinungen des Blattes symmetrisch behandelt wird. Goethes Suche nach Urformen und Urganen hat ihn zur Entdeckung ontogenetischer Muster geführt, seine Erklärung aber korrespondiert mit seiner klassischen Suche nach zeitlosen bzw. ursprünglichen Grundformen des Lebens, die noch als Garant hinter der Genese der Natur stehen.

Ein besonderer Aspekt seiner Metamorphosenlehre ist Goethes Vergleich zwischen Knospen („Gemmen“, „Augen“) und Samen: „Das Auge besteht aus mehr oder weniger entwickelten Knoten und Blättern, welche den [sic!] künftigen Wachstum weiter verbreiten sollen. Die Seitenzweige also, welche aus den Knoten der Pflanzen entspringen, lassen sich als besondere Pflänzchen, welche ebenso auf dem Mutterkörper stehen, wie dieser an der Erde befestigt ist, betrachten.“ (Goethe 1948, S. 90) Obwohl Goethe einen natürlichen Unterschied zwischen Knospen und Samen „bei ausgebildeten Pflanzen“ annimmt, gibt er zu Bedenken: „Steigen wir aber von da zu den unausgebildeten Pflanzen herab, so scheint sich der Unterschied zwischen beiden selbst vor den Blicken des schärfsten Beobachters zu verlieren. Es gibt unbezweifelte Samen, unbezweifelte Gemmen; aber der Punkt, wo wirklich befruchtete, durch die Wirkung zweier Geschlechter von der Mutterpflanze isolierte Samen mit Gemmen zusammentreffen, welche aus der Pflanze nur hervordringen und sich ohne bemerkbare Ursache loslösen, ist wohl mit dem Verstande, keineswegs aber mit den Sinnen zu erkennen.“ (Goethe 1948, S. 90) Interessant an diesem Unterscheidungsversuch ist, dass Goethe großen Wert darauf legt, sich im Rahmen seiner Theorie auch mit einem Phänomen zu beschäftigen, das der regelmäßigen Metamorphose nur als Kuriosum erscheinen kann. Goethe zieht darum eine scharfe Linie: „Alle Blumen, welche sich aus den Augen entwickeln, sind als ganze Pflanzen anzusehen, welche auf der Mutterpflanze ebenso wie diese auf der Erde stehen.“ (Goethe 1948, S. 92) Nur dadurch kann er die Einheit der Entwicklung „von ihrer Entwicklung aus dem Samenkorn bis zur neuen Bildung desselben“ (Goethe 1948, S. 89) gewährleisten. Auf dieser Überlegung aufbauend kann Goethe nun komplexere Morphologien der Pflanze als Komposition mehrerer Pflanzen interpretieren, insbesondere die „Bildung der zusammengesetzten Blüten und Fruchtstände“ (Goethe 1948, S. 91). Goethe ermutigt zur eigenständigen Fortsetzung seiner Methodik: „Wir sind überzeugt, dass mit einiger Übung es nicht schwer sei, sich auf diesem Wege die mannigfaltigen Gestalten der Blumen und Früchte zu erklären; nur wird freilich dazu erfordert, dass man mit jenen oben festgestellten Begriffen der Ausdehnung und Zusammenziehung, der Zusammendrängung und Anastomose wie mit algebraischen Formeln bequem zu operieren, und sie da, wo sie hingehören, anzuwenden wisse. Da nun hierbei viel darauf ankommt, dass man die verschiedenen Stufen, welche die Natur sowohl in der Bildung der Geschlechter, der Arten, der Varietäten, als in dem Wachstum einer jeden einzelnen Pflanze betritt, genau beobachte und miteinander vergleiche: so würde eine Sammlung Abbildungen, zu diesem Endzwecke nebeneinandergestellt, und eine Anwendung der botanischen Terminologie auf die verschiedenen Pflanzenteile bloß in

3 Evolution und Epigenese

dieser Rücksicht angenehm und nicht ohne Nutzen sein.“ (Goethe 1948, S. 93)

Die große Bedeutung Goethes für die Entwicklung der Morphologie wird oft methodisch festgemacht. Goethes anschauende Methode des systematischen Vergleichs rückt bereits die Feststellung von Ähnlichkeiten zwischen den Lebewesen ins Zentrum der Beobachtung. Goethe verwendet also im Rahmen seiner Entwicklungsmorphologie die vergleichende Methode zum Verständnis der Verwandtschaft verschiedener „Organe“ der Pflanzen. In der Evolutionsbiologie wird diese Methode später auf die Merkmale verschiedener Organismen ausgeweitet und zu einem zentralen Werkzeug der Evolutionsbiologie. Darüber hinaus korrespondiert bei Goethe die Entstehung eines bestimmten Organs mit der Einteilung in Phasen („Epochen“) der Metamorphose. Die enge Verbindung zwischen Entstehung und Funktion der Organe in Goethes Metamorphosetheorie ist für ein Verständnis epigenetischer Prozesse von grundsätzlicher Bedeutung. Sein mathematischer Anspruch wird nicht eingelöst, steht aber als Fernziel einer vergleichenden Metamorphosenlehre im Raum. Goethe sucht Gesetzmäßigkeiten der Metamorphose und hat damit Einfluss auf die Naturphilosophie genommen. Wir werden sehen, dass Mendel ein ähnliches Ziel wie Goethe verfolgte (und aus seiner Sicht auch erreichte).

An der Kritik Goethes an einigen Thesen Linnés lässt sich erkennen, dass Goethe nicht nur eine neue Methode, sondern eine neue Methodologie einführt. Goethe nennt zwei Ursachen, warum Linné keine vollkommene Metamorphosetheorie aufstellen konnte: Zum einen machte Linné seine Beobachtungen an „zusammengesetzten und lange dauernden Pflanzen“ (Goethe 1948, S. 97), zum anderen irrte er sich darin, dass er „die verschiedenen ineinandergeschlossenen Kreise des Pflanzenkörpers, die äußere Rinde, die innere, das Holz, das Mark, zu sehr als gleichwirkende, in gleichem Grad lebendige und notwendige Teile ansah“ und darum irrtümlicherweise den „Ursprung der Blumen- und Fruchtteile diesen verschiedenen Kreisen des Stammes“ zuschrieb (Goethe 1948, S. 97). Methodisch sieht Goethe sich dadurch im Vorteil, dass er zum Studium einjährige Pflanzen verwendete und dadurch die Metamorphose in ihrer weniger stark modifizierten Weise untersuchen konnte. Goethe geht also über Linné hinaus, als er die Metamorphose der Pflanze in verschiedene Phasen unterteilt, und keine entwicklungsunfähigen Gewebe wie die äußere Rinde zur Erklärung heranzieht, sondern sich auf die entwicklungsfähigen Gewebe beschränkt. Beobachtende Anschauung und Beschreibung der Metamorphose soll also einem genetischen Prinzip (der Lebenskraft) folgen: „Betrachten wir eine Pflanze in sofern sie ihre Lebenskraft äußert, so sehen wir dieses auf eine doppelte Art geschehen, zuerst, durch das *Wachstum*, indem sie Stengel und Blätter hervorbringt, und sodann durch die *Fortpflanzung*, welche in dem Blüten- und Fruchtbau vollendet wird. Beschauen wir das Wachstum näher, so sehen wir, dass, indem die Pflanze sich von Knoten zu Knoten, von Blatt zu Blatt fortsetzt, indem sie sprosst, gleichfalls eine Fortpflanzung geschehe, die sich von der Fortpflanzung durch Blüte und Frucht, welche *auf einmal* geschiehet, darin unterscheidet, dass sie *sukzessiv* ist, dass

3.2 Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation

sie sich in einer Folge einzelner Entwicklungen zeigt. Diese sprossende, nach und nach sich äußernde Kraft ist mit jener, welche auf einmal eine große Fortpflanzung entwickelt, auf das genaueste verwandt. Man kann unter verschiedenen Umständen eine Pflanze nötigen, dass sie immerfort *sprosse*, man kann dagegen den *Blütenstand beschleunigen*. Jenes geschieht, wenn rohere Säfte der Pflanze in einem größeren Maße zudringen; dieses, wenn die geistigeren Kräfte in derselben überwiegen.“ (Goethe 1948, S. 98, Hervorhebungen im Original) Die Lebenskraft kann sich also in der Fortpflanzung simultan, im Wachstum sukzessiv äußern. Umschreibt oder erklärt diese Lebenskraft die Metamorphosen? Da sich Goethe stark auf Wolff bezieht, dürfte er der Lebenskraft durchaus explanatorischen Status zugewiesen haben. Er greift auf Wolffs Erklärungsansatz zurück, im Mittelpunkt seiner Theorie steht aber die Beschreibung und Offenlegung der Prinzipien des Formenwandels. Insofern geht Goethe über Wolffs Ansatz hinaus.

Im Gegensatz zur Systematik, bei der spezifische, arttypische Unterscheidungen eine natürliche Ordnung konstituieren, hebt Goethe auf die Ähnlichkeiten der Organe zwischen verschiedenen Spezies ab und erklärt diese mit Hilfe der Metamorphose. Bei Goethe werden also Ähnlichkeiten (statt Identitäten und Differenzen) der Form qua Vergleich und Formalisierung festgestellt und anschließend über die Genese der Form erklärt. Die Genese der Form ist bei Goethe zwar konstant, zugleich deutet Goethe aber einen wechselseitigen Bezug zwischen weniger und stärker entwickelten Epochen des Blattes, und ist somit Wegbereiter einer Entwicklungsmorphologie, die auf die Annahme einer formgebenden Substanz verzichtet. Der Wandel der Form wird in Goethes „Metamorphose der Pflanzen“ zum Explanans der Form.

Die Begründer der modernen Embryologie, Heinz Christian Pander und Karl Ernst von Baer, wurden konzeptuell von Goethes Metamorphosen-Lehre und der Naturphilosophie beeinflusst (Schmitt 2005). Wir werden sehen, dass auch Charles Darwin noch einmal auf Goethe zurückgreift, um die Korrelationen des Wachstums zu erklären (siehe 4.2.4). In der heutigen Rezeption wird vor allem der ontogenetische Aspekt der Metamorphosenlehre betont. Dabei wird verkannt, dass Goethes Überlegungen die Unterscheidung von Ontogenese und Phylogenese noch nicht im heute gebräuchlichen Sinne zur Verfügung stand. In Goethes Schriften ist eine Verbindung von Entwicklung und Transformation angelegt, die sowohl naturphilosophisch von Schelling als auch empirisch von Pander und von Baer produktiv aufgegriffen werden konnte. In Folge dieser begrifflichen Offenheit von Entwicklung und Metamorphose etablierte sich ein Verständnis von Entwicklungsgeschichte, das noch bei Mendel nachwirkte und erst von Haeckel differenziert wurde.

Die konzeptuellen Weiterentwicklungen, etwa die Entstehung der Keimblattheorie bei von Baer, sind auch vor diesem Hintergrund zu betrachten. Dass es dabei zu empirisch und theoretisch begründeten Veränderungen und Konkretisierungen gekommen ist, hat den bei Goethe angelegten Zusammenhang von Entwicklung und Form nicht mehr rückgängig gemacht. Die

3 Evolution und Epigenese

Modifizierbarkeit und Wandelbarkeit der Form über die Artgrenzen hinweg wurde von D'Arcy Thompson in „On Growth and Form“ (Thompson 1942) aufgegriffen und von Gregory Bateson evolutions- und informationstheoretisch weiterentwickelt (Bateson 1987). Während die phylogenetische Dimension bei Goethe streitbar ist, hat sich eine solche später in jedem Falle eröffnet: Die evolutionäre Entwicklungsbiologie begreift die Naturgeschichte nicht nur, aber auch als eine Geschichte von Bauplänen. Waddington nimmt sogar eine Selektion archetypischer, organischer Formen an, die er auf Goethe rückbezieht (siehe 5.2.3).

3.2.3 Generische Präformation bei Kant

Ein weiterer Zeitgenosse Buffons und Wolffs war Immanuel Kant (1724-1804). Seine kritische Schriften gehören zu den prägendsten Werken der Aufklärung. Die „Kritik der reinen Vernunft“ wird im selben Jahr wie Blumenbachs Essay „Über den Bildungstrieb“ veröffentlicht. Deren zweite Auflage und Blumenbachs „Beiträge zur Naturgeschichte“ fallen in das selbe Jahr wie Kants „Kritik der Urteilskraft“. Kants Auseinandersetzung mit Fragen der Naturgeschichte und Kosmologie reicht weit in die vorkritische Periode. Schon Mitte des 18. Jahrhunderts spekuliert Kant über Lebewesen auf anderen Planeten des Sonnensystems und beschäftigt sich später - zeitgleich mit dem jungen Blumenbach - mit der Frage, ob es eine oder mehrere Menschenrassen gibt. In der vorkritischen Periode unterscheidet Kant noch vier Rassen, in der kritischen Periode hingegen geht er zum Begriff einer einzigen Menschenrasse über. In der „Kritik der Urteilskraft“ kommt Kant schließlich auf Fragen zum Organismus, zum Zweckbegriff und zur Naturgeschichte zurück. Dort muss sich die Gesamtkonzeption seiner kritischen Philosophie erweisen: Lassen sich die Grenzen des Erkennbaren, die Kant in der ersten Kritik-Schrift festgelegt hatte, konsistent ziehen? In Kants kritischen Schriften steht die Versöhnung zwischen Empirismus und Rationalismus im Vordergrund. Newton ist das große empirische Vorbild - Raum und Zeit sind darum die beiden einzigen Anschauungsformen. Doch noch zu Kants Lebzeiten wird die Biologie als Wissenschaft getauft. Seine Grenzbestimmungen waren in Zeiten erfolgt, da die Wissenschaften enorme empirische Fortschritte machten, sich spezialisierten und professionalisierten. In dieser Übergangs- und Umbruchsphase formuliert also Kants kritische Philosophie apriorische Formen und Grenzen der Erkenntnis. Wir werden im Folgenden betrachten, was das für sein Verständnis von Epigenese, Naturgeschichte und Organismus bedeutet.

Kants Konzeption des Organismus wird in der „Kritik der Urteilskraft“ entworfen. Der hierfür wichtigste Paragraph 65 „Dinge als Naturzwecke sind organisierte Wesen“ beginnt mit der einflussreichen Bestimmung des Naturproduktes, das „sich zu sich selbst wechselseitig als Ursache und Wirkung verhalten“ (Kant 1913, § 65) muss. Kant geht von einer mechanistischen Bestimmung des Naturproduktes zu einer organismischen über. Jedes biologische Phänomen,

3.2 *Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation*

das man als Produkt eines natürlichen Prozesses erklären will, soll Kant zufolge als Telos eines natürlichen Prozesses beschrieben werden. Fassen wir Zellen, Membranen, Kompartimente, Chromosomen und Proteine als Naturprodukte, müssen wir heute auch diese im Sinne Kants als Naturzwecke auffassen. Heutige funktionale Erklärungen stehen zu dieser Forderung in einem gespannten Verhältnis, da der Zweckbegriff ähnlich wie bei Kant nicht in die natürlichen Prozesse eingeschrieben werden soll, funktionale Aussagen aber nicht bloß als Zuschreibungen zu verstehen sind. Funktionale Aussagen spielen eine ontologische Rolle. Wir werden später einen einflussreichen Lösungsansatz bei Mayr betrachten (siehe 5.3.1), in welcher ebenfalls ein kausaler Dualismus behauptet wird. Kant hat einen davon zu unterscheidenden kausalen Dualismus vertreten.

Zur näheren Bestimmung des Verhältnisses von Naturprodukt und Naturzweck führt Kant die Unterscheidung zweier Formen von Kausalität ein: Reale Kausalrelationen sind „durch den Verstand gedacht“, ideale Kausalrelationen „nach einem Vernunftbegriff (von Zwecken) gedacht“ (Kant 1913, § 65). Der „nexus effectivus“ bildet sich aus realen Kausalrelationen, die er als eine „abwärts laufende Reihe von Phänomenen (A, B, ...)“ bestimmt - der „nexus finalis“ besteht aus idealen Kausalrelationen: eine „abwärts und aufwärts laufende Reihe von Phänomenen“ (Kant 1913, § 65).

Im selben Paragraphen baut Kant seine Vorstellung eines finalen Kausalnexus weiter aus: Die Kausalität der Naturzwecke ist ihm eine völlig andere Kausalität als diejenige, die Kant für die Mechanik verwendete. Diese Kausalität der Natur bedarf einer teleologischen Bestimmung des Organismus und ist hierin nicht vergleichbar mit der Art von Bestimmung, die der Künstler seinem Kunstwerk gibt. Damit wendet sich Kant explizit gegen analoge Übertragungen menschlicher Zweckhandlungen (in der Kunst, aber auch in der Technik) auf natürliche Zwecke. Die natürlichen Zwecke sind mit keinem bekannten physischen Naturvermögen erklärbar. Willentliche Akte (etwa in Analogie zum Künstler) scheiden zur Erklärung ebenfalls aus; eine Absage an deistische Naturerklärungen. Somit nimmt Kant Kurs auf eine Naturanschauung, nach der sich die natürliche Ordnung zwar als geordnet, nicht aber also willentlich geordnet vorstellen lässt.

Eine sehr bemerkenswerte Äußerung für den (laut Bergson) „Zertrümmerer der Metaphysik“ ist diese: „Der Begriff eines Dings als [...] Naturzweck [...] ist also kein konstitutiver Begriff des Verstandes oder der Vernunft.“ (Kant 1913, § 65) Während also der reale Nexus als vernünftige Voraussetzung (Apriorität) für die verstandesmäßige Betrachtung des klassischen Mechanik gilt, ist der ideale Nexus eine nicht vernunftmäßig begründbare Voraussetzung, nach der sich die Vernunft selbst ausrichten muss (Regularität). In organisierten Wesen finden wir laut Kant also jene Naturphänomene, die man als Naturzwecke betrachten muss, ohne dies mechanistisch erklären zu können, wobei Naturzwecke nicht mit praktischen Zwecken vergleichbar seien. Kant zufolge lassen sich nur bei Annahme eines ideal-logischen Nexus teleologische Erkenntnisse von der

3 Evolution und Epigenese

Natur gewinnen. Er formuliert also die Grundlagen einer organismischen Naturanschauung: (i) die mechanischen Beschreibungen der Natur sind integrierbar, indem die real-kausalen Erklärungen der Mechanismen belassen werden; (ii) die teleologischen Beschreibungen folgen einem anzunehmenden Regulativ des idealen Nexus, der nicht apriorisch und rational erklärt werden kann; (iii) Erklärungen müssen weder auf materielle, noch seelische Kräfte verweisen.

Wie passt nun Kants Organisationstheorie zu den Befunden der Naturgeschichte, die Kant anerkannt hat? In seinem Aufsatz „Bestimmung des Begriffs einer Menschenrasse“ war Kant vor der Möglichkeit veränderlicher Spezies zurückgewichen: „Nun ist es klar: dass, wenn der Zauberkräft der Einbildung, oder der Künstelei der Menschen an tierischen Körpern ein Vermögen zugestanden würde, die Zeugungskraft selbst abzuändern, das uranfängliche Modell der Natur umzuformen, oder durch Zusätze zu verunstalten, die gleichwohl nachher beharrlich in den folgenden Zeugungen aufbehalten würden, man gar nicht mehr wissen würde, von welchem Originale die Natur ausgegangen sei, oder wie weit es mit der Abänderung desselben gehen könne, und, da der Menschen Einbildung keine Grenzen erkennt, in welche Fratzen-gestalt die Gattungen und Arten zuletzt noch verwildern dürften.“ (Kant 1775, S. 97) Von dieser Vorstellung zieht Kant sich auf die gegensätzliche Position zurück, „gar keinen in das Zeugungsgeschäft der Natur pfuschenden Einfluss der Einbildungskraft gelten zu lassen und kein Vermögen der Menschen, durch äußere Künstelei Abänderungen in dem alten Original der Gattungen oder Arten zu bewirken, solche in die Zeugungskraft zu bringen und erblich zu machen.“ (Kant 1775, S. 97) Kant fährt fort und argumentiert scharf gegen die Abänderlichkeit der Spezies als Beförderung eines schwärmerischen Hanges zur magischen Kunst.

Einige Jahre später diskutiert Kant die für diese Untersuchung relevanten Termini Epigenesis, Evolution und Involution im Anhang zur Kritik der Urteilskraft unter dem Motto einer „Methodenlehre der teleologischen Urteilskraft“. Dabei entzieht Kant die Teleologie dem Themenbereich der Naturwissenschaften ebenso wie der Theologie, denn „die Teleologie, als Wissenschaft, gehört also zu gar keiner Doktrin, sondern nur zur Kritik [...] der Urteilskraft“ (Kant 1913, § 79). Methodisch fragt Kant dahingehend, „wie über die Natur nach dem Prinzip der Endursachen geurteilt werden müsse“ (Kant 1913, § 79). Auch wenn Kant an der Unabänderlichkeit der Arten festhält, hält er es für „rühmlich“, nach einem System in der Organisation der Arten zu suchen, das dem „Erzeugungsprinzip“ folgt (Kant 1913, § 80). Die Analogien der Lebensformen stärken „die Vermutung einer wirklichen Verwandtschaft derselben in der Erzeugung von einer gemeinschaftlichen Urmutter, durch die stufenartige Annäherung einer Tiergattung zur andern“ (Kant 1913, § 80), allerdings muss der Naturforscher „eine auf alle diese Geschöpfe zweckmäßig gestellte Organisation beilegen“ (Kant 1913, § 80). Für die Annahme der Veränderlichkeit zieht Kant methodische Grenzen: Selbst wenn sich Veränderungen von Individuen einer Gattung vererben und in die „Zeugungskraft“ aufnehmen ließen, müsste dies „in der Spezies

3.2 *Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation*

vorhandenen zweckmäßigen Anlage zur Selbsterhaltung der Art“ (Kant 1913, § 80) angelegt und daraus entwickelt sein. Ginge man von dem Prinzip ab, dass nicht in die Zeugungskraft aufgenommen würde, „was nicht auch in einem solchen System von Zwecken zu einer der unentwickelten ursprünglichen Anlagen gehört“ (Kant 1913, S. § 80), wäre nicht sicher, „ob nicht mehrere Stücke der jetzt an einer Spezies unzutreffenden Form ebenso zufälligen zwecklosen Ursprungs“ (Kant 1913, § 80) wären. Kant sieht also in der Veränderlichkeit der Spezies und der Zeugungskraft eine generelle Infragestellung des teleologischen Prinzips, das nun allenfalls noch „für den Urstamm (den wir aber nicht kennen)“ (Kant 1913, § 80) gelten würde. Kant sieht die Folgen, kann diese aber aus methodischen Gründen nicht mittragen, da seine gesamte Argumentation zum Verhältnis von Mechanik und Teleologie beim Naturverständnis fragwürdig werden müsste. Im folgenden diskutiert Kant dieses Verhältnis: Weder die mechanische noch die teleologische Begründung ist zur bloßen „Möglichkeit eines organisierten Wesen“ ausreichend – die Vereinigung beider Begründungsformen jedoch „begreift unsere Vernunft nicht“, sondern liegt „im übersinnlichen Substrat der Natur“ (Kant 1913, § 80). Die organisierten Wesen seien als Naturprodukte ohne eine mechanische Kausalität ebenso wenig denkbar, wie deren Erzeugung ohne das teleologische Prinzip.

Wie ist nun die Erzeugung der Wesen verständlich? Die Beantwortung dieser Frage ist bei Kant vertrackt, da er sowohl der Schöpfungslehre als auch einer rein mechanischen Lehre eine Absage erteilen muss. Kant sucht nach einem plausiblen mittleren Weg und argumentiert für den Prästabilismus und gegen den Okkasionalismus. Diese Gegenüberstellung basiert auf älteren Diskussionen, zu welchem Zeitpunkt Gott in die Schöpfung eingreift. Kant entledigt sich des Okkasionalismus, wonach die „bei Gelegenheit einer jeden Begattung“ (Kant 1913, § 81) sich mischende Materie die organische Bildung ergeben würde. Eine solche spontane Zeugung aus einer obersten Weltursache lehnt Kant ab, weil dadurch die Natur gänzlich verloren ginge. „Prästabilismus“ bedeutet bei Kant, dass die oberste Weltursache ihre Weisheit nur in die ersten Produkte ihre Anlage gebracht hat, und lässt sich als eine Interpretation der prästabilisierten Harmonie (zwischen göttlicher und irdischer Ordnung) nach Leibniz verstehen. An dieser Stelle unterscheidet Kant zwischen zwei Formen dieser Lehre: der individuellen Präformation (Evolution) und der generischen Präformation (Epigenesis, Involution oder Einschachtelung). Kant argumentiert gegen die individuelle Präformation, da es seiner Ansicht nach irrelevant sei, ob der Schöpfer „im Anfange, oder im Fortlaufe der Welt“ (Kant 1913, § 81) die Lebensformen entstehen ließe. Für Kant ist die individuelle Präformation „übernatürlicher“ als die generische Präformation, weil alle Anlagen bis zu ihrer Evolution zu einem bestimmten Zeitpunkt geschützt werden müssten und viele der nicht-entwickelten Schöpfungen „unnötig und zwecklos gemacht würden“ (Kant 1913, § 81). Aus heutiger Sicht ist Kants Argumentation weder recht zu bejahen noch zu verneinen. Seine Teleologie schließt aus, was im evolutionstheoretischen Kontext

3 Evolution und Epigenese

entscheidend wird. Die Überproduktion der „Schöpfungen“ wird bei Darwin zum Teil der evolutionären Logik. Dies hätte Kant aus theologischen und teleologischen Gründen abgelehnt. Kants Argumentation zeigt progressive und regressive Tendenzen. Durch die Konfiguration von Teilhypothesen in bestimmte Gruppen (etwa der beiden Kausalprinzipien) entsteht ein Kompromiss, der für den weiteren Fortgang der Biologie hinderlich ist. Später hat Kant dies selbst bemerkt (siehe unten).

Kant favorisiert also die generische Präformation bzw. Epigenese schon darum, weil hier „wenigstens, was die Fortpflanzung betrifft“ die Natur „als selbst hervorbringend, und nicht bloß entwickelnd, betrachtet“ wird (Kant 1913, § 81). Diese Theorie kommt also mit dem „kleinstmöglichen Aufwande des Übernatürlichen“ aus und überlässt „alles Folgende vom ersten Anfange an der Natur“ (Kant 1913, § 81). Kant hat sich intensiv mit Blumenbachs Schriften auseinandergesetzt und dabei insbesondere dessen „Bildungstrieb“ rezipiert. Kant versteht den Bildungstrieb als das „Vermögen der Materie [...] in einem organisierten Körper“ (Kant 1913, § 81). In Kants Interpretation kommen also Mechanismus und Teleologie zusammen, weil er Blumenbach so versteht, dass der (teleologische) Bildungstrieb „unter der höheren Leitung und Anweisung“ der Materie steht (Kant 1913, § 81). Dies ermöglicht Kant die Beantwortung der Frage nach der Zeugung der Lebewesen dadurch, dass die teleologische Kausalität sich mit der mechanischen Kausalität vereinen lässt. Kant versucht so mit Hilfe Blumenbachs einer vertrackten theoretischen Situation zu entkommen. Die „generische Präformation“ ist Kants Kompromiss. Zur Formulierung desselben stellt Kant Präformation und Epigenese nicht in einen Antagonismus wie Wolff oder Blumenbach. Stattdessen argumentiert Kant für Epigenese und generische Präformation, nicht aber für eine Präformation, die der Natur und der Materie keine bildende Rolle zugesteht. Kants Eintreten für die Epigenese ist das Resultat seiner Suche nach einem Kompromiss zwischen Schöpfungslehre, Mechanik und seiner Naturzwecklehre. Die theologischen Fragen verbannt Kant in den übersinnlichen, der Vernunft nicht zugänglichen Bereich, in dem realer und idealer Kausalnexus zusammenfallen. Die Präformiertheit der Organisation ist insofern abgemildert, als Präformation selbst zu einer aus der Materie hervorgehenden Kraft gemacht wird. Kants Kompromiss erscheint aus heutiger Sicht rätselhaft, soll aber die Vorstellungskraft der zeitgenössischen und späteren Generation von (deutschen) Biologen angeregt haben: Von Kant geht laut Lenoir (1980) die Strömung einer vitalistischen Mechanik aus und findet ihren Weg zur Embryologie und Entwicklungsmechanik. In der Tat werden wir sehen, dass noch Weismanns Suche nach dem nächsten progressiven Kompromiss noch in den begrifflichen Bahnen der Unterscheidungen von Evolution und Epigenese bleibt. Bezogen auf Leibniz wiederum hat Kant eine Weiterentwicklung des Präformationsdenken vollzogen. Kant steht also in einer Mittlerrolle zwischen der Präformationslehre bei Leibniz und den sich später auffächernden Verständnissen von Epigenese, Präformation und Evolution. Kant hat dabei

3.2 *Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation*

zu einer Naturalisierung der Präformation selbst beigetragen; eine Naturalisierung, ohne welche die spätere Genetik nicht denkbar ist. Wenn wir noch einmal weiter zurück an Augustinus denken, lässt sich erkennen, dass in einem langwierigen, verschlungenen Prozess Eigenschaften der göttlichen Sphäre in die Natur übertragen wurden. Diese Naturalisierungen sind auch Säkularisierungen und waren von begrifflichen Widersprüchlichkeiten und kruden Kompromissen gekennzeichnet.

Diese Naturalisierungstendenzen wirkten in Kants späteren (posthum veröffentlichten) Schriften weiter und führten zu einer erstaunlichen Wende in Kants Denken, die insbesondere den Kompromiss von Mechanismus und Teleologie betrifft. Darum werden in Kants letzten Lebensjahren kosmo-, teleo- und biologische Fragen zum entscheidenden Antrieb weiterer Versuche einer Grundlegung seiner gesamten kritischen Schriften. Angesichts der Stellung der Epigenese im Zentrum des eben angesprochenen Kompromisses sind Kants post-kritische Überlegungen als das Ergebnis seiner Rezeption empirischer und theoretischer Innovationen der jüngsten Zeit zu verstehen.

In Fragen zur „Cosmotheologie“ wendet sich Kant gegen zu einfache Naturalisierungen im Sinne Spinozas und bezieht sich ablehnend auf Schellings frühe Naturphilosophie: „Gott ist nicht die Weltseele“ (Kant 1936, S. 19). Dabei finden sich apodiktische, teilweise auch abbrechende Versuche einer durchgängigen Argumentation: „Gott ist nicht ein Weltbewohner sondern Inhaber. Als das erste (als Sinnenwesen) wäre er die Weltseele zur Natur gehörend.“ (Kant 1936, S. 30) „Gott, die Welt, und der Weltschöpfer (architectus) Dieser ist doch nicht der Demiurgus ein mechanisch wirkendes Prinzip“ (Kant 1936, S. 34) Kant zieht weiterhin Grenzen zwischen dem, worüber wir etwas sagen können und worüber wir schweigen müssen: „Ob ein Gott in der Natur sei (gleichsam als Weltseele) kann nicht gefragt werden[,] denn dieser Begriff ist kontradiktorisch; aber in der moralisch-praktischen Vernunft und dem kategorischen Imperativ offenbart er sich“ (Kant 1936, S. 92). Da die göttliche Sphäre noch ein Refugium (als Inhaber der Welt) für sich beanspruchen kann, ist auch bei Kant das Verhältnis von Gott und Welt (Natur) auf eine Vermittlung angewiesen: „Man kann Gott u[nd] die Welt nicht in die Idee eines Systems (universum) bringen, da sie heterogen [sind,] sondern muss durch einen Mittelbegriff.“ (Kant 1936, S. 38)

Während die göttliche Sphäre noch erhalten bleibt, wird die Dichotomie von Mechanismus und Organismus selbst transparenter, wenn auch nicht völlig aufgelöst. Zwar hält Kant weiterhin an der apriorischen Bestimmung des Organismus fest: „Die Definition eines organischen Körpers ist[,] dass er ein Körper ist dessen jeder Teil um des anderen willen (wechselseitig als Zweck und zugleich als Mittel) da ist. - Man sieht leicht, dass dies eine bloße Idee ist[,] der a priori die Realität (d.i. dass es ein solches Ding geben könne) nicht gesichert ist.“ (Kant 1936, S. 210) Zugleich schreibt sich diese apriorische Annahme der Naturzwecke in die Maschinerie der

3 Evolution und Epigenese

Natur ein: „Maschine ist ein fester Körper, dessen Zusammensetzung nur durch den Begriff von einem Zwecke möglich ist nach der Analogie einer gewissen absichtlichen Bewegung geformt ist. Wenn diese Form nicht als wirkliche, sondern bloß denkbare Absicht vorgestellt wird, so ist ein solcher Körper eine natürliche Maschine. Organische Körper sind also natürliche Maschinen.“ (Kant 1936, S. 211) In Folge dieser Ansicht denkt Kant zuletzt doch über die Weltseele und eine Teleologizität in der Natur nach: „Ein organischer Naturkörper wird also als Maschine (ein seiner Form nach nach absichtlich gebildeter Körper) gedacht. Da nun die Absicht zu haben nimmermehr ein Vermögen der Materie sein kann; weil es die absolute Einheit eines Subjects ist, welches das Manigfaltige der Vorstellung in Einem Bewusstsein verknüpft[,] alle Materie aber und jeder Teil derselben zusammengesetzt ist: so kann ein solcher Körper seine Organisation nicht bloß von den bewegenden Kräften der Materie herhaben. Es muss ein einfaches, mithin immaterielles, ob als Teil der Sinnenwelt, oder ein von ihr unterschiedenes Wesen als Beweger außer diesem Körper oder in ihm angenommen werden (denn die Materie kann sich nicht selbst organisieren und nach Zwecken wirken). Ob dieses Wesen (gleichsam als Weltseele) Verstand, oder bloß ein, den Wirkungen nach, dem Verstande analogisches Vermögen besitze: Hierüber liegt das Urteil außer den Grenzen unserer Einsicht. Indessen gehört der Titel, organisierter Körper, zur Klassifikation der Begriffe, die a priori im Übergang von dem metaphysischen Anfangsgründen der Naturwissenschaft zur Physik nicht übersehen werden können, der Gegenstand mag uns begreiflich sein oder nicht.“ (Kant 1938, S. 548 f.)

Die empirischen Befunde zur Naturgeschichte verarbeitet Kant organisationstheoretisch: „Man muss sich auch eine Weltorganisation eines einzigen Körpers denken, in welchem keine Formen untergehen ohne andere bessere hervorgebracht zu haben.“ (Kant 1936, S. 212) Die Klassifikation der Lebewesen will er ebenfalls anhand der Mittel-Zweck-Relation vornehmen: „Man kann nun die Classification organischer und lebender Wesen noch weiter treiben[,] da nämlich nicht bloß das Gewächsreich um des Tierreichs und dessen Vermehrung und Vermannigfaltigung[,] sondern Menschen als Vernünftige um anderer der Species (Race) nach verschiedenen Menschen willen da sind[,] als welche um eine Stufe der Menschheit höher stehen entweder neben einander wie etwa Amerikaner und Europäer oder nach einander[,] wenn durch Erdrevolutionen unser selbst organisierte vorher chaotisch aufgelöste[,] nun neugebärende Erdglob anders organisierte Geschöpfe zum Vorschein brächte[,] die wiederum nach der Zerstörung ihrerseits anderen Platz machten und so die organische Natur in verschiedenen auf einander folgenden Weltepochen sich [-] obzwar in verschiedenen Formen reproduzierend und unseren Weltkörper nicht bloß als ein mechanisch- sondern auch organisch- gebildeten Körper [-] denken ließe.“ (Kant 1936, S. 214 f.) Der Mensch wandelte nicht schon immer auf Erden, die früheren Menschen waren den heutigen Menschen nicht gleich und müssen es auch nicht bleiben: „Wie viel solcher Revolutionen unter denen zwar viele alte jetzt nicht mehr über der Erde lebende Or-

3.2 *Bildungstrieb, Metamorphose und generische Präformation*

ganische Wesen vor der Existenz des Menschen vorher gegangen sein mögen[,] da jetzt kein einziges Exemplar (nach Camper) vom letzteren in den Tiefen derselben mehr angetroffen wird und welche vielleicht mit vollkommenerer Organisation noch bevorstehen dürften[,] ist unseren Blicken verborgen.“ (Kant 1936, S. 215) In den Schichten der Erde sieht Kant Hinweise auf neue Epochen der Naturgeschichte.

Kant vermutet eine Mittel-Zweck-Klassifikation innerhalb der Spezies Mensch und sieht darin die höchste Stufe der Klasseneinteilung, „da sie [die Klasseneinteilung] Menschenspezies von verschiedenen Stufen ihrer Natur für einander und zum Behuf und zur Vervollkommenung der Gattung organisierte; eine Begebenheit die durch Erdrevolutionen vielleicht mehrmals geschehen sein mag und von der wir nicht wissen ob nicht eine neue unserm Erdglob und dessen Bewohnern noch bevorstehe.“ (Kant 1936, S. 212) Er glaubt also (vermutlich nach Vorbild der Französischen Revolution), dass globale Revolutionen das Klassensystem der Menschen als Veränderung der Mittel-Zweck-Beziehung zwischen den Klassen verändern könnten, diskutiert dies jedoch in einer Behandlung zur Fragen natürlicher Klassifikation und der Organisation. Kant denkt dabei ähnlich wie Schelling auch einen universellen Organismus: „Man muss sich auch eine Weltorganisation eines einzigen Körpers denken, in welchem keine Formen untergehen ohne andere bessere hervorgebracht zu haben.“ (Kant 1936, S. 212) Die teleologische Bestimmung einer solchen Weltorganisation führt also dazu, dass das Verschwinden von alten und das Entstehen von neuen Formen in einem kausalen Zusammenhang stehen. Zuletzt greift Kants Versuch, die Historizität der Natur zu verstehen, mit einer erstaunlichen Konsequenz über das Weltsystem hinaus: „Die Natur organisiert die Materie nicht bloß der Art, sondern auch den Stufen nach sehr mannigfaltig. - Nicht zu gedenken: dass in den Erdschichten und Steingebirgen Exemplare von ehemaligen Tier- und Gewächsorten, die jetzt ausgegangen sind, Beweistümer ehemaliger und jetzt fremder Produkte unseres lebendig gebärenden Globus aufzuzeigen sind, sondern die organisierende Kraft desselben hat auch das Ganze der für einander geschaffenen Pflanzen- und Tiergarten so organisiert[,] dass sie mit einander als Glieder einer Kette (den Menschen nicht ausgenommen) einen Kreis bilden: nicht bloß nach ihrem Nominalcharacter (der Ähnlichkeit), sondern dem Realcharacter (der Kausalität) einander zum Dasein zu bedürfen: welches auf eine Weltorganisation (zu unbekanntem Zwecken) selbst des Sternsystems, hinweist; wovon aber hier nur vom Elementarsystem (noch nicht vom Weltsystem) zu reden veranlasst werden, hier noch nicht gehandelt wird.“ (Kant 1938, S. 549)

In Kants letzten Schriften finden sich Ankündigungen, Versuche neuer systematischer Durchdringungen und Neufassungen der Kritik der reinen Vernunft. Die neuen empirischen Befunde der Naturwissenschaften, aber auch Schellings naturphilosophische Schriften nehmen einen nachweisbaren Einfluss auf das kantsche System. Dieser Einfluss ist jedoch in erster Linie dekonstruierender Art: Es ist ein Kollaps systematischen Philosophierens und der Verlust der Ko-

3 Evolution und Epigenese

härenz in der Argumentation, die sich in Kants verändertem Stil niederschlägt. Dieses rasende, hypothetische Denken ist wohl auch dem Inhalt geschuldet. Kants letzte Notizen nähern sich dem Stil der frühen Naturromantiker an: kurze, apodiktisch formulierte Sätze wie sie teilweise auch von Novalis stammen könnten. In mehreren Anläufen versucht Kant, Schellings Lehre von der Weltseele zu widerlegen, oder den transzendentalen, negativen Gott vor der Naturalisierung zu schützen, die sich bei Schelling andeutet. Doch seine Überlegungen brechen immer wieder ab. Kant ist mehr damit beschäftigt, das Feld des Wissbarem und Nicht-Wissbarem abzustecken als das neue Wissen zu integrieren. Diese Abgrenzungsversuche sind auch schon früher (etwa in der Kritik der Urteilskraft) zu beobachten gewesen, doch seine Überlegungen gehen im Opus postumum über diese Grenzen hinaus. Diese Horizontverschiebungen der Grenzen (zwischen Mechanismus und Organismus; zwischen apriorischem und aposteriorischem Wissen; zwischen der Vernunft Zugänglichem und Unzugänglichem) belegen zweierlei: Kants Offenheit für den empirischen und theoretischen Fortschritt *und* die grundsätzlich Problematik des kritischen Ansatzes in Zeiten solchen Fortschritts. Wissenschaftstheoretisch ist Kants Strategie gescheitert: Wer die Grenzen des Denkmöglichen beständig verschiebt, dem fehlt ein solides Kriterium der Abgrenzung zur Verfügung.

Eindrücklich ist die angedeutete Verschmelzung von mechanistischem und teleologischem Kausalnexus, der zu einer Verortung der Zwecke in der Natur selbst führt. Dieser Einbruch des Teleologischen in die Natur selbst stellt einen Bruch Kants mit seinem eigenen kritischen Ansatz dar und deckt sich insofern mit der Einordnung seines Opus postumum in eine post-kritische Phase (Hall 2014). Es ist aber auch richtig, dass die Integration des empirischen Wissens zur Naturgeschichte, zur Epigenese und zur Organisation eine solche Überwindung erfordert. Gleichwohl bleiben kritische Elemente beim späten Kant noch bis zuletzt erhalten, wie etwa seine negative Theologie, die Kant gegen Spinozas Gleichsetzung bzw. Parallelisierung von Gott und Natur wendet. Obwohl Kant noch eine „Cosmotheologie“ annimmt, denkt er gleichzeitig bereits über Weltepochen nach, die durch globale Revolutionen getrennt sind, und durch welche sowohl Lebewesen aussterben als auch neu entstehen. Den Menschen zählt Kant ausdrücklich zu den später entstandenen Lebewesen, weil es für diesen keine archäologischen Überreste in größeren Tiefen zu finden gibt. Kant übernimmt das neue empirische Wissen und zieht revolutionäre Schlüsse. Vermutlich hat ihn die Unterscheidbarkeit von erdgeschichtlichen Schichten auch zur Annahme von Weltepochen geführt. Der Einfluss Blumenbachs ist für sein Denken von naturhistorischen Revolutionen kaum zu unterschätzen.

Bei Schelling spitzt sich das epigenetische Denken und die bei Kant angelegte Synthese von Idealismus und Realismus in den gleichen Jahren noch weiter zu (siehe 3.3). Schellings frühe Naturphilosophie wird von Kant selbst noch in seinem Spätwerk rezipiert. Gegenüber den ungelösten Problemen und späten Verwandlungen hatte sich im Kantianismus eine Dogmatik

etabliert, die sich mit Kants Schriften nicht verträgt. Die Erschütterungen des kantischen Systems sind eng verbunden mit der Entstehung der Biologie als Wissenschaft.

3.3 Schellings dynamische Naturphilosophie: Epigenese, Evolution und Involution

In den Jahren, in denen Kant seine letzten Schriften verfasst, bemüht sich der junge Friedrich Wilhelm Joseph Schelling (1775-1854) um einen neuen naturphilosophischen Entwurf, der in mehr als einer Hinsicht auf Kants Überlegungen zur Organisation, zur Epigenese, zum Verhältnis von realem und idealem Kausalnexus und zur Naturgeschichte aufbaut und über diese hinaus geht. Schellings „Erster Entwurf eines System der Naturphilosophie“ (1799) versteht sich als der (überhaupt) erste Versuch einer „dynamischen Philosophie“ und gliedert sich in drei Abschnitte: Im ersten will er beweisen, „dass die Natur in ihren ursprünglichen Produkten organisch ist“, im zweiten davon „die Bedingungen einer anorganischen [sic!] Natur“ ableiten und im dritten eine „Wechselbestimmung der organischen und anorganischen Natur“ vornehmen (Schelling 1858, S. 5 ff.). Die Natur ist nicht rein empirisch gedacht, sondern hat in Schellings Synthese von Realismus und Idealismus einen hybriden Charakter.

Die Konzepte der Epigenese, Evolution und Involution dienen bei Schelling der Wahrung und Erklärung einer an Spinoza angelehnten Einheit: „Die Natur als bloßes Produkt (*natura naturata*) nennen wir Natur als Objekt (auf diese allein geht alle Empirie). Die Natur als Produktivität (*natura naturans*) nennen wir Natur als Subjekt (auf diese allein geht alle Theorie).“ (Schelling 1858, S. 284) Für Schellings Naturphilosophie ist dieses Verhältnis von leitender Bedeutung. Darum fragt Schelling sowohl nach der naturphilosophischen Entwicklung der Naturprodukte als auch nach der transzendentalphilosophischen Fundierung der Produktivität in der Natur. Sein Interesse für die Verbindung von Produktivität und Subjekt macht den romantischen Charakter seiner frühen Schriften um 1800 aus. Der poetische Zug in Schellings Naturverständnis wird nicht der Natur selbst, sondern einem poetischen Wirken *in* der Natur zugeschrieben. Darum spielen kosmologische Aspekte in die Fragen zum Organismus auch bei Schelling eine Rolle. Nachdem Gott bei Kant zuletzt nur noch auf einen „Inhaber“ der Welt reduziert war, tauchen in der romantischen Naturanschauung nun Eigenschaften der göttlichen Sphäre als natürliche Prinzipien auf. Die Konzepte von Evolution und Involution sind zentrale Konzepte bei der Synthese von Natur- und Transzendentalphilosophie: „Die Natur kann keines von beiden sein; sie ist ein Außereinander in dem Ineinander, und ein Ineinander im Außereinander - vorerst also ein in der Evolution nur Begriffenes - zwischen absoluter Evolution und Involution Schwebendes“ (Schelling 1858, S. 262).

3 Evolution und Epigenese

Die schon bei Leibniz zu beobachtende Rationalisierung *und* Naturalisierung der göttlichen Sphäre wird bei Schelling mit einer radikalen Historisierung der Natur weitergetrieben, die bereits universell und wissenschaftstheoretisch fundiert ist: „Reine Empirie, ihr Objekt sei welches es wolle, ist Geschichte (das absolut Entgegengesetzte der Theorie), und umgekehrt, nur Geschichte ist Empirie.“ (Schelling 1858, S. 282) Entsprechend beruht der „Gegensatz zwischen Empirie und Wissenschaft [...] nun eben darauf, dass jene [die Empirie] ihr Objekt im Sein als etwas Fertiges und zu Stande gebrachtes, die Wissenschaft dagegen das Objekt im Werden und als ein erst zu Stande zu Bringendes betrachtet.“ (Schelling 1858, S. 283) Aus dieser Perspektive setzt sich also nicht nur die gesamte Naturgeschichte (der physikalischen, chemischen und der biologischen Prozesse) aus empirischen Fragmenten oder Funden zusammen, sondern alle empirischen Funde sind zugleich historische. Die Konzepte der Naturgeschichte des 17. Jahrhundert (etwa bei Buffon, von Haller, Kant und Herder) einerseits und die Anfänge der Archäologie, Geologie und Paläontologie (Cuvier) andererseits schlagen sich bei Schelling also in einer Verallgemeinerung nieder, die das Geschichtliche der Natur als das Empirische selbst erscheinen lässt. Dieses Ganze der Naturgeschichte wird als das Produkt der natürlichen Produktivität verstanden, die zugleich die ideelle Seite der Natur ausmacht. Die Natur wird aber nicht einfach als produktiv verstanden, sondern Produkt und Produktivität sind zwei Perspektiven auf die eine Natur. Hierin besteht ein großer Unterschied zur darwinistischen Naturgeschichte, in welcher Produktivität stillschweigend als natürliche Erscheinung einer (romantisierten) Ökonomie gesetzt ist (siehe 4.2.2). Auch in der genetischen Evolutionstheorie sind ideelle Setzungen nicht gänzlich verschwunden, wie wir am Beispiel der mendelschen Population sehen werden (siehe 5.1.2).

Die kantische Dichotomie von mechanischer und teleologischer Kausalität stellt sich bei Schelling als eine ursprüngliche Duplizität der Natur selbst dar: „Jene Identität der Produktivität und des Produkts im ursprünglichen Begriff der Natur wird ausgedrückt durch die gewöhnlichen Ansichten der Natur als eines Ganzen, das von sich selbst die Ursache zugleich und die Wirkung und in seiner (durch alle Erscheinungen hindurchgehenden) Duplizität wieder identisch ist.“ (Schelling 1858, S. 284) Diese Identität ist nur erkennbar, wenn wir nicht einseitig, also bloß empirisch, auf die Gewordenheit der diskontinuierlichen Naturprodukte, oder bloß theoretisch auf die kontinuierliche Produktivität der Natur selbst blicken. Es sind also zwei verschiedene Perspektiven, die Schelling beschreibt, die in der ursprünglichen Einheit der Natur als identisch verstanden werden müssen. Der Gegensatz zwischen der „Reflexion und der Produktivität der Anschauung“ erklärt den Gegensatz einer Kontinuität der Natur (für die Anschauung) und einer Diskontinuität der Naturprodukte (für die Reflexion) (Schelling 1858, S. 286). Im Gegensatz zu Leibniz oder Darwin ist Schelling also kein Gradualist. Während bei Leibniz die Annahme der Kontinuität der Schöpfung schon zum Suchen und Schließen von Lücken im Kon-

3.3 Schellings dynamische Naturphilosophie: Epigenese, Evolution und Involution

tinuum auffordert, erfordert das Fehlen der Kontinuität bei Schelling eine solche Tätigkeit nicht notwendigerweise. Obwohl Schellings Konzeption moderner erscheint, geht von ihr also kein zwingender Impuls zum Schließen der Lücken aus wie bei Leibniz. Sowohl dieses Offenlassen der Lücken als auch ein Mittel-Zweck-Verhältnis zwischen Individuum und Gattung verhindern, dass eine Veränderlichkeit der Arten selbst bei Schelling gedacht werden kann: „Das Individuum muss Mittel, die Gattung Zweck der Natur scheinen.“ (Schelling 1858, S. 51) Angesichts der radikalen Historisierung der Natur ist es schwer verständlich, dass Schelling noch keine Veränderlichkeit der Arten angenommen hat. Das besondere Verständnis der Dynamik bei Schelling spielt eine wichtige Rolle zur Erklärung dieses zunächst unverständlichen Widerspruchs.

Schelling wendet das Verhältnis von Identität und Duplizität auch auf die Konstanz der Arten selbst an: „Da die Kontinuität der Arten (*continuitas formarum*), solange man sie bloß nach äußerlichen Merkmalen aufsucht, in der Natur nicht angetroffen wird, so müsste sie entweder wie bisher die Naturkette mit kontinuierlichen Unterbrechungen darstellen, oder sich der vergleichenden Anatomie, oder endlich, wie man auch schon versucht hat, jener Kontinuität der organischen Formen als Prinzip der Anordnung bedienen.“ (Schelling 1858, S. 69) Es geht also Schelling (wie auch Lamarck 10 Jahre später) um eine methodologische Reflexion auf die Prinzipien, nach denen wir die natürliche Systematik der historisch entstandenen Naturprodukte ordnen sollen und er favorisiert eine funktional orientierte Systematik – ein zu seiner Zeit enorm progressiver Gedanke, zumal Schelling insbesondere chemische Prozesse diskutiert, wenn er diese Funktionalität als Ergebnis einer Entwicklung verstehen will. Die methodologische Unzufriedenheit mit der Systematik nach Linné ist etwas, das Buffon, Schelling und Lamarck teilen. Ebenso suchen alle drei bereits nach naturalistischen, physikochemischen Erklärungen, welche die Besonderheit der Arten selbst verständlich macht (Buffons innere Form und Lamarcks Fluide).

Während die Epigenese bei Kant als vermittelndes Konzept und Kompromiss zwischen dem in seiner Urteilskraft drohenden Dualismus von realem und ideellem Kausalnexus fungiert, rückt die Epigenese bei Schelling an eine zentrale Stelle der Genese des Organismus: „Das Produkt ist auf einer bestimmten Entwicklungsstufe gehemmt, heißt nicht soviel, als, es hört schlechthin auf tätig zu sein, sondern: es ist in Ansehung seiner Produktionen beschränkt, es kann ins Unendliche nichts reproduzieren als sich selbst. Da es nun fortgehend tätig ist, so wird es nur tätig sein für sich selbst, d. h. es wird nicht nur sich selbst als Individuum, sondern zugleich sich selbst der Gattung nach ins Unendliche reproduzieren (Wachstum und Zeugung).“ (Schelling 1858, S. 60 f.) Hier finden wir die Begründung Schellings für die Konstanz der Arten: der (frühromantische) Antagonismus eines Strebens zum Unendlichen und eines Eingeholtwerdens dieses Streben im Endlichen führt zu einer Konstanz der Art. Dies ist eine *dynamische Konstanz der Arten*, keine statische mehr. Schelling liefert eine Begründung für die Konstanz der Form,

3 Evolution und Epigenese

gleichwohl er der Ansicht ist, dass die ganze Philosophie „genetisch“ werden müsse (Schelling 1857, S. 60 f.). Schelling begründet die Reproduktion der Form mit der Beschränktheit der Epigenese selbst: „Da jede Organisation auf eine bestimmte Form beschränkt ist, so muss alle ihre Tätigkeit auf Produktion und Reproduktion dieser Form gerichtet sein. Der Grund also, warum jede Organisation ins Unendliche fort nur sich selbst reproduziert, ist in der ursprünglichen Beschränktheit ihres bildenden Triebes, nicht aber etwa in präformierten Keimen zu suchen, für deren Wirklichkeit man auch nicht einen Schatten von Beweis hat. Die ersten (wirklich erweisbaren) Keime aller organischen Bildung (z. B. das Samenkorn der Pflanze) sind selbst schon Produkte des Bildungstriebes. Auch hat man keinen Grund anzunehmen, dass in einem solchen Keim alle Teile des Individuum im unendlich kleinen - (individuell präformiert) - vorhanden sind, sondern nur dass in demselben eine Mannigfaltigkeit von Tendenzen enthalten ist, die sich, sobald sie - (jede einzelne) - in Tätigkeit gesetzt werden, nach allen zum voraus schon bestimmten Richtungen entwickeln müssen. Denn alle Mannigfaltigkeit von Organen und Teilen zeigt doch nichts anderes als die Mannigfaltigkeit der Richtungen an, in welchen der Bildungstrieb auf dieser bestimmten Entwicklungsstufe zu wirken gezwungen ist. Alle Bildung geschieht daher durch Epigenese (durch Metamorphose oder dynamische Evolution).“ (Schelling 1858, S. 60 f.) In diesem Abschnitt bezieht sich Schelling explizit auf Harvey und Blumenbach. Zugleich befindet sich Schelling im Diskurs mit Leibniz, dessen Präformationslehre er denkbar klar zurückweist, Goethe, dessen Metamorphosenlehre er mit dem epigenetischen Denken in direkte Verbindung bringt, und Kant, dessen generische Präformation bereits in die Richtung wies, die Schelling weitergeht. Schellings Verhältnis zu Blumenbachs „Bildungstrieb“ ist hingegen zurückhaltend formuliert: „Einig sind wir mit Blumenbach darin, dass es in der organischen Natur keine individuelle Präformation gibt, sondern nur eine generische. Einig, dass es keine mechanische, sondern nur eine dynamische Evolution, also auch nur eine dynamische Präformation gibt.“ (Schelling 1858, S. 61) Schelling weist also den Gegensatz zwischen Epigenese und Evolution/Präformation zurück, der bei Blumenbach ausgedrückt war, und argumentiert für eine Dynamisierung der Präformationstheorie und behandelt die Begriffe „Epigenese“, „dynamische Evolution“, „Metamorphose“ und „dynamische Präformation“ beinahe synonym. Diese begrifflichen Identifikationen korrespondieren mit einem schon bei Kant nachweisbaren Trend in Richtung einer Synthese von Idealismus und Realismus.

Schelling will im Rahmen seiner Naturphilosophie begründen, wie die Organisation der Arten aufgrund einer Beschränktheit des Bildungstriebes erhalten bleibt: „Um nun zu erklären, wie die Produktion der Natur ursprünglich auf ein Bestimmtes gerichtet sei - wie also jede ursprüngliche Aktion auf bestimmte Art produktiv sei, welches sich äußerlich durch Bestimmtheit der Figur offenbaren würde - muss allerdings in jener unendlich-produktiven Tätigkeit etwas Negatives angenommen werden, welches nun, wenn etwa (vom höchsten Standpunkt angesehen) alle

3.3 Schellings dynamische Naturphilosophie: Epigenese, Evolution und Involution

produktive Tätigkeit der Natur nur unendliche Evolution aus Einer ursprünglichen Involution wäre, dasjenige sein müsste, was die Evolution der Natur hemmt (retardiert), was sie hindert bis zum Letzten, das nicht mehr Produkt ist, zu kommen, kurz wie wir es oben bezeichnet haben, ein ursprünglich Retardierendes.“ (Schelling 1858, S. 102) Das Wechselspiel von Evolution und Involution erzeugt die jeweiligen Stufen der Organisation nicht direkt, sondern nur „vom höchsten Standpunkt“ aus betrachtet. Schelling diskutiert weder die Möglichkeit einer Aufhebung der Hemmung, die eine erneute Veränderung der Organisation bewirken könnte, noch wird konkret ausgeführt, ob und inwiefern verschiedene Organisationsstufen innerhalb der Arten selbst anzunehmen sind. In Schellings Potenzlehre sind zwar bestimmte Stufen der Natur unterschieden, aber es finden sich keine Ausführungen zu Organisationsstufen innerhalb der Lebenswelt. Was bei Lamarck und Schelling im Vergleich zu Darwins Theoriebildung fehlt, ist eine konsequente Verbindung von Abstammungslehre und Veränderlichkeit im Laufe der Abstammungsgeschichte. Während bei Lamarck schon eine Stammesgeschichte gedacht ist, finden wir bei Schelling eine kosmologisch eingerahmte und bedingte Epigenese der Organisation vor. Weil die Organisation durch den Antagonismus von Evolution und Involution geformt, nun aber fixiert ist, stellt sich die Frage der Stammesgeschichte bei Schelling noch nicht. Obwohl also Schelling antagonistische Prinzipien auf verschiedenen Stufen der Natur miteinander ringen lässt und dadurch mittelbar auch die Unterschiede der Arten bedingt sind, gibt es keinen Antagonismus zwischen den Arten. Schellings Konzeption einer Kontinuität, die nicht in der Naturgeschichte selbst verortet ist, macht eine Abstammungsgeschichte unmöglich. Darum kann auch Schelling noch von einer dynamischen Präformation sprechen. Die Reproduktion ist selbst eine abgeleitetes Phänomen, eine Vererbungslehre kann bei Schelling keine fundamentale explanatorische Rolle spielen. Schellings Dynamik bleibt an Vorstellungen gebunden, die schon bei Augustinus formuliert waren.

Bezüglich der Organisation beschreibt Schelling einen weiteren Antagonismus von „Tätigkeit“ und „Rezeptivität“ des Organismus: „Das Prinzip des Lebens zeigt sich, wo es sich äußert, als eine Tätigkeit, die jeder Anhäufung des Stoffs von außen, jedem Andrang äußerer Kraft sich widersetzt; aber (in dieser liegt auch schon die Rezeptivität für äußere Einwirkung) diese Tätigkeit äußert sich nicht, ohne durch äußeren Andrang erregt zu sein, die negative Bedingung des Lebens also ist Erregung durch äußere Einflüsse. Das Leben, wo es zu Stande kommt, kommt gleichsam wider den Willen der äußeren Natur [...] (unter dem Widerspruch der Natur) durch ein Losreißen von ihr, zu Stande. Die äußere Natur also wird gegen das Leben ankämpfen; die meisten äußeren Einflüsse, die man für lebensbefördernd hält, sind eigentlich destruktiv für das Leben, z. B. der Einfluss der Luft, der eigentlich ein Verzehrungsprozess – ein beständiger Versuch ist, die lebende Materie chemischen Kräften zu unterwerfen.“ (Schelling 1858, S. 81) Das Leben ist in die Natur also nicht harmonisch gefügt wie bei Leibniz, sondern es kommt zu einem

3 Evolution und Epigenese

antagonistischen Ringen zwischen chemischen und organischen Prozessen. Der Widerstand der anorganischen Welt erhält das Leben. In Schellings Versuch einer dynamischen Theorie des Organismus finden sich darum Ansätze dessen, was bei Darwin ein Ringen der Organismen mit ihrer Umwelt und anderen Organismen („struggle for existence“) selbst sein wird. Auch das darwinistische Ringen wird als dasjenige verstanden, was die Lebensfähigkeit der Art erhält. So wie der Antagonismus zwischen chemischen äußeren Einflüssen und Organen bei Schelling das Individuum am Leben erhält, so erhält der Wettbewerb zwischen den Lebewesen bei Darwin die Art am Leben. Das Leben ist also Ausdruck einer gehemmten Produktivität: „Das Leben ist nichts anderes als eine auf dem Übergang ins Produkt zurückgehaltene Produktivität. Absoluter Übergang ins Produkt ist Tod. Was also die Produktivität unterbricht, unterhält das Leben.“ (Schelling 1858, S. 82) Das evolutionäre Streben nach Freiheit alleine ist tödlich. Gleichwohl ist im Leben selbst die ursprüngliche Produktivität erloschen: „Die eigentliche Naturgeschichte, die nicht die Produkte, sondern die Natur selbst zum Objekt hat, verfolgt die Eine der Freiheit sich gleichsam wehrende Produktivität durch alle Wendungen und Krümmungen hindurch bis zu dem Punkt, wo sie im Produkt zu ersterben endlich gezwungen ist.“ (Schelling 1858, S. 307)

Wie weit wir heute von dieser Ansicht entfernt sind, wird an einer ähnlich klingenden Formulierung von Konrad Lorenz deutlich, der Leben einmal als „Widerstand gegen die Entropie“ umschrieben hat. Bei Lorenz ist das Leben schon ganz selbstverständlich „in“ die Dynamik einer Natur integriert, in welcher es seine Ordnung aufrechtzuerhalten suchen muss. Lorenz wählt eine thermodynamisch gefasste Interpretation des „struggle for existence“. Demgegenüber ist es bei Schelling ein *struggle of productivity*. Im Darwinismus bleibt von diesem universellen Streben nach Freiheit, das sich in den Naturprodukten zeigt, ein partikuläres Streben nach Teilhabe im freien Spiel des natürlichen Wettbewerbs. Die ideelle Produktivität Schellings ist bei Darwin durch eine ökonomische Produktivität ersetzt. Im Darwinismus steht nicht mehr die „Eine Freiheit“ im Mittelpunkt, deren Kampf sich in verschiedenen Lebensformen ausdrückt, sondern die individuellen Freiheitskämpfe der Lebensformen. In diesen Umformungen schlagen sich die unterschiedlichen Lebenswelten Schellings und Darwins nieder. Die emanzipatorische Wirkung der Französischen Revolution wird in der idealistischen Lesart als Ausdruck einer (gemeinschaftlichen, ideellen) Emanzipation verstanden und macht die Idee der einen Freiheit bei Schelling plausibel. In Darwins Theorie findet sich hingegen das Freiheitsverständnis eines (auch finanziell) unabhängigen Individuums ausgedrückt. Darwin verdankte seine persönliche Forscherfreiheit seinem Erbe und er lebte als Privatmann auf dem Land. Schellings Forscherfreiheit ist Ausdruck von Emanzipation. Unterschiede in der Erfahrung und im Verständnis von Freiheit waren für den Unterschied zwischen Schelling und Darwin womöglich bedeutsamer als der Kontrast zwischen deutschem Idealismus und englischem Pragmatismus (bzw. Utilitarismus). Hobbes’ „Krieg aller gegen alle“ („bellum omnium contra omnes“) hat sowohl bei

3.3 Schellings dynamische Naturphilosophie: Epigenese, Evolution und Involution

Schelling als auch Darwin seine Analogien. Der Idealist Schelling scheut sich – anders als der im Ausgang des 30jährigen Kriegs geborene Rationalist Leibniz – jedenfalls nicht davor, Leben, Kampf und Freiheit zusammenzudenken. Gleichwohl folgt der deutsche Idealismus als eine verspätete geistige Revolution den politischen Umbrüchen.

Lamarck hat nur 10 Jahre nach Schellings naturphilosophischem Systementwurf die Rolle äußerer Einflüsse bei der Bildung der Arten diskutiert. Daher ist interessant zu sehen, welche Rolle diese noch bei Schelling spielen. Aufgrund des Ineinandergreifens verschiedener Stufen der Natur sind diese unerlässlich: „Dass ein äußerer Einfluss die organische Tätigkeit unterhält, ist wahr, auch dass jeder solcher Einfluss eine bestimmte Wirkung im Organischen hervorbringt“ (Schelling 1858, S. 84). Dennoch ist der Organismus diesen Einflüssen nicht einfach erlegen oder wird durch diese kausal determiniert; „aber diese Wirkung ist selbst wieder Produkt der organischen Tätigkeit.“ (Schelling 1858, S. 84) Schelling exemplifiziert diese Vermitteltheit der äußeren Einflüsse am Beispiel der Wirkung chemischer Stoffe: „Die Wirkung, welches es [ein Opium] hervorbringt, bringt es nur indirekt hervor, d. h. diese Wirkung ist selbst wieder Wirkung der organischen Tätigkeit. Allgemein ausgedrückt: Jede äußere Wirkung auf den Organismus ist indirekte Wirkung.“ (Schelling 1858, S. 84) Schelling wehrt sich also ebenso gegen eine direkte Kausalität zwischen Umwelt und Organismus wie Lamarck 10 Jahre später: „Das ganze Geheimnis beruht auf jenem Gegensatz zwischen Innerem und Äußerem, den man zugeben muss, wenn man in der Natur überhaupt etwas Individuelles zugibt. Denn nun wird gegen jede innere Tätigkeit, d. h. gegen jede Tätigkeit, die sich selbst zum Mittelpunkt konstituiert, die äußere Natur ankämpfen. Durch diesen Antagonismus wird die innere Tätigkeit selbst zu produzieren genötigt werden, was sie ohne denselben nicht produziert hätte. Die organische Gestalt und Struktur, z. B., wohin auch die Mannigfaltigkeit einzelner Organe gehört, deren jedes sich seine besondere Funktion nimmt, ist die einzige Form, unter welcher die innere Tätigkeit gegen die äußere sich behaupten kann. Die Wirkung derselben ist also selbst schon eine Wirkung jener allgemeinen organischen Eigenschaften der Reizbarkeit (der Erregbarkeit durch äußere Einflüsse), womit auch die Erfahrung übereinstimmend befunden wird. Umgekehrt wird das Äußere durch die organische Reaktion zu einer höheren Wirkungsart gleichsam gesteigert, und so allein erhebt sich das Organische über das Tote.“ (Schelling 1858, S. 85) Schellings Beschreibung des Verhältnisses von Innerem und Äußerem macht undenkbar, dass äußere Einflüsse das Individuelle im Inneren des Organismus verändern können. Zudem steht die organische über der anorganischen Natur. Darum kann die anorganische Natur notwendige Voraussetzung des Lebens sein, dessen Gang aber nicht determinieren.

Aus dem dynamischen Antagonismus von anorganischer und organischer Natur ergibt sich bei Schelling gleichwohl eine funktional orientierte, begründbare Systematik der Natur: „Aber wenn so Organisches und Anorganisches notwendig koexistiert, so können auch die Funktionen

3 Evolution und Epigenese

des Organismus nicht anders als nur im Gegensatz gegen jenes Anorganische abgeleitet werden.“ (Schelling 1858, S. 92) Daher sind die äußeren Einflüsse überaus relevant. Zwischen dem (anorganischen) Außen und dem (organischen) Innen herrscht ein korrelatives Verhältnis: „Je mehr daher im organischen Naturreich die Mannigfaltigkeit der Funktionen zunimmt, desto mannigfaltiger müsste das System der Organe [...] sich entwickeln.“ (Schelling 1858, S. 67) Der dynamische Antagonismus ruft so eine zunehmende funktionale Vielfalt hervor, die eine dynamische Stufenfolge aller Lebewesen begründet. Schelling beschreibt diese Stufenfolge jedoch nicht als einen Aufstieg, sondern als einen Abstieg vom Organischen zum Unorganischen: „Es ist also Eine Organisation, die durch alle diese Stufen herab allmählich bis in die Pflanze sich verliert, und Eine ununterbrochen wirkende Ursache, die von der Sensibilität des ersten Tieres an bis in die Reproduktionskraft der letzten Pflanze sich verliert.“ (Schelling 1858, S. 206) Wie die Freiheit ist auch die Organisation Ausdruck des ursprünglich Einen. Hier machen sich Schellings Platon-Lektüre und der Einfluss der Metamorphosenlehre Goethes bemerkbar, für den die Unterschiede der Form die genetischen Wandlungen der einen Ur-Form (der Pflanze oder des Tieres) waren. Hinter der Vielfalt der Naturprodukte sieht Schelling eine ursprüngliche Kraft: „Es ist nicht Ein Produkt zwar, aber doch Eine Kraft, die wir nur auf verschiedenen Stufen der Erscheinung gehemmt erblicken.“ (Schelling 1858, S. 207)

In seiner Einleitung zum Systementwurf bringt Schelling seine Sicht der Natur auf die Formel: „die Stufenfolge der Organisationen ist nichts anderes als eine Stufenfolge der Produktivität selbst“ (Schelling 1858, S. 307). Diese Produktivität ist selbst frei und eins, erst ihre naturgeschichtliche Evolution hingegen erklärt die Stufenfolge: „Die anorganische Natur ist das Produkt der ersten, die organische das Produkt der zweiten Potenz. [...] Die anorganische Natur kann ihren Anfang nehmen aus einfachen Faktoren, die organische nur aus Produkten, die wieder zu Faktoren werden. Darum wird eine anorganische Natur überhaupt erscheinen als von jeher gewesen, die organische als entstanden.“ (Schelling 1858, S. 322) Mit dieser Unterscheidung wird klar, dass Schelling die gesamte organische Natur bereits als Ergebnis eines Entwicklungsprozesses versteht, damit also eine zeitliche Entstehung des Lebens aus physikalischer und chemischer Dynamik annimmt. Dabei unterscheidet sich die Logik, mit der es zu einer Potenzierung kommt, von Stufe zu Stufe: „In der organischen Natur kann es zur Indifferenz auf dem Wege nicht kommen, auf welchem es in der anorganischen dazu kommt, weil das Leben eben in dem beständigen Verhindern, dass es zur Indifferenz komme [...] besteht“ (Schelling 1858, S. 322). Schelling vertritt also keinen Formalismus, der im Übergang von Stufe zu Stufe einfach anzuwenden wäre, sondern er sucht bei der Genese jeder höheren Stufe nach einer eigenen Entwicklungslogik.

Der Übergang von den chemischen zu den Lebensprozessen wird bei Schelling nicht einfach als das Produkt eines Antagonismus von Evolution und Involution und auch nicht als Ergebnis einer Wechselwirkung von Innen und Außen dargestellt: „Es ist also nicht eine Tätigkeit des

3.3 Schellings dynamische Naturphilosophie: Epigenese, Evolution und Involution

Organismus selbst, sondern eine höhere, durch ihn selbst als Mittelglied wirkende Tätigkeit, die Ursache seiner Erregbarkeit ist. [...] nachdem man als erregende Potenzen alle Einflüsse der äußeren Natur hinweggenommen, bleibt als Ursache der Erregbarkeit nichts übrig als die Aktion einer höheren Ordnung, für welche jene Natur selbst ein Äußeres ist; wodurch denn zugleich die im vorhergehenden Abschnitt aufgestellte dynamische Organisation des Universums als einer unendlichen Involution, wo System in System dynamisch begriffen ist, von einer neuen Seite als notwendig dargetan ist.“ (Schelling 1858, S. 154) Der Organismus bei Schelling ist also in die „dynamische Organisation des Universums“ buchstäblich involviert. Die Involution Schellings meint ein universelles Involviertsein aller Systeme ineinander. Ohne diese unendliche Involution wäre bei Schelling die dynamische Organisation nicht möglich. Zugleich spricht Schelling aber externen Einflüssen ab, die organismische Erregbarkeit zu erklären und versucht umgekehrt ins Innere und Höhere der Organisation vorzustößen. Der Weg nach innen ist auch der Weg zum Höheren - Schellings dynamische Philosophie ist ähnlich „introvertiert“ wie sich dies im romantischen Credo bei Novalis ausdrückt: „Nach innen geht der geheimnisvolle Weg. In uns, oder nirgends ist die Ewigkeit mit ihren Welten“ (Novalis 1798). Diese unendliche Involution ist darum nicht mit einer Emergenztheorie natürlicher Stufen gleichzusetzen. Die Suche nach dem Zentrum der dynamischen Philosophie Schellings ist eine Bewegung nach oben und nach innen, ohne dass es sich um eine finale Kausalität handelt.

In dieser Bewegung versucht Schelling über die Duplizität hinauszugehen und diese damit zu begründen: „Jenes Gleichgewicht (der Zustand der Indifferenz) muss also kontinuierlich gestört, aber auch kontinuierlich wiederhergestellt werden. Es fragt sich, wie. Im Organismus selbst liegt kein Grund seines Gestörtwerdens. Er müsste also außer dem Organismus liegen.“ (Schelling 1858, S. 162) Lebensprozesse stehen über den chemischen Prozessen des Organismus bzw. erklären diese, weil die chemischen Prozesse alleine zu einem dynamischen Gleichgewicht tendieren und dort (indifferent) verharren würden. Es muss also eine „höhere“ Verursachung geben, die dafür sorgt, dass das Erreichen des dynamischen Gleichgewichts kontinuierlich verhindert wird: „Aber gestörtes Gleichgewicht ist in der Natur erkennbar nur durch die Tendenz zur Wiederherstellung. So gewiss das Gleichgewicht also gestört wird, muss auch eine Tendenz zur Wiederherstellung derselben im Organismus sein. Aber diese Tendenz kann (wie alle Tätigkeit) nur vom höheren Organismus ausgehen, also muss der höhere Organismus durch die Passivität des niederen zur Tätigkeit bestimmt werden können, dies ist nicht anders möglich als wenn durch das Minus von Tätigkeit im Niederen ein Plus von Tätigkeit (d. h. Aktivität) im Höheren bedingt ist. Es fragt sich, wie diese Tätigkeit möglich sei.“ (Schelling 1858, S. 162) Sowohl der wiederherstellende Prozess zum Gleichgewicht (dem „Zustand der Indifferenz“) als auch der störende Prozess vom Gleichgewicht weg sollen noch einmal begründet werden. Diese Begründung kann nicht in der Duplizität selbst liegen.

3 Evolution und Epigenese

Die gesuchte Erklärung ist bei Schelling empirisch durch die ersten elektrophysiologischen Experimente durch Galvani, Volta, von Humboldt, Ritter und andere Forscher am Ende des 18. Jahrhunderts motiviert. Bei diesen Experimenten hatte man erstmals beobachtet, dass sich bei präparierten Fröschen unwillkürliche Kontraktionen auslösen ließen, wenn man diese (aus heutiger Sicht) in einen (elektrischen) Kreislauf einschloss. Schelling führt das Konzept der dynamischen Triplizität ein, um es als Voraussetzung aller „galvanischen“ Eigenschaften des Organismus in Anspruch zu nehmen. Besonders interessiert ihn die sog. Einheit von Ruhe und Bewegung in einem geschlossenen (galvanischen) System aus drei „heterogenen“ Elementen, „weil von den drei Körpern A B C keine zwei sich untereinander ins Gleichgewicht setzen können, ohne durch den dritten gestört zu werden, weil also zwischen drei heterogenen Körpern überhaupt kein Gleichgewicht möglich ist.“ (Schelling 1858, S. 165) Schelling legt seine Quellen nicht offen. Er meint nicht (wie Galvani), dass Elektrizität einfach eine Eigenschaft des Organismus sei, aber auch nicht (wie Volta), dass Elektrizität einfach eine Eigenschaft der im Versuch verwendeten Metalle sei.

Stattdessen bezieht sich Schelling auf J.W. Ritters „Beweis, dass ein beständiger Galvanismus den Lebensprozess in dem Tierreich begleite“ (Ritter 1798). In der Schrift finden sich Überlegungen, von denen Schelling Teile seiner Argumentation bezogen haben muss. Ritter argumentiert: „Wir haben gesehen, dass in jeder Kette, wo die einander entgegenstehenden Bestimmungsgründe zu den Aktionen gleich groß waren, keine Aktion überhaupt rege werden könne. Es wird also zu einer wirksamen Kette gefordert, dass die einander gegenüber liegenden Bestimmungsgründe ungleich d. i. auf einer Seite größer, als auf der anderen sein müssen. Es fragt sich, wie viel der Qualität nach verschiedene Kettenglieder daher wohl wenigstens nötig sein mögen, um eine aktive Kette herzustellen? - Dass in einer Kette von Gliedern einer Qualität [...] kein Grund für eine Aktion vorhanden sei, darf kaum erwähnt werden, kann aber, wenn es nötig sein sollte, so wie das folgende, auf das strengste erwiesen werden. In einer Kette aus zwei Gliedern von zwei verschiedenen Qualitäten [...] sind zwar Bestimmungsgründe zu Aktionen [...] sie sind aber gleich groß, heben sich also auf, und es kann abermals keine Aktion entstehen. [...] Wir müssen deshalb zu Ketten aus drei der Qualität nach verschiedenen Körpern übergehen.“ (Ritter 1798, S. 33) Entweder hat Schelling diese Argumentation von Ritter selbst bezogen oder Schelling hat sie direkt von Volta übernommen, auf den Ritter verweist: „Diese Gesetze aber sind nicht neu, wir haben sie hier nicht zuerst aufgefunden, schon Herr A. Volta hat sie vor mehr denn einem Jahr entdeckt, und [...] mit etwas von obigen verschiedenen Ausdrücken, bekannt gemacht. Er glaubte, dass das in diesen Ketten in Tätigkeit gesetzte, Elektrizität sei, dass in der aktiven Galvanischen Kette also ein elektrischer Strom entstände, dessen Übergang aus dem Zustand der Ruhe in den der Bewegung [...] auf die reizbaren Organe einen Eindruck mache“ (Ritter 1798, S. 34). Für die direkte Rezeption Ritters spricht, dass Schelling sich für die Einheit von Ruhe und

3.3 Schellings dynamische Naturphilosophie: Epigenese, Evolution und Involution

Bewegung interessiert und nicht für den Übergang von Ruhe in Bewegung. Außerdem grenzt sich Ritter wie Schelling durch das Konzept der Heterogenität ab: „Ich suchte jene ehemals von den Herren Volta und von Humboldt in Rücksicht des Übersehens vorhandener Heterogenitäten begangenen Fehler zu vermeiden, um die Gültigkeit jener Gesetze um so auffälliger zu beweisen.“ (Ritter 1798, S. 40) Schelling interpretiert Heterogenität als Polarität und versucht damit zu zeigen, warum die Duplizität nicht ausreicht, um Lebensprozesse (bzw. die galvanischen Erscheinungen) zu erklären: „Der dritte Körper in der galvanischen Kette ist nämlich nur darum notwendig, damit der Gegensatz zwischen den beiden andern erhalten werde.“ (Schelling 1858, S. 164) Zwei Körper heterogene Körper heben sich also auf, erst durch den dritten heterogenen Körper kommt es zu dem dynamischen Ungleichgewicht, also einer fortwährenden Aktion.

Aber was genau meint Schelling eigentlich? Versucht er so etwas wie einen organischen Motor zu denken, dessen Energie sich aus den chemischen Prozessen bezieht? Schelling antizipiert den Gang der damaligen Naturforschung. Er eignet sich neueste Erkenntnisse rasch an, sodass Ritter ihm Plagiat vorgeworfen hat (Wetzels 1973). Ende des selben Jahr, in dem Schelling seinen Entwurf geschrieben hat, konstruiert Volta den Prototyp einer Batterie: die Voltasche Säule. Da ist etwas in den galvanischen Erscheinungen, das sich partiell speichern lässt. Für die romantische Naturphilosophie waren diese Erscheinungen weder einfach elektrische noch einfach physiologische Phänomene. Es waren aber auch nicht elektrophysiologische Erscheinungen im heutigen Sinne. Für Naturforscher der damaligen Zeit gab es zunächst drei Wege im Umgang mit diesen Befunden: sie als physikalische, chemische oder physiologische Erscheinungen zu interpretieren. Schellings Naturphilosophie ist der Versuch einer Synthese der einzelnen Ansätze. Heute wissen wir, dass Lebensprozesse elektrochemische Prinzipien nutzen, um Energie zu speichern. Etwas von der heutigen Einsicht ist bei Schelling schon Vorahnung, wenn er in seiner dynamischen Philosophie ein organismisches Ganzes aus mechanischen, elektrischen, chemischen und höheren Prozessen verwebt. Schellings Argumentation behauptet, eine Deduktion aus allgemeinen Prinzipien zu sein. In dem Versuch, diese verschiedenen empirischen Resultate in eine Theorie zu integrieren, ist die Vision einer Organismus-Theorie zu erkennen, die sich nicht entlang der damaligen disziplinären Grenzen verorten lässt und darin bis heute programmatisch bleibt.

Die innere Konsistenz des schellingschen Entwurfes ist davon abhängig, dass er über die Duplizität hinaus zu einer Triplizität der Natur gehen kann, um den Unterschied zwischen den chemischen und den Prozessen des Lebens zu begründen: „Der Lebensprozess muss also wieder die höherer Potenz der chemischen sein, und wenn das Grundschema von diesem Duplizität, wird das Schema von jenem Triplizität sein müssen.“ (Schelling 1858, S. 323) Diese Unterscheidung ist notwendig, weil eine chemische Kausalität die „galvanischen“ Eigenschaften nicht begründen kann. Zugleich schwingen bei Schelling kosmologische Fragen mit, weil Schelling nicht nur ar-

3 Evolution und Epigenese

gumentiert, dass Leben mehr ist als chemische Prozesse, sondern zugleich über die Duplizität als Argumentations- und Begründungsfigur hinaus gehen will. Schelling übernimmt die Überlegungen Ritters nicht einfach, sondern konzipiert eine Triplizität, die Züge der platonischen $\chi\rho\rho\alpha$ trägt. Sowohl im System der drei Körper bei Schelling wie bei der dritten Gattung Platons gilt: Nichts befindet sich im Gleichgewicht (vgl. 2.1). Schelling hat aufgrund seiner Platon-Studien und insbesondere des Timaios-Dialogs diese Konzeption gekannt (Franz 1996). Bei Platon war die konzeptionelle Problematik der $\chi\rho\rho\alpha$ vor allem dadurch gegeben, dass diese weder bloßes Sein noch bloßes Werden war. Schellings Formulierungen zeigen sich auch in dieser Hinsicht eine Rezeption der platonischen Dialoge: „Da nun der Organismus nicht absolute Ruhe, sondern nur Ruhe in der Tätigkeit ist, so muss im Organismus auch jene Triplizität als beständig vorhanden angenommen werden. Aber ist sie beständig vorhanden, so ist im Organismus Tätigkeit zwar, aber homogene gleichförmige Tätigkeit. Aber homogene, gleichförmige Tätigkeit erscheint im Objekt (äußerlich) überhaupt als Ruhe. Nun wurde aber eine Tätigkeit postuliert, die in den Organismus als Objekt übergeht, d. h. die sich durch eine äußere Veränderung im Organismus darstellt. Jene Triplizität muss also als nicht beständig vorhanden im Organismus angenommen werden.“ (Schelling 1857, S. 165) Schelling adaptiert Ritters und Platons Argumentationen, aber er geht zugleich über diese hinaus. Bei Platon ist die $\chi\rho\rho\alpha$ ein Hybrid zwischen Sein und Werden, bei Schelling ist die Triplizität sowohl tätig als auch nicht beständig vorhanden. Schelling konstruiert bewusst einen Widerspruch.

„Dieser Widerspruch lässt sich so auflösen: jene Triplizität muss beständig nur werden (entstehen und verschwinden, verschwinden und wieder entstehen), nie sein. Wie dieses kontinuierliche Werden und Verschwinden möglich ist, braucht hier nicht untersucht zu werden (ohne Zweifel dadurch, dass der eine Faktor in ihr ein veränderlicher und beständig veränderter ist).“ (Schelling 1858, S. 165) Schellings Triplizität ist als ein beständiger Wechsel von Entstehen und Verschwinden konzipiert. Das „Werden“, das Schelling beschreibt, ist eine rhythmische Figur, welche selbst eine explanatorische Rolle für das Verständnis der Lebensprozesse spielt: „Beständig werdende Triplizität also ist die Bedingung jener Tätigkeit, deren Möglichkeit unsere Aufgabe war“ (Schelling 1858, S. 166) Das beständige Werden der Triplizität ist laut Schelling also grundsätzlich als Erklärung für die kontinuierliche Störung und Wiederherstellung (chemischer) Gleichgewichte zu verstehen (Schelling 1858, S. 162). Auf diesem (empirisch unsicheren) Fundament baut Schelling die höhere Potenz der Lebensprozesse auf, worunter Schelling „Sensibilität“, „Irritabilität“ (Reizbarkeit) und den „Bildungstrieb“ fasst. Diese Lebensprozesse selbst sind aus Begriffen Albrecht von Hallers und Blumenbachs abgeleitet.

Da die Triplizität die höhere explanatorische Geltung in Schellings Systementwurf hat, kommt es zu einer partiellen Integration derjenigen physikalisch-chemischen Prozesse, die Schelling noch mit Hilfe der Duplizität zu erklären können behauptet: „Dieselben Stufen, welche die Pro-

3.3 Schellings dynamische Naturphilosophie: Epigenese, Evolution und Involution

duktion der Natur ursprünglich durchläuft, durchläuft auch die Produktion des organischen Produkts, nur dass diese auf der ersten Stufe schon mit Produkten der einfachen Potenz wenigstens anfängt.“ (Schelling 1858, S. 323) Die chemischen Prozesse werden durch die Lebensprozesse „depotenziert“. Erst sehr viel später wird man davon ausgehen, dass biologische Organismen biochemische Prozesse selbst katalysieren und dass diese enzymatischen Fähigkeiten selbst wiederum durch genuin biologische Moleküle ermöglicht sind, die selbst höheren Stufen der Autoregulation unterliegen. Die heutige Biologie hat insofern noch einige höhere Potenzen entdeckt. Die formale Ähnlichkeit zwischen Schellings „beständig werdender Triplizität“ und der rhythmischen Dynamik der molekularen Triade aus DNA, RNA und AA (siehe 5.3.1) ist bemerkenswert: Beiden Ansätzen ist gemeinsam, dass die Vermittlung von drei Systemkomponenten eine neue Dynamik hervorruft. Grundüberlegungen der späteren Verbindung von Kybernetik und Chronobiologie scheinen bei Schelling angedeutet zu sein. In Schellings Entwurf gibt es keine Versuche, über die dritte Potenz oder gar über die (logische) Figur der Triplizität hinauszugehen. Vielmehr finden wir bei Schelling ein Ringen um das Verhältnis von physikalischen, chemischen und Lebensprozessen. Es ist der Versuch einer Theorie der stufenweisen Genese und der dabei vollzogenen Unterscheidung eben dieser Stufen. Diese Bemühungen einer Dynamisierung und Epochalisierung lassen sich selbst aus Ausdruck der (post-)revolutionären Stimmung um 1800 verstehen. Heute fällt die Vorläufigkeit seines Ansatzes auf, wenn der „Idealist“ Schelling glauben kann, dass Lebensprozesse selbst die chemischen Prozesse einfach kontrollieren. Wir nehmen heute mehr und nicht weniger Systemebenen an als Schelling. Zugleich haben wir auch heute noch Schwierigkeiten die Zahl dieser Ebenen, ihre Genese, ihre Übergänge und ihre Wechselwirkungen zu verstehen.

Schelling schließt seinen Entwurf zu einer dynamischen Naturphilosophie mit einer Überlegung ab, die zugleich die Grenzen seines Ansatzes und damit auch die Grenze seiner Dynamik markiert: „Es wurde vorausgesetzt, die Natur sei Entwicklung aus Einer ursprünglichen Involution. Diese Involution kann aber nach dem Obigen nichts Reelles sein: sie kann also nur als Akt vorgestellt werden, als absolute Synthesis, welche nur ideell ist, und gleichsam den Wendepunkt der Transzendental- und der Naturphilosophie zeichnet.“ (Schelling 1858, S. 268) Worin besteht dieser Wendepunkt? Es ist derjenige Punkt, an dem Realismus und Idealismus bzw. Natur und Geist selbst bei Schelling miteinander verflochten sind. Die ursprüngliche Involution ist der imaginäre Anfangspunkt, auf den eine Naturphilosophie zurückgehen muss, der sich aber – sobald er erreicht wurde – nicht mehr als Teil der Naturphilosophie erweist. Der Gordische Knoten von Realismus und Idealismus ist bei Schelling nicht gelöst, sondern bildet die horizontale Grenze zwischen Natur- und Transzendentalphilosophie. Die weitere Untersuchung seiner späteren Philosophie könnte zeigen, ob die Veränderungen im Verhältnis von Idealismus und Realismus noch eine produktive Verbindung zum weiteren Gang der Biologie aufweisen.

3 Evolution und Epigenese

In Schellings Antagonismus eines verzögernden, negativen Prinzips, das dem evolutionären, positiven Prinzip entgegensteht, deutet sich bereits eine Temporalisation dieser (ideellen) Prinzipien an. Wenn bei Darwin die (theoretisch) unbegrenzte exponentielle Zunahme der Population dem hemmenden Prinzip der natürlichen Selektion gegenübersteht, finden wir den Wettstreit der Prinzipien Schellings in die Naturgeschichte gekippt. Im Unterschied zu Schelling werden diese nicht mehr als ideelle, regulative Prinzipien verstanden, sondern als reale, kausale Naturprinzipien. Darwins Selektionsprinzip lässt sich als ein naturalisiertes und quantifiziertes Involutionprinzip annähern. Während die Involution bei Schelling zur Erklärung dynamischer Organisation fungiert, greift die Selektion bei Darwin in das naturgeschichtliche Geschehen real ein. Was bei Schelling noch bloß ideell war, wird bei Darwin reales Prinzip. Die konzeptuelle Nähe Schellings und Darwins in dieser Hinsicht legt nahe, dass sie auch einen ähnlichen Problemhorizont haben. Wir werden sehen, dass Darwin um die Relevanz und die konzeptuelle Stellung seines Selektionsprinzips lebenslang gerungen hat und dass sich darum auch bei Darwin Versuche einer Fundierung des Antagonismus von Variation und Selektion andeuten. Schellings Begriffe von Evolution und Involution betreffen evolutionsbiologische Debatten darum in ihrem Kern. Schelling fasst die Organisation des Organismus als das Produkt einer evolutiven und einer involutiven Kraft auf und stößt dabei auf die Schwierigkeit, die Vermittlung dieser beiden Kräfte zu erklären. Der Organismus als Schauplatz eines ideellen Wettstreits geht dem natürlichen Wettbewerb im „struggle for existence“ voraus. Wie der zum Platonismus neigende Leibniz die kosmologische Ordnung durch eine Stärkung der Prinzipien von Kontinuität, Gradualismus und Historizität der natürlichen Ordnung rettet, so rettet der ebenfalls zum Platonismus neigende Schelling seinen ideellen Realismus durch die Einführung eines ideellen Wettstreits.

Wirkungsgeschichtlich hat die Weise, in der Epigenese, Evolution und Involution bei Schelling aufeinander bezogen sind, in der deutschen Naturphilosophie und bei der Entstehung der Biologie als Wissenschaft ihre Wirkung entfaltet (Bach u. Breidbach 2005). Darwin selbst hat Schelling nicht rezipiert. Schellings Spekulationen seiner frühen naturphilosophischen Phase waren aber so einflussreich, dass der Monist Haeckel noch Ende des 19. Jahrhunderts den Versuch einer genealogischen Parallelisierung von Ontogenese und Phylogenese macht. Auch hier kann man nur von einer indirekten Beeinflussung ausgehen: Lamarck und Goethe waren für diesen bedeutsamer. Haeckels monistische Biologie sucht aber ähnlich wie Schelling nach einer Abfolge von Stufen in der Ontogenese, die eine phylogenetische Stufenfolge widerspiegelt. Haeckels Rekapitulationstheorie trägt noch Züge der von Schelling behaupteten Identität von Natur und Geist. In beiden Fällen haben wir es mit zwei Typen von Entwicklung zu tun, die parallelisiert oder gar miteinander identifiziert werden sollen. Die paradigmatische Abbildung der darwinschen Abstammungslehre ist dem ontogenetischen Prozess selbst entlehnt und in der Struktur des gewachsenen Baum des Lebens erfasst. Die problematische Unterscheidung und

3.3 Schellings dynamische Naturphilosophie: Epigenese, Evolution und Involution

Vermittlung von Onto- und Phylognese ist bis heute umstritten. Wir werden später sehen, dass gerade die Bemühungen um eine Synthese von Evolutions- und Entwicklungsbiologie sich mit diesem schwierigen Verhältnis beschäftigen.

Schellings Wirken ist bis heute nicht leicht einzuordnen und droht sowohl über- als auch unterschätzt zu werden. Schellings Konzepte von Epigenese, Evolution und Involution spielen in seinem naturphilosophischen Entwurf eine beispielhafte, bisweilen paradigmatische Rolle für die wachsende Rolle epigenetischer Fragestellungen in der Naturphilosophie. Im Rahmen einer dynamischen Organisation ist die Epigenese als explanatorisches Prinzip von Bedeutung: Sowohl deren Fundierung über die Duplizität von Evolution und Involution als auch deren weitere von Platon und Ritter inspirierte Fundierung mittels höherer Prinzipien. Die Biologie nach Schelling trägt auch ohne direkte Rezeption Züge seines Ansatzes: Die episodisch gewagte Annahme (und die verstörte Zurückweisung) einer Einheit von Natur und Geist, die komplizierte Verzahnung von Fragen der Organisation, der Entwicklung und der Naturgeschichte oder die Erklärung der Organisation als das Produkt antagonistischer, dynamischer Prinzipien lassen Wahlverwandtschaften auch da erkennen, wo keine Wirkungsgeschichte benannt werden kann.

Kein Philosoph vor Schelling hat die Natur so dynamisch, weltlich, individualistisch, antagonistisch und unharmonisch gedacht und doch eine Einheit der Natur behauptet. Als Vorläufer oder Begründer der modernen Biologie lässt sich Schelling nicht bezeichnen, weil seine Naturphilosophie trotz progressiver Tendenzen eine introvertierte Naturgeschichte beschreibt. Schellings romantische Naturphilosophie blickt in die Vergangenheit (bis Platon), während sie rückwärts laufend in eine schwer begreifliche Zukunft stolpert. Cusanus hingegen blickt mit einem bewahrenden Gestus in die Neuzeit und deutet mit dem Antagonismus von Explikation und Implikation das an, was bei Schelling neue Ausdrücke findet: Evolution und Involution. Schelling versucht eine dynamische Naturphilosophie, aber der „dynamische Prozess“ ist nichts Reelles, „sondern die durch ihn gesetzte dynamische Totalität.“ (Schelling 1860, S. 199) Diese Totalität greift noch über den nicht-wissenden Cusanus zurück zu einer Philosophie des Einen, die sich in der deutschen Naturphilosophie rekonstituiert. Das Absolute, in dem Schelling die Einheit der Natur erblickt, ist mit dem Gotteskonzept bei Cusanus verwandt. Zwei Punkte stechen im Vergleich hervor: (1) Der Zusammenfall der Gegensätze ist bei Cusanus in Gott aufgehoben, bei Schelling in der ursprünglichen Einheit der Natur. (2) Dieser Zusammenfall ist bei Cusanus durch die Verschränkung von Gott und Welt aufgehoben und bei Schelling eine naturhistorische Unmöglichkeit. Zwischen beiden Konzeptionen steht Spinoza, in dessen Schriften Gott und Natur mit großen Einfluss aufeinander gespiegelt wurden: „deus sive natura“. Die weitere Entwicklung der Biologie stellt keine direkte Fortsetzung Schellings dar. Vielmehr extrovertiert diese Schellings dynamische Totalität. Dadurch wird eine Vielzahl von metaphysischen Prinzipien in die Naturanschauungen abgerollt und eingeschrieben. Der Terminus „Evolution“ ist

zur Beschreibung dieser metatheoretischen Bewegung der modernen Biologie besser geeignet als zur Charakterisierung der darwinistischen Erklärung der Naturgeschichte. Nichts scheint der heutigen Biologie ferner und für die Naturwissenschaften ungreifbarer geworden als jenes Absolute, das bei Schelling noch einheitsstiftend war.

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

Gregor Mendel (1822-1884) und Charles Darwin (1809-1882) waren Zeitgenossen. Ihre Schriften sind die zwei wichtigsten Pfeiler der Biologie des 20. Jahrhunderts und haben einen gemeinsamen Ursprung in der modernen Züchtung. Während Darwin das Konzept natürlicher Selektion von den Erfahrungen der Züchter ableitete, brachte Mendel unter Züchtern bekannte Tatsachen in eine neue Form: das Verschwinden und Wiederauftauchen von äußerlichen Merkmalen im Laufe der Generationen. Mendel selbst stammt aus einer Region, in der Züchterwissen aus ökonomischen Gründen stark vertreten war: Brno war ein Zentrum der Schafzucht und Textilindustrie (Cobb 2006). Mendels langjährige Versuche mit der Erbse und anderen Pflanzen, aber auch Darwins weniger bekannte Zuchtversuche sind die Verwissenschaftlichung einer jahrtausendelangen kulturellen Praxis und der dabei gesammelten Erfahrungen. Nicht nur die eigene Zeit und die besondere Motivation ihrer Theorien aus der künstlichen Zuchtpraxis haben Mendel und Darwin gemeinsam. Beide Gründer haben nicht mit den Begriffen gearbeitet und geschrieben, für deren Entwicklung sie den Anstoß gaben: Darwin schrieb nicht über Evolution und Mendel nicht über Vererbung. Darwin formulierte aber Gesetze der Vererbung und Mendel ein Gesetz der Entwicklung.

3.4.1 Mendels Versuche

Während sich Darwins Leben und Werk heute bis in die letzten Notizen rekonstruieren lässt, ist der Augustinermönch schwer fassbar geblieben: mehr Mythos als historische Gestalt. Seine „Versuche über Pflanzen-Hybriden“ gehören zu den rätselhaftesten Dokumenten der Biologiegeschichte. Schon der Titel seiner Publikation legt nahe, dass Mendel dem Forschungsparadigma der Hybriden - Forschung folgt. Mendel war weder Populationsbiologe, noch Genetiker, sondern Lehrer für Experimentalphysik mit einem besonderen Interesse für die Hybridforschung. Joseph Kölreuter hatte schon Mitte des 18. Jahrhunderts Hybride aus verschiedenen Arten erzeugt (Kölreuter 1761) und Karl Friedrich von Gärtner ein Standardwerk der Hybridforschung verfasst (Gärtner 1849). Gärtners „Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung“ waren für Mendel und Darwin eine wichtige Referenz. Im Gegensatz zu Darwin und Haeckel hat Mendel keine Vererbungsgesetze formuliert; erst recht sprach er nicht von Genen und Allelen. Stattdes-

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

sen ging es ihm um eine Bestätigung und Erklärung für „auffallende Regelmäßigkeiten“, mit denen Mischformen („Hybridformen“) in künstlichen Zuchtzeihen auftauchten (Mendel 1866, S. 3).

Zu den wegweisenden Beiträgen Mendels gehört, dass er auf der Suche nach Regelmäßigkeiten kontrollierte Versuchsbedingungen schuf, die eine gründliche Beobachtung ermöglichten, und dass er die Ausdauer aufbrachte, mehrere Jahre auf die Ergebnisse seiner Zuchtversuche zu warten. Um die gesuchten Regelmäßigkeiten möglichst ungestört dokumentieren zu können, schaltete er Faktoren aus, welche sein System unbrauchbar gemacht hätten. Mendel wählte besonders geeignete Pflanzen und bestimmte Merkmale mit bereits bekannten und leicht bestimmbar Hybridmerkmalen aus. Darüber hinaus musste Mendel die Befruchtung kontrollieren, Fremdbestäubung künstlich verhindern. Die methodologischen Vorgaben, auf die Mendel gewissenhaft hinweist, geben seiner Untersuchung eine experimentalphysikalische Form. Die kontrollierten Bedingungen, die Mendel etablierte, sind aber keine natürlichen Entwicklungsbedingungen mehr, weil die Verbindung der Organismen künstlich herbeigeführt wird und weil die befruchteten Organismen selbst zuvor auf ihre Konstanz bzgl. bestimmter Merkmale hin vorselektiert wurden. Sein Experimentalsystem ist Ausdruck einer verwissenschaftlichten Zuchtpraxis und schuf Grundlagen für das, was Wright später „mendelsche Population“ nennen sollte. Mendels Ergebnisse sind das Produkt empirischer Gründlichkeit *und* idealisierter Empirie.

Die Auswahl der Merkmale, deren Entwicklung Mendel über viele Generationen beobachtet, folgt einer wichtigen Ausgangsbedingung, die Mendel auch explizit macht: „Die Versuchspflanzen müssen notwendig [...] konstant differierende Merkmale besitzen.“ (Mendel 1866, S. 5) Kommt es zur Verbindung von zwei solchen Versuchspflanzen mit den Merkmalen A und a, so zeigen die gebildeten Hybriden ein uniformes Erscheinungsbild: „Schon die Versuche, welche in früheren Jahren an Zierpflanzen vorgenommen wurden, lieferten den Beweis, dass die Hybriden in der Regel nicht die genaue Mittelform zwischen den Stammarten darstellen. [...] Ebenso verhält es sich mit den Hybriden bei Pisum. Jedes von den 7 Hybriden-Merkmalen gleicht dem einen der beiden Stamm-Merkmale entweder so vollkommen, dass das andere der Beobachtung entschwindet, oder ist demselben so ähnlich, dass eine sichere Unterscheidung nicht stattfinden kann. [...] In der weiteren Betrachtung werden jene Merkmale, welche ganz oder fast unverändert in die Hybride-Verbindung übergehen, somit selbst die Hybriden-Merkmale repräsentieren, als dominierende, und jene, welche in der Verbindung latent werden, als rezessive bezeichnet. Der Ausdruck ‚rezessiv‘ wurde deshalb gewählt, weil die damit benannten Merkmale an den Hybriden zurücktreten oder ganz verschwinden, jedoch unter den Nachkommen derselben, wie später gezeigt wird, wieder unverändert zum Vorschein kommen.“ (Mendel 1866, S. 11)

Die miteinander gekreuzten, uniformen Hybriden zeigen in der nächsten Generation das berühmte Verhältnis von 3 zu 1 bzgl. dem dominierenden und dem rezessiven Merkmal. Erst in

3 Evolution und Epigenese

der dritten (!) Generation kann Mendel zeigen, dass unter drei Pflanzen mit dem dominierenden Merkmal zwei Pflanzen sind, die auch weiterhin hybrid sind, und eine Pflanze, die konstant mit dem dominierenden Merkmal ist. Jetzt kann Mendel den entscheidenden Schluss ziehen: „Das Verhältnis, nach welchem die Verteilung des dominierenden und rezessiven Charakters in der ersten Generation folgt, löst sich demnach für alle Versuche in die Verhältnisse 2:1:1 auf, wenn man zugleich das dominierende Merkmal in seiner Bedeutung als hybrides Merkmal und als Stamm-Charakter unterscheidet. Da die Glieder der ersten Generation unmittelbar aus dem Samen der Hybriden hervorgehen, wird es nun ersichtlich, dass die Hybriden je zweier differierender Merkmale Samen bilden, von denen die eine Hälfte wieder die Hybridform entwickelt, während die andere Pflanzen gibt, welche konstant bleiben, und zu gleichen Teilen den dominierenden und rezessiven Charakter erhalten.“ (Mendel 1866, S. 17)

Die Gültigkeit dieser Regel hat Mendel im Laufe weiterer Generationen geprüft und wendet erst in diesem Zusammenhang seine berühmte Notation an. Die konstanten Zahlenverhältnisse (1 : 2 : 1) sind jedoch nicht auf Vererbungseinheiten bezogen, sondern auf die Merkmale selbst: „Bezeichnet A das einer der beiden konstanten Merkmale, z.B. das dominierende, a das rezessive, und Aa die Hybridform, in welcher beide vereinigt sind, so ergibt der Ausdruck: $A + 2 Aa + a$ die Entwicklungsreihe für die Nachkommen der Hybriden je zweier differierender Merkmale.“ (Mendel 1866, S. 17) Mendels „Entwicklungsreihe“ entspricht dem, was später als das zweite mendelsche Gesetz bzw. die zweite mendelsche Regel bezeichnet wurde. Mendel ordnet seine Entdeckung als ein Entwicklungs- und nicht als Vererbungsgesetz (der Erbse) ein.

Seine Notation macht keine quantitativen Aussagen über die Faktoren, sondern nur über die qualitativen Unterschiede: Der dominante Typus wird einfach mit A (und nicht AA) und der rezessive Typus mit a (und nicht mit aa) bezeichnet. Aus heutiger Sicht verdeckt die Notation Mendels ein tieferes Verständnis der molekularen Grundlagen seiner Entdeckung. Da sich Mendel auf die Merkmale bezieht, ist es nur einsichtig, dass er mit seiner Notation keine durchgehend binäre Beschreibung wählt. Die Diploidie der Chromosomen, auf welcher die heute übliche, binäre Notation (AA, Aa, aa) beruht, war zu Mendels Zeiten nicht bekannt und er hat sie auch nicht vorweggenommen.

Die Idee der genetischen Kreuzung ist erst dann richtig fassbar, wenn die Hybridität nicht mehr der hybriden Form (Aa), sondern der diploiden Natur der Chromosomen selbst zugeschrieben wird. Der heutige Ausdruck „diploid“ drückt den Sachverhalt akkurat aus, weil der doppelte Chromosomensatz nicht dem Verdacht der Unreinheit ausgesetzt wird. In der Sprache der Hybridforschung gesprochen hieße das: Hybrid ist nicht die „Mischform“ (Aa) gegenüber den „Reinformen“ (AA, aa) – hybrid ist die chromosomale Grundlage aller drei Phänotypen. Erst vor diesem Hintergrund war es möglich, die mendelschen Regeln zu formulieren. Dieser theoretische Hintergrund stand Mendel noch nicht zur Verfügung.

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

Stattdessen folgerte er aus seinen Versuchen, „dass die Erbsen-Hybriden Keim- und Pollenzellen bilden, welche ihrer Beschaffenheit nach in gleicher Anzahl allen konstanten Formen entsprechen, welche aus der Kombinierung der durch Befruchtung vereinigten Merkmale hervorgehen.“ (Mendel 1866, S. 29) Den Befruchtungsprozess selbst beschreibt Mendel als eine „Verbindung“ von Keim- und Pollenzelle (Mendel 1866, S. 30): Sofern beide Zellen die gleiche Gestalt haben (bei der Verbindung A/A bzw. a/a), sind die Produkte ihrer Verbindung konstant: A bzw. a. Im Falle einer Befruchtung zwischen ungleichen Zellen (A/a bzw. a/A) kommt es zur Verbindung Aa: „es findet eine [...] wiederholte Hybridisierung statt“ (Mendel 1866, S. 30). Mendel betont also, dass die Bildung der Hybriden in jeder Generation aufs Neue geschehen muss. *Insofern* sind die Erscheinungsmerkmale der Hybriden *nicht präformiert*, weil diese erst bei der Verbindung der zwei Zellen *epigenetisch* gebildet werden.

In seiner Schluss-Bemerkung geht Mendel erneut auf die Entstehung der Hybriden während der Befruchtung ein: „Nach Ansicht berühmter Physiologen vereinigen sich bei den Phanerogamen zu dem Zwecke der Fortpflanzung je eine Keim- und Pollenzelle zu einer einzigen Zelle, welche sich durch Stoffaufnahme und Bildung neuer Zellen zu einem selbstständigen Organismus weiter zu entwickeln vermag.“ (Mendel 1866, S. 41) Mendels Vorstellung nach beginnt die Entwicklung also mit der Vereinigung der beiden Zellen und diese der Vereinigung folgende „Entwicklung erfolgt nach einem konstanten Gesetze, welches in der materiellen Beschaffenheit und Anordnung der Elemente begründet ist, die in der Zelle zur lebensfähigen Vereinigung gelangten.“ (Mendel 1866, S. 41) Nachdem also die beiden Zellen vereinigt wurden, kommt es zu einer „Anordnung der Elemente“. Das konstante Entwicklungsgesetz Mendels ist also das Produkt materieller und organisatorischer Eigenschaften der gebildeten Zelle. Mendel betrachtet die Vereinigung von Keim- und Pollenzellen und die unmittelbare Entstehung der verbundenen Zelle als Teil der Epigenese der Pflanze. Für *diese* Entwicklung soll sein „Entwicklungsgesetz“ gelten. Weil die Hybriden der ersten, uniformen Generation „Keim und Pollenzellen bilden, welche ihrer Beschaffenheit nach in gleicher Anzahl allen konstanten Formen entsprechen“ (Mendel 1866, S. 29), kommt es zur „Entwicklungsreihe“ der zweiten Generation: A + 2 Aa + a. Sowohl die dabei wieder entstehenden Reinformen A und a als auch die entstehenden Hybriden Aa sind das Ergebnis eines neuen, sich wiederholenden epigenetischen Bildungsprozesses.

Nicht nur die Entstehung der Hybriden, sondern auch ihre weitere Fähigkeit zur Bildung von Nachkommen ist für Mendel (in der Tradition der Hybridforschung) von besonderem Interesse. Mit Verweis auf Gärtners Untersuchungen macht Mendel klar, dass es Fälle gibt, in denen gebildete Hybriden fruchtbar sind: „Für die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen ist dieser Umstand von besonderer Wichtigkeit, weil konstante Hybriden die Bedeutung neuer Arten erlangen.“ (Mendel 1866, S. 40) Die englische Übersetzung ist irreführend: „For the history of evolution of plants this circumstance is of special importance, since constant hybrids acquire the status

3 Evolution und Epigenese

of new species.“ (Bateson 1909, S. 355) Mendel spricht nicht von der Entstehung (oder dem Status), sondern der „Bedeutung neuer Arten“; es geht also zunächst nur um eine Frage der Klassifikation. Es ist nicht klar, in welcher theoretischen Tradition er fruchtbare Hybriden als „neue Arten“ versteht: Meint er Arten im Sinne Linnés, im Sinne Buffons, im Sinne Lamarcks oder Darwins? Vor allem aber ist nicht klar, was Mendel unter der „Entwicklungsgeschichte der Pflanzen“ versteht. Zwischen diesen bis heute nicht geklärten Fragen besteht zudem ein Zusammenhang, weil Mendel das Verhältnis von Art und konstanten Hybriden mit der Entwicklungsgeschichte in einen Zusammenhang bringt. Worum geht es Mendel also?

3.4.2 Entwicklungsgeschichte zur Zeit Mendels

Um Mendels Publikation im Rahmen ihrer Zeit zu verstehen, ist eine Einordnung des Terminus „Entwicklungsgeschichte“ unerlässlich. Schon in der Einleitung seiner Veröffentlichung ist von der „Entwicklungsgeschichte der organischen Formen“ (Mendel 1866, S. 4) die Rede. In der englischsprachigen Übersetzung wurde aus Mendels „Entwicklungsgeschichte der organischen Formen“ eine „history of the evolution of organic forms“ (Bateson 1909, S. 318) - auch hier eine irreführende Übersetzung. Was hat Mendel mit „Entwicklungsgeschichte“ gemeint? In zahlreichen embryologischen Werken der Jahrzehnte vor Mendels Veröffentlichung ist bei der „Entwicklungsgeschichte der Tiere“ (von Baer 1828), der „Entwicklungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen“ (Bischoff 1842) und selbst der „Entwicklungsgeschichte der Seele“ (Carus 1846) stets die individuelle Entwicklung gemeint. Auch in den ersten deutschen Übersetzungen Darwins werden die Ausdrücke „Entwicklung“, „Entwicklungs-Stufe“ und „Entwicklungsgesetz“ nur im embryologischen Kontext verwendet, von einer „Entwicklungsgeschichte“ ist überhaupt keine Rede. Erst ein Jahr, nachdem Mendel seine Versuche veröffentlicht hatte, unterschied Haeckel in seiner „Generellen Morphologie“ zwischen der „Entwicklungsgeschichte der individuellen Organismen“ (Embryologie) und der „Entwicklungsgeschichte der Stämme“ (Paläontologie) (siehe 4.3.1). Bezüglich des bisherigen Gebrauchs der Termini hält Haeckel fest: „In dem gewöhnlichen Sinne des Worts versteht man aber unter Entwicklungsgeschichte nur diejenige der Individuen oder die sogenannte Embryologie, welche besser als Ontogenie bezeichnet wird.“ (Haeckel 1866a, S. 53) Es wäre also anzunehmen, dass Mendel den Begriff „Entwicklungsgeschichte“ in der üblichen Weise verwendet hat. Mendels Untersuchungen wurden laut der Publikation „in den Sitzungen am 8. Februar und 8. März 1865“ vorgelegt und 1866 veröffentlicht. Haeckels „Allgemeine Morphologie“ wird erst im Laufe desselben Jahres veröffentlicht und wenig gelesen. Sollte Mendel also nicht Haeckels Begriffserweiterung antizipiert haben, müsste sich Mendels Verweis auf die „Entwicklungsgeschichte der Pflanzen“ auf Fragen zur Befruchtung, Embryologie und Entwicklung der Pflanzen beziehen.

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

Mendel könnte mehrere aktuelle, entwicklungsgeschichtliche Werke der Botanik gekannt haben: etwa „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzen“ (Hartig 1843), „Entwicklungsgeschichte des Pflanzen-Embryon“ (Schacht 1850) oder „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Metamorphose des Samenkeimes der Pflanze“ (Eisengrein 1851). Diese und weitere Werke bilden ein überaus heterogenes Forschungsfeld: Verschiedene naturphilosophische, embryologische und zellphysiologische Perspektiven auf die Befruchtung und Entwicklung der Pflanzen werden unter dem gemeinsamen Schlagwort der „Entwicklungsgeschichte“ diskutiert. Goethes Metamorphosenlehre und Schellings Terminologie sind noch immer einflussreich, auf der anderen Seite führt insbesondere Matthias Schleidens Wirken zur Durchsetzung der Zelltheorie in der Botanik. Die Anfänge der Pflanzenphysiologie und -biochemie fallen ebenfalls in diese Zeit.

Das umfassende Explanandum der neuen Disziplinen war die Entwicklung der einzelnen Pflanzen und ihrer Teile. So schrieb Schleiden im damaligen Standardwerk „Grundzüge der Wissenschaftlichen Botanik“: „Die von dem genialen Italiener Malpighi angeregte Entwicklungsgeschichte kam bald in Vergessenheit, Treviranus belebte sie wieder, ohne dass es ihm gelang, sie in ihrer durchgreifenden Wichtigkeit als Prinzip der ganzen Wissenschaft zu erkennen. Dies blieb erst Hob. Brown vorbehalten, der in allen Punkten zeigte, wie Verständnisse der Pflanze, also wissenschaftliche Botanik, nur durch Studium der Entwicklungsgeschichte zu erlangen sei“ (Schleiden 1843, S. 391). In seiner methodologischen Einleitung erklärt Schleiden die Entwicklungsgeschichte zur ersten leitenden Maxime: „die einzige Möglichkeit, zu wissenschaftlicher Einheit in der Botanik zu gelangen, und somit das einzige und unumgängliche methodische Hilfsmittel, welches aus der Natur des Gegenstandes sich von selbst ergibt, ist das Studium der Entwicklungsgeschichte. [...] selbst alle Anordnung der Pflanzen ist sicher nur möglich, nicht durch Vergleichung einzelner Zustände, sondern ihrer vollständigen Entwicklungsgeschichte.“ (Schleiden 1842, S. 100) Ähnlich wie schon Goethe kritisiert Schleiden Linnés Beschränkung auf die adulte, blühende Pflanze (Schleiden 1842, S. 101). Bemerkenswert ist, dass Schleiden an die Spitze des regulativen Prinzips das Fehlen eines adulten Zustandes der Pflanze stellt: „Die Pflanze ist überall nicht ein zu einer gegebenen Zeit fertiges, völlig entwickeltes Einzelwesen, sondern besteht nur aus einer stetigen Reihe sich auseinander entwickelnder Formen und Zustände.“ (Schleiden 1842, S. 104) Nur aus der lückenlosen Beobachtung der Entwicklungsgeschichte erwächst die Möglichkeit, induktiv auf Entwicklungsgesetze zu schließen: „Unter Studium der Entwicklungsgeschichte dürfen wir aber nicht ein unmethodisches Hineingreifen in frühere Zustände verstehen, wie das nur leider zu häufig geschieht. Die Regel, an die wir uns hier binden müssen, ist, dass wir im Allgemeinen von der Flüssigkeit an bis zur Form der Zelle und von dieser bis zur Zusammensetzung derselben zu Pflanze und Organ eine solche stetige Reihe von Zuständen beobachten, dass auch durchaus keine Lücke vorhanden ist, die möglicherweise einen einflussreichen Zustand bergen könnte und durch Vermutungen auszufüllen wäre.“

3 Evolution und Epigenese

Die ganze Reihe aller Mittelstufen muss sinnlich erfasst werden, dann erst haben wir eine sichere Grundlage für die Induktion gewonnen, um die Gesetzmäßigkeit der Veränderungen ableiten zu können.“ (Schleiden 1842, S. 104) Die Entwicklungsgeschichte bildet ein lückenloses Kontinuum, eine „völlige Stetigkeit der Entwicklungsreihe“ (Schleiden 1842, S. 105), aus der sich mit Hilfe mathematisch-physikalischer und chemischer Grundlagen Gesetze der Bildung und Entwicklung der Pflanze bestimmen lassen. Die Entwicklungsgeschichte ist daher nicht nur regulative, sondern auch heuristische Maxime der Botanik (Schleiden 1842, S. 107). Der erklärte Gegner der Methodologie Schleidens ist die Naturphilosophie Schellings. Als das letzte Ziel der Botanik erklärt Schleiden mit Bezug auf Fries' mathematische Naturphilosophie die Rückführung auf „rein mathematisch bestimmbar Erklärungsgründe“: Durch Induktion aus empirischen Fakten soll eine „Physik des Organismus“ mit naturgesetzlichem Anspruch vollendet werden (Schleiden 1842, S. 74).

Zur Zeit Mendels hat also – um Dobzhansky Motto abzuwandeln – nichts in der Biologie Sinn gemacht außer im Lichte der Entwicklungsgeschichte. Mendels Verständnis des Begriffs scheint eindeutig. Mendel lehnte zudem die präformationistische Zeugungslehre ab und war von der Epigenese so überzeugt, dass er diese Überzeugung während einer Prüfung gegen den Prüfer verteidigte (Wynn 2006, S. 86). Doch es gibt einen österreichischen Botaniker der Zeit Mendels, auf dessen mögliche Relevanz für Mendels Verständnis von „Entwicklung“ Gliboff (1999) hingewiesen hat: Franz Unger verband naturphilosophische und statistische Zugänge zu Fragen der Meteorologie, Geologie und Botanik. Darüber hinaus gehörte für Unger (wie auch für Darwin) Humboldt zu den großen Vorbildern. Gliboff sieht Mendel in der Tradition Ungers. Dort finden wir Hinweise auf einen genealogisch erweiterten Entwicklungs-Begriff.

Im Zuge von Reformbewegungen Österreichs nach der Märzrevolution 1848 wurden Wissenschaft und Bildung gefördert. In der gerade gegründeten kaiserlichen Akademie der Wissenschaften veröffentlichte Unger 1852 den „Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt“. In seiner Pflanzengeschichte unterscheidet Unger (1852, S. 1-34) primäre Ursachen für die Verbreitung der Pflanzenwelt über die Erde (Temperatur, Feuchtigkeit, Lichtintensität, Bodenbeschaffenheit), modifizierende Einflüsse auf die Verbreitungsgebiete (klimatische und geologische Veränderungen der Erdoberfläche, Wechsel der Lebensweise der Pflanzen) und sekundäre Ursachen (Luft- und Wasserströmungen, Einflüsse der Tierwelt und des Menschen). Zu den Einflüssen des Menschen auf die Pflanzenwelt zählt Unger Anbau, Handel, Krieg, Völkerwanderung, Verpflanzung und Verschleppung der Gewächse.

Nicht nur die Pflanzen-Individuen sondern auch die Arten haben eine durchschnittliche Lebensdauer. Pflanzen-Arten können aussterben. Ihre Verteilung ist über eine „genetische Behandlung der Pflanzengeographie“ (Unger 1852, S. 38) zu begreifen. Mittels paläontologischer Fundstücke ist so eine Geschichte der Vegetation zu rekonstruieren. Unger geht ausführliche auf die

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

„Art der Erhaltung vorweltlicher Pflanzen“ (Unger 1852, S. 49-162) ein: Versteinerungen, die Bildung der Steinkohle, Pflanzenabdrücke und Einschlüsse in Bernstein. Es sind Relikte einer Vorwelt, die immerhin einige Millionen Jahre lang existiert haben muss; für das Alter der Erde geht Unger schon von 353 Millionen Jahren aus (Unger 1852, S. 292). Für die Systematik hat die Pflanzengeschichte entsprechende Auswirkungen: „Die erste und wichtigste Frage, die man an irgendeinem Pflanzenrest der Vorwelt stellen muss, ist ohne Zweifel die über seine Abstammung. [...] das wichtigste bleibt doch immer die Ermittlung seiner Gesamtform und die Zurückführung derselben auf analoge Formen der Jetztwelt.“ (Unger 1852, S. 163) Obwohl Unger eine Naturgeschichte der Pflanzenwelt annimmt, ist die Gegenwart für ihn die Referenz.

Ungers Pflanzengeschichte postuliert keine Entstehung, sondern eine Entwicklung neuer Arten: „Wenn wir auch hierbei berücksichtigen wollen, wie viel noch auf Rechnung unserer Unkenntnis früherer Zustände zu schreiben ist, so geht doch klar und bis zur Evidenz hervor, dass die Pflanzenwelt der Gegenwart einen ungleich größeren Formenreichtum in den untergeordneten Gebieten ihrer Gestaltung darbietet, als alle Floren der Vorwelt zusammengenommen. Es kann somit der Betrachtung nicht entgehen, dass die Entwicklung der Pflanzenwelt nicht etwa in einem Produzieren neuer differenter Formen bestehe, die mit dem früheren in keinem genetischen Zusammenhange stehen, sondern dass dieselbe umgekehrt aus der größtmöglichen Differenz bereits hervorgebildet, ohne Erweiterung derselben vielmehr dahin zielt, dieselbe durch eine unendlich reiche Produktion von Mittelformen möglichst wieder auszugleichen. Das aber ist eben, was den Charakter jeder wahren Entwicklung ausmacht.“ (Unger 1852, S. 241) Die Lücken der Systematik werden bei Unger durch neu entwickelte Arten gefüllt, während sie bei Leibniz noch als Hinweis auf unentdeckte Arten gelten. Es ist dieser Umgang mit dem Nichtwissen, an dem die Transformation der natürlichen Skala besonders gut nachvollziehbar ist. Bis Darwin stellten die „missing links“ keinen Hinweis auf Lücken der Genealogie dar. Unger geht von einer naturgeschichtlichen Tendenz zur Vervollkommnung aus, sodass „die einfacheren Formen bereits in der Vorwelt zu einer möglichst vollkommenen Entwicklung gelangten, während die kompliziertesten Pflanzengestaltungen, die edelsten Formen erst unserer gegenwärtigen Schöpfungsperiode angehören. In welcher Art und Weise die Ausbildung des Pflanzenreiches erfolgte, welchen Einfluss hierbei die Succession der einzelnen Weltalter ausübte, kann erst dann klar gemacht werden, wenn wir dieselben reihenweise, in Bezug auf ihren Pflanzenreichtum sowohl als auf den Charakter der ihnen zukommenden Pflanzenschöpfung untersucht haben werden. Es ist jedoch im Voraus nicht zu bezweifeln, dass sich auch bei dieser Betrachtung der organische Zusammenhang der einzelnen Formen klar und ersichtlich ergeben wird, und demnach das Einst und Jetzt der Pflanzenschöpfung nur als Ein großes Ganzes erscheinen kann.“ (Unger 1852, S. 242 f.) Auffällig an Ungers Terminologie sind u. a. seine Begriffe von Weltalter, die Großschreibung des Einen und eine Nähe zwischen den Begriffen „Entwicklung“ und „Bildung“;

3 Evolution und Epigenese

bedeutende Fragmente der Naturphilosophie Schellings. Auch Goethes Annahme der Urpflanze taucht bei Unger auf und wird „allem vegetabilischen Sein zum Grunde“ (Unger 1852, S. 340) gelegt.

Ungers Pflanzengeschichte kennt keinen „Kampf ums Dasein“ und auch keine Entstehung neuer Arten, die nicht im Sinne des Entwicklungsbegriffs bereits angelegt wären. Die Abfolge der Pflanzengeschichte orientiert sich nach den geologischen Perioden, doch geht über einen rein historischen Entwicklungsbegriff hinaus und möchte wissen, „in welchem Maße, sowie in welcher Zeitfolge diese Veränderungen stattfanden, und ob sich endlich in diesen Umwandlungen nicht eine gewisse Regelmäßigkeit, Gesetzmäßigkeit offenbare, die uns wohl gar einen Blick in den inneren Zusammenhang der so differenten Formen erlaubt“ (Unger 1852, S. 279). In diesem Kontext prägt Unger ein erweitertes Verständnis von einer „Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches selbst“, das vom zuvor dargestellten Gebrauch deutlich abweicht und die Erweiterung Haeckels vorwegnimmt: „Nur die Entwicklungsgeschichte allein setzt uns von dem inneren Zusammenhang differenter Teile und Formen in Kenntnis und zeigt, wie eines aus dem andern hervorgeht. Wie im Individuum, so ist es nun auch in jedem organischen Reiche als Komplex sämtlicher Individualitäten. Die Entwicklungsgeschichte also schließt jenen inneren Zusammenhang der einzelnen Formen unter einander auf, den die Systematik nie für sich alleine aufzuschließen im Stande wäre. Aber nicht bloß der innere Zusammenhang der Individualitäten allein ist es, der durch die Verfolgung der Entwicklung klar wird, sondern eben so auch die Erscheinung jedes Einzelwesens in der Zeit.“ (Unger 1852, S. 279 f.)

Trotz der genealogischen Kontinuität der Pflanzengeschichte geht Unger von einer Erhaltung und Unveränderlichkeit der Arten aus: „Nach den Gesetzen der Zeugung, die wir in Folge unzähliger Erfahrungen an Pflanzen sowohl, als an Tieren in unserer Zeitperiode machten, unterliegt es keinem Zweifel, dass stets nur Gleichartiges von einem Organismus produziert werde, ja dass dieses Gleichartige, so weit unsere Erfahrungen reichen, in einer unendlichen Reihe von Zeugungen unverändert erhalten werde. Wir schreiben demnach jeder Pflanzen- und Tierart eine Stabilität in dem Zeitlaufe zu, und halten dafür, dass von der Artung, so lange dieselbe vorhanden ist, und sich erneuert, auch nicht die aller kleinste Eigenschaft hinzugetan, oder hinweggenommen werden könne. Wir verkennen dabei nicht, dass äußere Verhältnisse Modifikationen des ursprünglich Typischen hervorbringen können, die dem Anscheine nach oft so weit gehen, dass der ursprüngliche Charakter verwischt werde, dass aber bei allem dem die Neigung zur ursprünglichen Form zurückzukehren in allen organischen Wesen ausgesprochen liege und deshalb ein stetes Schwanken in der Progenies einer Art vorhanden sei, ohne jedoch die Schranken des Artcharakters je zu überschreiten.“ (Unger 1852, S. 341) Unger vertritt ähnlich wie Schelling eine dynamische, epigenetische Konstanz der Arten und kombiniert diese mit einer epigenetischen Entstehung einer Pflanzenart aus der anderen: „jede entstehende neue Pflanzenart kann

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

unmöglich in dem Zusammenwirken der Naturkräfte als vielmehr in dem Zusammenwirken der bereits organisierten Kräfte, wie wir sie in der Pflanzenwelt wahrnehmen, begründet sein, - eine Pflanzenart muss aus der andern hervorgehen. Mit dieser Abhängigkeit einer Pflanzenart und Gattung u. s. w. von der andern wird die Pflanzenwelt erst zu einem wahrhaft zusammenhängenden Organismus.“ (Unger 1852, S. 345)

Aus heutiger Sicht wirkt Ungers Artbegriff widersprüchlich. Dem Vorwurf der Widersprüchlichkeit widerspricht Unger aber deutlich: „Mit dieser Anschauungsweise, die sich nicht nur als eine physiologisch notwendige, sondern auch als eine empirisch wahrnehmbare zu erkennen gibt, steht jedoch die erfahrungsmäßige Stabilität der Pflanzenarten durchaus nicht im Widerspruche, und kann auch gar nicht im Widerspruche stehen.“ (Unger 1852, S. 345) Wie löst Unger den Widerspruch zwischen der Konstanz der Arten und dem Hervorgehen einer Pflanzenart aus der anderen auf?

Ungers Verständnis von „Entwicklungsgeschichte“ macht denkbar, was heute widersprüchlich ist: „Wenn wir die Stabilität der Art in der typisch-gleichen, durch Zeugung bedingten Aufeinanderfolge von Individuen setzen, so ist das im Allgemeinen ganz richtig, es schließt aber diese Gleichförmigkeit des Typs durchaus nicht kleine Schwankungen aus, wie sie selbst im Leben des Individuums stattfinden. Die Art oder Gattung ist eben so gewissen Lebensbedingungen unterworfen, wie das Individuum. Das Existenzalter der Art als der Inbegriff sämtlicher durch Zeugung unter einander verbundener Individuen, hat einen Anfangspunkt, ein Acme und ein Ende; in jedem ist die Lebenskraft die Gattung, ihr Produktionsvermögen, ihr Gestaltungsvermögen u. s. w. ein anderes. [...] Die Produktion neuer Typen kann jedoch durchaus nicht als eine Metamorphose der Art angesehen werden, welche letztere durch eine längere oder kürzere Zeit recht wohl neben der aus ihr hervorgegangenen neuen Art fortbestehen kann, bis ihr Alter sie wie alle Arten dem Erlöschen entgegen führt. Die Entstehung neuer Typen ist somit nur eine partielle Metamorphose zu nennen, an welcher vielleicht nicht einmal sämtliche Individuen einer Art zu irgend einer Zeit Anteil nehmen, sondern wahrscheinlich nur von einer geringen Anzahl derselben vollzogen wird.“ (Unger 1852, S. 315) Folgen wir Ungers Auflösung, verschwindet der vermeintliche Widerspruch: Eine Art entwickelt sich aus der anderen, keine neuen Arten entstehen und einmal entstandene Arten bleiben konstant (oder sterben wie bei Wichura aus) - Entwicklungsgeschichte als *Phylogenese individueller Metamorphosen*. In dieser Genealogie hat das Verschwinden von Arten wie bei dem Hybridforscher Wichura oder in Blumenbachs Naturgeschichte keine Relevanz für die Entstehung neuer Arten. Der Tod ist noch kein Teil einer Ökonomie des Lebens. Erst aus heutiger Sicht wirkt Ungers Artbegriff grotesk.

Verweilen wir einen Augenblick bei der Groteske: Die Groteske war ursprünglich eine Ornamentform der Renaissance, die zunächst der Verzierung diente, aber rasch ein Eigenleben entwickelte und u. a. zur Darstellung phantastischer Figuren verwendet wurde. Von hier breitet

3 Evolution und Epigenese

sich das Groteske im Laufe der Moderne auf Literatur, Musik, Theater und Tanz aus und vereint Darstellungen des Absurden, Bedrohlichen, Derben, Monströsen und Phantastischen: „Das Groteske [...] lässt im Gegensatz zum Tragischen und Komischen den ihm immanenten Widerspruch bestehen; damit bleibt auch das Grauen.“ (Pietzcker 1980, S. 98) Das Groteske begann in der Renaissance u. a. mit der Darstellung von Mischwesen, Hybriden – und ist selbst nur als Hybrid aus Komischem und Tragischem zu verstehen. Das Groteske selbst ist der bleibende Widerspruch: „Grotesk ist nicht die Vermischung von Stilen, Ordnungen, Bereichen, das bloße Nebeneinander des Heterogenen; das Groteske verlangt vielmehr, dass erstens eine bestimmte Weise, wie die Welt oder der Mensch ist, erwartet wird, und dass zweitens diese Erwartung scheitert, so dass die Weltorientierung versagt und die Welt unheimlich wird. [...] Es ist möglich, dass ein nicht hierauf angelegtes Werk grotesk wirkt, weil es Elemente enthält, die bei einem Leser den beschriebenen Bewusstseinsakt auslösen. Wir sagen deshalb ‚ein Werk *wirkt* grotesk‘, wenn es bei einem Leser jenen Bewusstseinsakt auslöst, und ‚ein Werk *ist* grotesk‘, wenn es zum Zeitpunkt seines Entstehens jenen Akt unserer Meinung nach mit Erfolg intendierte.“ (Pietzcker 1980, S. 86 ff., Hervorhebungen im Original)

Ungers Verständnis von der Stabilität und Entwicklung der Arten *wirkt* heute grotesk: „Das bedeutet auch, dass die Form, die das Werk erwarten lässt, nie ganz, aber immer etwas zerstört sein muss: sie muss, paradox gesprochen, Form im geformten Zustand ihrer Auflösung sein.“ (Pietzcker 1980, S. 88) Ungers Art ist selbst eine Figur des Grotesken: Die Art bleibt konstant, während aus ihr Lebewesen hervorgehen können, die als neue Arten bezeichnet werden. Die Ernsthaftigkeit, mit der Unger zwischen Stabilität und Entwicklung der Arten vermittelt, macht den Artbegriff in seiner Auflösung greifbar – gehalten von einem Entwicklungsbegriff, dem noch die klare Differenzierung fehlt, die Haeckel einige Jahre später vorgenommen hat. „Als grotesk erscheint ein Verhältnis, dessen einzelne Momente einander – für ein bestimmtes Bewusstsein – so widersprechen, dass sie die von einem der Momente evozierten Kategorien der Weltorientierung aufheben“ (Pietzcker 1980, S. 91). Doch wie wirkte Ungers Pflanzengeschichte damals? Vermutlich nicht grotesk, sondern fortschrittlich: Ungers Annahme einer Pflanzengeschichte ist mit einem naturgesetzlichen Anspruch an die Entwicklung der Pflanzenwelt fundiert. Hat sich Mendel von Ungers Verständnis der Pflanzengeschichte motivieren lassen (Gliboff 1999)? Hat er den naturgesetzlichen Anspruch an die Entwicklung der Arten übernommen?

Der etymologische Ursprung der Groteske (wie der Grotte) liegt im Lateinischen: grotta (Höhle). Der Wortursprung der Groteske verweist auf eine Verwandtschaft mit jenem mythologischen Konzept, das schon Platon verwendete, um zwischen Sein und Werden zu vermitteln: $\chi\omicron\rho\alpha$. Wie Platons „Amme des Werdens“ nimmt das Artkonzept selbst alles in sich auf: nicht nur die eindeutig bestimmbar Individuen, sondern auch all jene Individuen, die sich nicht eindeutig zuordnen lassen. Mit dem Ausdruck der „Hybriden“ wurde die Problematik des Artkonzepts

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

zwar thematisch, das Artkonzept selbst aber blieb erhalten. In der Groteske des ungerschen Artbegriffs spiegelt sich das platonische Problem wieder. Wie Platons $\chi\rho\rho\alpha$ die Spannung zwischen embryologischen und kosmologischen Ansprüchen ausgleicht und verdeckt, so vermittelt und verschleiert Ungers Entwicklungsbegriff die Spannungen innerhalb des Artbegriffs. Das spricht a priori nicht gegen Ungers Ansichten. Das Groteske besteht nicht in Ungers Werk selbst, sondern im Verhältnis zwischen Unger und dem heutigen Konsens. Bei Darwin ist diese Spannung durch das Populationsdenken aufgefangen worden. Mit der Entstehung der Genetik gerät dann zunehmend das Individuum unter explanatorischen Druck. Die Frage von Kontinuität und Diskontinuität muss fortan innerhalb des Individuums verhandelt werden.

In Zeiten theoretischen Hochdrucks entstanden Mendels Untersuchungen. Auch wenn Unger auf Mendel einen Einfluss gehabt hat, ist damit aber nicht geklärt, ob Mendel „Ungerianer“ war. Dazu müssen wir Mendels Entwicklungsbegriff analysieren und die Perspektiven Ungers und Mendels auf die Hybriden miteinander vergleichen. Mendel befand sich bereits im vierten Jahr seiner Untersuchungen und war inzwischen mit Darwins gerade erst erschienenem „Ursprung der Arten“ vertraut, als Unger im Wiener Ständehaus einen Vortrag zur Physiologie der Kulturpflanzen hielt: „Unstreitig den größten Einfluss auf Erzeugung und Verbesserung der Kulturpflanzen hat die geschlechtliche Kreuzung nahe verwandter Pflanzenarten und Varietäten einer oder verschiedener Arten hervorgebracht. Durch sie sind Zwischenformen (Schläge) entstanden, die häufig mit der Vermischung der älterlichen Charaktere die einseitige Ausbildung dieses oder jenes Pflanzenteiles, und so eine größere Brauchbarkeit herbeiführten. Ohne mich hier in das Wesen der Geschlechtsfunktion einzulassen, will ich nur bemerken, dass es uns bei der vollkommen freien und unumschränkten Stellung der Pflanzen nicht Wunder nehmen darf, wenn dergleichen Geschlechtsvermischungen auch ohne unsere Begünstigung entstehen. [...] In wie weit die auf anderen Wegen entstandenen Abarten die Kreuzung unterstützten, zeigen die mannigfaltigen Zwischenformen, die daraus hervorgingen, und die man kaum mehr auf ein sicheres Verständnis zu bringen, d. i. nach ihrer Genealogie zu verfolgen im Stande ist. In einem solchen Irrgarten von Kreuzungen und Degenerationen stehen alle unsere Obstbäume und Sträucher, alle Gemüsearten, viele Zierpflanzen und gewiss auch mehrere Cerealien und andere Nutzpflanzen. Die große Menge von Gartenzeugnissen, die ihren Ursprung von einer oder zwei Urarten nahmen, und sich nunmehr auf mehrere Tausend an Schönheit und Vortrefflichkeit mit einander wetteifernder Formen ausdehnten, findet nur hierin seine Erklärung.“ (Unger 1860, S. 52 f.) Die Entstehung von Kulturpflanzen mittels Hybridisierung ordnet Unger als künstlich ein und stellt fest, dass die Pflanze unter dem Wirken der künstlichen Zuchtwahl nicht nur leiden, sondern auch die vermeintlichen Vorteile nur scheinbare sind: „Wir können also nach diesen unzweifelhaften Ergebnissen unsere dicken Rüben, unseren aufgetriebenen Kopfkohl, alle die eitlen Gestalten der geputzten Blumen, die pausbackigen Äpfel, Orangen und andere Obstarten nur für

3 Evolution und Epigenese

Degenerationen, für Verschlimmerungen, krankhafte Gestaltungen u. s. w. halten. Unsere Gärten sind daher keineswegs Veredlungsinstitute, Pepinieren des Pflanzengenius, sondern vielmehr Versorgungsanstalten für Cretins, Trotteln, Fexe, - Bildungsanstalten von Knirpsen, Dickbäuchen, Klumpfüßlern, von aufgedunsenen Flitternarren, chlorotischen Missgeburten, kurz von den erbärmlichsten vegetabilischen Strolchen, für die selbst die berühmte Bildungsanstalt am Abendberg keine Besserung verspricht.“ (Unger 1860, S. 58) Während Darwin von den verbessernden und bewahrenden Wirkungen der künstlichen Selektion auf die Existenz einer natürlichen Selektion schließt, weist Unger auf die degenerierenden Wirkungen der künstlichen Selektion hin. Wir werden sehen, dass Mendel weder im Sinne Darwin von einer Entstehung neuer Arten noch im Sinne Ungers von einer Entwicklungsgeschichte der Arten gesprochen hat.

3.4.3 Mendels Entwicklungsgesetz

Erst angesichts des heterogenen Diskurses zur Entwicklungsgeschichte eröffnet sich die Bedeutung der einleitenden Bemerkungen Mendels: „Die auffallende Regelmäßigkeit, mit welcher dieselben Hybridformen immer wiederkehrten, so oft die Befruchtung zwischen gleichen Arten geschah, gab die Anregung zu weiteren Experimenten, deren Aufgabe es war, die Entwicklung der Hybriden in ihren Nachkommen zu verfolgen. [...] Wenn es noch nicht gelungen ist, ein allgemein gültiges Gesetz für die Bildung und Entwicklung der Hybriden aufzustellen, so kann das Niemanden Wunder nehmen, der den Umfang der Aufgabe kennt [...] Wer die Arbeiten auf diesem Gebiete überblickt, wird zu der Überzeugung gelangen, dass unter den zahlreichen Versuchen keiner in dem Umfange und in der Weise durchgeführt ist, dass es möglich wäre, die Anzahl der verschiedenen Formen zu bestimmen, unter welchen die Nachkommen der Hybriden auftreten [...] Es gehört allerdings einiger Mut dazu, sich einer so weit reichenden Arbeit zu unterziehen; indessen scheint es der einzig richtige Weg zu sein, auf dem endlich die Lösung einer Frage erreicht werden kann, welche für die Entwicklungs-Geschichte der organischen Formen von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist. Die vorliegende Abhandlung bespricht die Probe eines solchen Detail-Versuches.“ (Mendel 1866, S. 3 ff.) Sollte sich Mendel tatsächlich auf ein darwinsches Verständnis der Naturgeschichte bezogen haben, wären seine Bemerkungen anders ausgefallen. In Mendels Publikation geht es weder um Fragen der Vererbung noch der Evolution. Es geht um die „Entwicklungsgeschichte“ weder im rein epigenetischen Sinne noch im rein naturhistorischen Sinne Ungers.

Mendel versteht den Begriff „Entwicklungsgeschichte“ schon genealogisch (wie Unger), sein Entwicklungsbegriff ist aber auf die Epigenese bezogen. Die „Entwicklungsgeschichte“ Mendels ist eine *Genealogie der Epigenesen*. Was geschieht, wenn sich zwei Arten dauerhaft verbinden lassen? Mendel macht eine vieldeutige Aussage: „Für die Entwicklungsgeschichte der

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

Pflanzen ist dieser Umstand von besonderer Wichtigkeit, weil konstante Hybriden die Bedeutung neuer Arten erlangen.“ (Mendel 1866, S. 40) Mendel konstatiert keine Entstehung neuer Arten. Bedingung für die Einordnung eines Individuums zu einer neuen Art ist laut Mendel die Konstanz der Hybriden in den nächsten Generationen. Die Hybriden in Mendels Untersuchung sind jedoch *nicht konstant*, sondern weiterhin veränderlich: „Bei Pisum wurde es durch Versuche erwiesen, dass die Hybriden verschiedenartige Keim- und Pollenzellen bilden, und dass hierin der Grund für die Veränderlichkeit ihrer Nachkommen liegt. Auch bei anderen Hybriden, deren Nachkommen sich ähnlich verhalten, dürfen wir eine gleiche Ursache voraussetzen, für jene hingegen, welche konstant bleiben, scheint die Annahme zulässig, dass ihre Befruchtungszellen gleichartig sind und mit der Hybriden-Grundzelle übereinstimmen.“ (Mendel 1866, S. 40) Mendel unterscheidet also zwei Typen der Hybridisierung: Die Entstehung konstanter Hybriden erfolgt durch eine dauerhafte, irreversible Entstehung einer Hybriden-Grundzelle (Zygote), in deren Entwicklung es zur Bildung einer Sorte von Keim- und Pollenzellen kommt. Wenn die Verbindung konstant ist, muss von einer neuen Art gesprochen werden.

Die Entwicklung einer neuen Art aus den Erbsen-Hybriden ist also laut Mendel widerlegt. Nicht nur das Entwicklungsgesetz der Hybriden-Nachkommen ($A + 2 Aa + a$) zeigt die Veränderlichkeit, sondern auch Mendels weitere Extrapolation für die Entwicklung der Hybriden-Nachkommen über viele Generationen: Hier bleiben laut Mendel die Hybriden hinter den Stammformen auf Dauer deutlich zurück. Seine Versuche einer „Verbindung“ der Stammformen von Pisum zeigen, dass die Erbsen-Hybriden nur *vorübergehende, epigenetische Hybriden* sind; keine neue Art. Die gebildeten Hybride der Erbse bilden verschiedene Keim- und Pollenzellen, die wieder den Keim- und Pollenzellen der Stammformen entsprechen: „Bezüglich jener Hybriden, deren Nachkommen veränderlich sind, dürfte man vielleicht annehmen, dass zwischen den differierenden Elementen der Keim- und Pollenzelle wohl insofern eine Vermittlung stattfindet, dass noch die Bildung einer Zelle als Grundlage der Hybriden möglich wird, dass jedoch die Ausgleichung der widerstrebenden Elemente nur eine vorübergehende sei und nicht über das Leben der Hybridpflanze hinausreiche.“ (Mendel 1866, S. 42) Der Widerstreit der Elemente wird über die gesamte Entwicklung der Pflanze hinweg unterdrückt und tritt erst wieder „bei der Entwicklung der Befruchtungszellen“ hervor: „Bei der Bildung dieser Zellen beteiligen sich alle vorhandenen Elemente in völlig freier und gleichmäßiger Anordnung, wobei nur die differierenden sich gegenseitig ausschließen. Auf diese Weise würde die Entstehung so vielerlei Keim- und Pollenzellen ermöglicht, als die bildungsfähigen Elemente Kombinationen zulassen.“ (Mendel 1866, S. 42) Wenn Mendel zuletzt von „Kombinationen“ spricht, meint er nicht alle theoretisch möglichen Kombinationen, sondern jene Kombinationen, die die „bildungsfähigen Elemente“ zulassen. Mendel geht zwar ideell von einer freien Rekombination aus, schränkt die Kombinationen aber im Realen ein: A- und a-Elemente meiden sich im Falle veränderlicher Hybriden

3 Evolution und Epigenese

(wie der Erbse). Im Falle konstanter Hybriden würden sie sich hingegen dauerhaft verbinden, können dann aber nicht mehr getrennt und neu kombiniert werden. Erst in diesem Falle wäre die Rede von einer Entwicklung neuer Arten mittels Hybridisierung gerechtfertigt. So weit geht Mendel nur hypothetisch. Das Denkmögliche der ideellen Mathematik wird in der biologischen Wirklichkeit bei Mendel durch besondere Bildungsregeln der Elemente eingeschränkt.

Mendels Elemente (A und a) sind zwar von den Merkmalen der Pflanzen abgeleitet, haben selbst aber einen physikochemischen Charakter: Affinitäten und Abstoßungsphänomene zwischen diesen Elementen erklären, ob die Hybriden konstant werden. Mendel hat hier wahrscheinlich eine Überlegung Gärtners aufgegriffen: „Unter Wahlverwandtschaft bei den Pflanzen verstehen wir demnach die größere oder geringere Neigung verschiedener reiner Arten, sich durch Bastardbefruchtung zu einem neuen Produkt zu verbinden.“ (Gärtner 1849, S. 189) Der Grad der Wahlverwandtschaft zwischen zwei Arten wird bei Gärtner auf eine sexuelle Affinität zurückgeführt, die sich bei der Befruchtung u. a. in Zeitpunkt und Geschwindigkeit des Vorgangs selbst zeigt. „Es ist klar, dass diese Unterschiede von dem Verhältnis der Kräfte abhängen, womit die weiblichen und die männlichen Geschlechtssubstrate aufeinander wirken“ (Gärtner 1849, S. 192). Sowohl Mendels Terminus der „Verbindung“ als auch zentrale Elemente seiner Befruchtungstheorie beziehen sich auf Gärtners Standardwerk. Schon Gärtner hatte den aus der Chemie kommenden und von Goethe auf menschliche Beziehungen ausgeweiteten Begriff der „Wahlverwandtschaft“ verwendet und auf die Neigung zweier Arten bezogen, sich zu verbinden. Im Sinne dieser Argumentation konnte Mendel zeigen: Die Elemente der Erbsen-Hybriden sind nicht wahlverwandt. Mendels Hypothesen zur Befruchtung sind eine „Zurückführung des wesentlichen Unterschiedes in der Entwicklung der Hybriden auf eine dauernde oder vorübergehende Verbindung der differierenden Zellelemente“ (Mendel 1866, S. 42). Während die Bedeutung von „Entwicklungsgeschichte“ bei Mendel selbst hybrid ist, erlaubt die eben zitierte Aussage Mendels eine klare Zuordnung: Mendel führt den Unterschied zwischen nicht-konstanten Hybriden (wie der Erbse) und konstanten Hybriden hypothetisch auf die individuelle Entwicklung der Hybriden zurück. Alle Unterschiede zwischen veränderlichen und konstanten Hybriden beziehen sich auf Unterschiede innerhalb einer einzigen Generation. Mendels Erklärung ist nicht generationsübergreifend, wenn auch für die nächsten Generationen relevant. Mendel *erklärt* den Unterschied also epigenetisch, die Folgen haben genealogischen Charakter. So geht Entwicklungsgeschichte aus Entwicklung hervor.

Dieser materialistischen, epigenetischen Theorie der Hybridbildung entsprechend heißt es: „Die unterscheidenden Merkmale zweier Pflanzen können doch nur auf Differenzen in der Beschaffenheit und Gruppierung der Elemente beruhen, welche in den Grundzellen derselben in lebendiger Wechselwirkung stehen.“ (Mendel 1866, S. 43) Die Wechselwirkungen zwischen den Elementen erklären Gärtners „sexuelle Affinität“ mit einer Affinität von Elementen der

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

Keim- und Pollenzellen während der Befruchtung. Mendels Vorstoß besteht also darin, dass er die Erklärung des Wahlverwandtschaft-Grades zwischen zwei Arten von außen nach innen verlegt und den Zeitraum der Wechselwirkung auf die gesamte Entwicklung (Epigenese) ausweitet. Indem Mendel die Spezifität der Art ins Innere des Organismus verlagert, kann er das Wiedererscheinen der rezessiven Merkmale erklären. Diese explanatorische Verschiebung hatte auch Gärtner diskutiert: „Die Ungleichheit der Stärke der Wahlverwandtschaft bei der wechselseitigen Verbindung der Arten ist eine allgemeine, bei den Pflanzen stattfindende Erscheinung, und wird daher mit der Zeit zu der Auffindung der Verhältnisse und näheren Bestimmung des Wertes der einzelnen Faktoren der Wahlverwandtschaftsgrößen führen. Diese Ungleichheit begründet die, jeder Art eigentümlich zukommende Skale der sexuellen Affinität, welche in dem Unterschied des Verhältnisses der Kraft der beiden Faktoren liegt. In dieser merkwürdigen Eigenschaft der Pflanzen erkennt man am deutlichsten die eigentümliche Natur der Art, und zwar viel mehr als in ihrer äußeren Form“ (Gärtner 1849, S. 200). Ein anderer Hybridforscher, Max Ernst Wichura argumentierte (im selben Jahr wie Mendel) nicht mathematisch, aber sinngemäß: „Da die geschlechtliche Vereinigung wesentlich verschieden gestalteter Individuen, d. h. die Bastardbefruchtung, allemal ein Zeugungsprodukt ergibt, welches zwischen den in dem Ei und der Pollenzelle enthaltenen Typen die Mitte hält, so werden wir dies für ein Gesetz ansehen können, welches bei allen Zeugungen, mithin auch bei der Erzeugung der Varietäten Geltung hat. [...] Die Geschlechtszellen [...] haben daher nicht bloß die Funktion das Individuum fortzupflanzen, sondern es liegt in ihnen auch die Fähigkeit, abweichende Neubildungen hervorzubringen.“ (Wichura 1865, S. 88).

Auch Darwin kommt in einer Publikation dieser Jahre aufgrund eigener Kreuzungsexperimente mit Hybriden zu dem Schluss: „In so complex and obscure a subject as hybridism it is no slight gain to arrive at a definite conclusion, namely, that we must look exclusively to a functional difference in the sexual elements, as the cause of the sterility of species when first crossed, and of their hybrid offspring.“ (Darwin 1868, S. 437) Der Vergleich mit Darwin, Wichura, Unger und Gärtner zeigt: Mendel gehört in den Diskurs seiner Zeit. Seine Befruchtungstheorie hat Überlegungen Gärtners fortgeführt und formalisiert.

Die Grenzen der Formalisierung und damit des naturgesetzlichen Anspruches seiner Untersuchungen musste Mendel bald bemerken: In seinen späteren Versuchen mit Habichtskräutern wurde Mendel überrascht (Mendel 1870). Die Kreuzung vermeintlich reiner Arten führte nicht zur Bildung uniformer Hybriden, sondern einer ganzen Vielfalt von Hybriden. Mendel muss feststellen, dass das für die Erbse geltende Gesetz für die Habichtskräuter nicht hinreichend ist. Mit dem neuen Modellorganismus machte Mendel noch einige Jahre lang Verbindungsversuche und suchte nach Erklärungen für deren Verhalten. In seinem letzten Brief an Nägeli äußert er schließlich: „Ich vermute, dass bei diesem Genus jede freie Konkurrenz ausgeschlossen bleibt,

3 Evolution und Epigenese

so lange der eigene Pollen gut entwickelt und befruchtungsfähig ist, weil in diesem Falle der fremde Pollen immer zu spät und schon aus diesem Grunde nur erfolglos in Mitbewerbung treten kann. [...] Auf diese Erfahrungen hin halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass eine Befruchtung durch fremden Pollen nur dann eintreten kann, wenn der eigene fehlschlägt“ (Mendel u. Correns 1906, S. 246). Mendel schildert Probleme mit dem Experimentalsystem und versucht dadurch, die Allgemeingültigkeit des bei der Erbse gefundenen Entwicklungsgesetzes zu halten.

Im folgenden argumentiert Mendel sogar dafür, dass die Bastardbildung auf Dauer zur Sterilität führt und übernimmt dabei (wie Wichura) Argumente von Darwin: „Es ist bekannt, dass ungünstige Änderungen in den vitalen Verhältnissen bei Menschen und Tieren eine verminderte Fortpflanzung, somit eine geschlechtliche Schwächung, auch gänzliche Sterilität zur Folge haben können; wobei der männliche Anteil immer zuerst leidet (wie bei Tieren in der Gefangenschaft). [...] Auch Gärtner hat aus seinen Versuchen die Überzeugung gewonnen, dass das männliche Prinzip (wie er sich ausdrückt) immer zuerst affiziert wird. Verhielte sich die Sache wirklich so, dann wäre freiwillige Bastardbildung bei *Hieracium* auf Rechnung temporärer Störungen zu setzen, welche, wenn sie sich oft wiederholen oder bleibend würden, schließlich das Verschwinden der betroffenen Art selbst zur Folge haben müssten, während es einem oder dem anderen glücklicher organisierten Bastard-Nachkommen, dem die eben bestehenden tellurischen und kosmischen Verhältnisse zusagen, gelingen könnte, dem Kampf ums Dasein mit Erfolg aufzunehmen und durch lange Zeiträume fortzuführen, bis auch ihn endlich ein gleiches Schicksal ereilt. Ich möchte die Arten, von denen zahlreiche Bastarde erwiesen sind, für altersschwach halten oder doch annehmen, dass dieselben ihre Lebenshöhe weit überschritten haben“ (Mendel u. Correns 1906, S. 246 ff.) Damit endet die Korrespondenz zwischen Mendel und Nägeli 1873. Wie Correns berichtet, hatte Nägeli in den beiden Folgejahren geschrieben, „aber keine Antwort mehr erhalten.“ (Mendel u. Correns 1906, S. 247)

Mendel erklärte die Vielfalt der *Hieracium*-Nachkommen also mit einem Defekt, der langfristig zum Aussterben der gebildeten Hybride führt. Ausgerechnet das zentrale Konzept der Variation Darwins wird von Mendel da, wo es sich als methodisch nicht kontrollierbar erweist, explanatorisch abgewertet. Als Darwinist wäre Mendel mit seinen Befunden anders umgegangen. Das von Mendel favorisierte Szenario legt nahe, dass Mendel versuchte, Abweichungen seines Entwicklungsgesetzes auf Probleme des Experimentalsystems und Störungen der Entwicklung zurückzuführen. Das merkwürdige Verhalten der Habichtskräuter charakterisiert Mendel als „freiwillige Bastardbildung“, die früher oder später zum Aussterben dieser neu gebildeten Art führt. Dies legt nahe, dass Mendel im Falle der Entstehung neuer Arten aus verbundenen Hybriden zu einer Sichtweise neigte, die eine Nähe zu den Ansichten Ungers (aber auch Linnés und Buffons) zeigt: Die gebildeten Hybride mögen noch überlebensfähig sein, sind aber schon degeneriert und können sich im „Kampf ums Dasein“ nicht dauerhaft behaupten. Diesen Kampf

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

erklärt Mendel (in seinem Brief von 1873) für hoffnungslos wie einige Jahre zuvor der Hybridforscher Wichura: „Die Möglichkeit muss daher zugegeben werden, dass das vegetative Wachstum [...] scheinbar vollkräftiger Bastarde [...] an einer gewissen innern Schwäche leidet, die sie verhindert, in dem Kampf um die Existenz (*struggle of life* nach Darwin) mit ihren Stammarten es aufzunehmen.“ (Wichura 1865, S. 42).

Aus der bisherigen Analyse ergibt sich eine entscheidende Frage: Wenn Mendels Entwicklungsgesetz noch keine vererbungs- und evolutionstheoretischen Folgen hat, wie verhalten sich dann die Nachkommen der Hybriden über längerer Zeiträume? Wie bringt Mendel seine (aus heutiger Sicht vererbungs- und evolutionstheoretisch relevanten) Befunde mit seiner Sichtweise auf Entwicklung und Entwicklungsgeschichte zusammen? Obwohl Mendel die diploide Natur der Vererbung nicht kennt, nimmt er bereits eine Rekombination der distinkten und konstanten Merkmale A und a an. Mendel folgert aus seinen Befunden, „dass die Erbsen-Hybriden Keim- und Pollenzellen bilden, welche ihrer Beschaffenheit nach in gleicher Anzahl allen konstanten Formen entsprechen, welche aus der Kombinierung der durch Befruchtung vereinigten Merkmale hervorgehen“ (Mendel 1866, S. 29). Mendels Erklärungsversuche sind heute schwer nachvollziehbar, fügen sich aber vor dem Hintergrund der entwicklungsgeschichtlichen Maxime Schleidens, dem mathematischen Entwicklungsbegriff Ungers und der beiden zugrunde liegenden mathematischen Naturphilosophie Fries' in den Diskurs seiner Zeit: Mendel unterscheidet eine „Entwicklungsreihe für je zwei differierende Merkmale“, womit er im konkreten Falle den Ausdruck „ $A + 2 Aa + a$ “ meint, und merkt zu dieser Reihe an: „Sie enthält unter 3 verschiedenen Gliedern 4 Individuen.“ (Mendel 1866, S. 29) Mendel gibt seinen Befunden eben jene mathematische Form, die Schleiden und Fries nach dem Vorbild der Physik Newtons als ultimatives Ziel der Naturphilosophie ausgegeben hatten. Bei Mendel heißt es: „Bei der Bildung derselben [Entwicklungsreihe] werden Pollen- und Keimzellen von der Form A und a durchschnittlich zu gleichen Teilen in die Befruchtung treten, daher jede Form zweimal, da 4 Individuen gebildet werden. Es nehmen demnach an der Befruchtung teil: die Pollenzellen $A + A + a + a$ [und] die Keimzellen $A + A + a + a$.“ (Mendel 1866, S. 29) Für die einzelne Pollen- oder Keimzelle nimmt Mendel also eine eindeutige Identität (A oder a) an. Mendel wendet die Notation der Merkmale A und a auf die Pollen bzw. Keimzellen an, benutzt sie aber zugleich im Sinne mathematischer Variablen. Weil Mendel die chromosomalen Grundlagen der Vererbung und der Wechsel von Diploidie und Haploidie nicht bekannt sind, führt er die gefundenen Zahlenverhältnisse der Merkmale auf das eine „Entwicklungsgesetz“ zurück. Die Argumentation Mendels verlässt die deskriptive Ebene der Entwicklung und wechselt auf eine explanatorische, naturgesetzliche Ebene. Mit anderen Worten: Mendel behauptet zwar eine zelluläre Grundlage für das Verhalten der Merkmale A und a, postuliert aber ein dahinter stehendes Naturgesetz der Hybrid-Entwicklung. Die Anwendung der Kombinatorik von Pollen- und Keimzellen bleibt darum auf

3 Evolution und Epigenese

die Verbindung der Hybriden (der Aa-Individuen) beschränkt. In Mendels Kalkulation bleiben die Hybriden „unter sich“. Anhand von Mendels Publikation ist also nicht nur belegbar, dass Mendel keine diploide Natur der Erbanlagen angenommen hat, sondern auch, dass er die Kombinatorik der Elemente aus den Keimzellen A und a als ein spezifisches Phänomen der Hybriden betrachtet hat. Diese Lesart lässt sich anhand seiner Extrapolationen für die Entwicklung der gesamten Nachkommenschaft der Hybriden prüfen.

Mendel untersuchte auch die weitere Entwicklung der Merkmale A, Aa und a über mehrere Generationen. Hierbei stellt er fest, dass sich die Hybriden immer wieder nach dem Entwicklungsgesetz „A + 2 Aa + a“ verhalten. Darauf aufbauend wagt Mendel nun eine theoretische Ableitung für die langfristige Entwicklung der Erscheinungsformen. Mendel nähert das Verhältnis der Erscheinungsformen A, Aa und a in n Generationen mit dem allgemeinen Ausdruck $2^n - 1 : 2 : 2^n - 1$ an und schließt, dass „die Zahl der Hybriden [...] gegen die Anzahl der konstant gewordenen Formen [...] von Generation zu Generation um ein Bedeutendes zurückbleibt, ohne dass sie jedoch ganz verschwinden könnte.“ (Mendel 1866)

Mendel behauptete einerseits, dass die Hybriden nicht konstant sind, sich andererseits aber die (konstanten) Reinformen über lange Zeiträume (in der mendelschen Population) durchsetzen. Im Duktus der Wiederentdecker Mendels könnten wir dies *Mendels vierte Regel* nennen. Doch gilt sie? Mendel hat sie nicht empirisch geprüft, sondern aus seinen Befunden abgeleitet: „Nimmt man durchschnittlich für alle Pflanzen in allen Generationen eine gleich große Fruchtbarkeit an, erwägt man ferner, dass jede Hybride Samen bildet, aus denen zur Hälfte wieder Hybriden hervorgehen, während die andere Hälfte mit beiden Merkmalen zu gleichen Teilen konstant wird, so ergeben sich Zahlenverhältnisse für die Nachkommen in jeder Generation aus folgender Zusammenstellung“ (Mendel 1866, S. 18). Mendel listet idealisierte Zahlenverhältnisse auf, die nahelegen, dass er diese Versuche nicht unternommen hat. Dabei unterscheidet er zwischen absoluten Zahlen der Individuen und dem relativen Verhältnis zwischen den drei Formen A, Aa und a: „Es gibt somit unter je 2048 Pflanzen, welche aus dieser Generation hervorgehen, 1023 mit dem konstanten dominierenden, 1023 mit dem rezessiven Merkmal und nur 2 Hybriden.“ (Mendel 1866, S. 18) Wie kommt es zu dieser Umkehrung der Verhältnisse (zwischen Hybriden und Reinformen), wenn doch die direkten Nachkommen der Hybriden zur Hälfte selbst immer Hybriden hervorbringen?

Mendel kam ausgehend von einer anderen Theorie der biologischen Grundlagen seiner Befunde zu einer anderen (und aus heutiger Sicht falschen) Extrapolation seiner Ergebnisse. Die hypothetische Entwicklung der absoluten Zahlen der drei Typen (A: Aa : a) von der ersten Generationen (1 : 2 : 1) zur zweiten Generation (6 : 4 : 6) ist nur dann konstruierbar, wenn nicht alle theoretisch möglichen Kombinationen der Keimzellen beachtet werden. Obwohl Mendel die Keimzellen mit den Buchstaben A und a bezeichnet hatte, ging er nicht dazu über, die Kombina-

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

torik von jeweils zwei Gameten auf die Verbindung von Keim- und Pollenzellen von Rein- und Mischformen zu übertragen. Die Spezifität seines Entwicklungsgesetzes der Hybrid-Bildung hindert ihn daran, seine eigenen Befunde zu verallgemeinern. Das heißt konkret: Die Beispieltzahlen, die Mendel für die Extrapolation seiner Befunde gibt, beruhen auf der Annahme, „dass jede Pflanze in jeder Generation nur vier Samen bildet“ (Mendel 1866, S. 18). Die von Mendel kalkulierten Individuenzahlen der nächsten Generationen steigen für A und a exponentiell, für Aa hingegen linear. Mendel setzt für jede (hybride) Aa-Pflanze 1 A-, 2 Aa- und 1 a-Nachkommen an. In der zweiten Generation bedeutet dies, dass die beiden Hybrid-Pflanzen der ersten Generation 2 A-, 4 Aa- und 2 a-Nachkommen haben. Für die Reinformen hingegen berechnet Mendel in der zweiten Generation 4 Nachkommen, weil er diese gedanklich nicht mit den Hybriden kombiniert! Daraus ergeben sich dann die von Mendel angegebenen Individuenzahlen in der zweiten Generation von 6 : 4 : 6. In der dritten, hypothetischen Generation bilden nun die 4 Hybrid-Pflanzen 4 A-, 8 Aa- und 4 a-Pflanzen, während die Reinformen schon 6 mal 4 Nachkommen bilden. In der Summe ergibt dies Mendels Zahlen von 28: 8 : 28. Mit den weiteren Zahlenangaben Mendels lässt sich die eben vorgeführte Berechnungsweise bestätigen. Diese Rekonstruktion der Extrapolation Mendels ist hilfreich, um Mendels Verständnis von „Entwicklungsgeschichte“ nachzuvollziehen.

Mendel besaß bereits ein Kalkül für die Populationsdynamik – aber es war falsch. Warum? Obwohl Mendel bei den Hybriden bereits eine Kombinatorik der Keim- und Pollenzellen heranzieht, um das Entwicklungsgesetz der Hybriden zu berechnen, nimmt er keine Kombinatorik für die Nachkommen der Hybriden an. War dies ein Versehen? Mendels Argumentation kommt in der gesamten Untersuchung immer wieder auf den Punkt zurück, dass die gefundenen Zahlenverhältnisse sich auf die Nachkommen der uniformen Hybrid-Generation beziehen. Er geht davon aus, „dass jede Hybride Samen bildet, aus denen zur Hälfte wieder Hybriden hervorgehen, während die andere Hälfte mit beiden Merkmalen zu gleichen Teilen konstant wird“ (Mendel 1866, S. 17). Diese Formulierung hat Mendel schon gebraucht, als er seine Ergebnisse zu den Nachkommen der Hybriden formulierte: Er hat also nicht einmal sinngemäß die zweite mendelsche Regel behauptet. Statt der zweiten mendelschen Regel finden wir bei ihm das bereits mehrfach erwähnte Entwicklungsgesetz. Auch für die Reinformen lässt sich ein Entwicklungsgesetz annehmen: Die Nachkommen der Reinformen sind konstant. Mendel berechnet also die Entwicklung aller Nachkommen der Hybriden (also der gesamten Population aus Rein- und Mischformen) als die Summe der Entwicklungsreihen der Mischformen (Aa) und der Reinformen (A und a) und nicht als die Kombinatorik aller A- und a-Gameten.

Es wirkt grotesk, dass Mendel die naheliegenden Kombinationen zwischen Rein- und Mischformen ($A \times Aa$ und $Aa \times a$) unter den Nachkommen der Hybriden nicht in seine Kalkulation einbezogen hat. Mendel hat nicht auf eine allgemeine Kombinatorik der Gameten geschlossen;

3 Evolution und Epigenese

es war kein Versehen, sondern Resultat seiner Theoriebildung. Somit blieben in Mendels Gedankenexperiment die Reinformen „unter sich“ und setzen sich langfristig durch.

Wir können also in Mendels Population *drei individuelle Entwicklungsgeschichten* rekonstruieren: die Epigenese von A-Zygoten, Aa-Zygoten und a-Zygoten.

- Aus A-Grundzellen gehen A-Pflanzen hervor, die nur A-Keimzellen bilden.
- Aus a-Grundzellen gehen a-Pflanzen hervor, die nur a-Keimzellen bilden.
- Aus Aa-Grundzellen gehen Aa-Pflanzen hervor, die zu gleichen Teilen A- und a-Keimzellen bilden.

Diese drei rekonstruierbaren Entwicklungsgeschichten bei Mendel sind auf die individuelle Entwicklungsgeschichte (Ontogenese) bezogen, geben zugleich aber Auskunft über die Entwicklungsgeschichte der Arten: Die Hybriden sind keine eigenen Arten, sondern werden über längere Zeiträume unbedeutend. Sollte es also eine Entstehung neuer Arten geben, dann über die dauerhafte Verbindung von hybriden Elementen. Aus konstant gewordenen Aa-Grundzellen würden dann wieder ausschließlich Aa-Keimzellen hervorgehen. Dies ist jedoch bei Pisum nicht der Fall. Zweifellos ist Mendels Entwicklungsbegriff also in jener Schwebelage, die für die damalige Zeit typisch ist. Eine Unterscheidung von onto- und phylogenetischer Entwicklung ist bei Mendel noch nicht vorgenommen. Womöglich verstand Mendel die Entwicklung (ähnlich wie Schleiden und Unger) als einen kontinuierlichen, niemals endenden Prozess, der die Generationen überdauert. Aus diesem generationsübergreifenden Verständnis von Entwicklungsgeschichte ergibt sich dann auch ein epigenetisches Verständnis von Abstammung und Genealogie, das nicht mit den später veröffentlichten Ansichten Haeckels, Darwins und Weismanns gleichzusetzen ist. Die Extrapolation Mendels zeigt, dass er unter Entwicklungsgeschichte keine Genealogie von Vererbungseinheiten, sondern eine Genealogie der Epigenesen verstand.

Hätte Mendel eine freie Kombination von Rein- und Mischformen unter den Nachkommen der Hybriden angenommen, wäre Mendel eine weitere, epochale Entdeckung gelungen: Unter den idealisierten Bedingungen seines Experimentalsystemes verhält sich die mendelsche Population im Sinne eines dynamischen Gleichgewichts. Ironie der Geschichte: Das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht lag für Mendel formal zum Greifen nahe, aber er hat sein Entwicklungsgesetz nicht als Ausdruck eines transgenerationalen, dynamischen Gleichgewichtes verstanden. Hätte Mendel seine Extrapolation empirisch geprüft, wäre ihm eine Beobachtung gelungen, die ihn schon damals berühmt gemacht hätte. Dazu fehlte es Mendel aber an einem Anfangsverdacht. Hätte er diesen gehabt, wäre Foucaults Behauptung gerechtfertigt, dass Mendel außerhalb des Diskurses seiner Zeit gearbeitet hat (Foucault 2003, S. 25). Dem ist nicht

so: Mendels Extrapolation ist mit der Tradition der Hybridforschung konform. Mendel kann anhand seiner Entwicklungsgesetze für Rein- und Mischformen zeigen, dass die Hybriden auf Dauer zurückbleiben und die Stammarten erhalten bleiben.

3.4.4 Die kulturelle Veränderlichkeit der Arten und die mendelsche Population

Während Mendel gemeinhin für einen frühen Darwinisten gehalten wird, haben mehrere Historiker und Botaniker dafür argumentiert, dass Mendel nicht im Sinne Darwins (Fairbanks u. Rytting 2001; Olby 1997) oder gar gegen dessen Annahmen argumentierte (Bishop 1996; Callender 1988). Zwar hat sich Mendel mit Darwins Schriften beschäftigt (Hartl u. Orel 1992), stellt aber in seiner Publikation keine direkten Bezüge zu Darwin und seiner Theorie her. Als Mendel seine Versuche begann, war Darwins „Ursprung der Arten“ noch gar nicht geschrieben. Trotz eines opaken Verhältnis Mendels zu Darwin scheint noch heute selbstverständlich, dass Mendel innerhalb des darwinistischen oder populationsgenetischen Paradigmas geforscht hat. Seit den Hinweisen von Gliboff (1999) auf eine mögliche Bedeutung Ungers für Mendels Verständnis der „Entwicklungsgeschichte“ gibt es eine dritte Alternative. Auf Gliboffs Analyse aufbauend und diese modifizierend, lassen sich als Folge der mendelschen Rezeption von Ansichten Ungers und Gärtners zwei Typen der kulturellen Veränderlichkeit der Arten nachweisen: (1) die Umwandlung einer Art in eine andere Art und (2) die Entstehung neuer Arten durch Hybridisierung.

Während Darwin den Artbegriff vorwiegend heuristisch und historisiert verwendet, hat der Artbegriff bei Mendel eine reale Basis in den Elementen der Keim- und Pollenzellen. Wie bei Gärtner und Unger sind die Arten konstant. Die Umwandlung einer Art in die andere Art wird von Kölreuter bis Mendel nicht als Infragestellung der Konstanz der Arten gesehen. Mendel kann mit Hilfe seiner Befunde für dieses Problem eine Lösung anbieten und insofern die Konzept von Konstanz und Umwandelbarkeit der Arten vermitteln: Die Entwicklung(sgeschichte) eines Individuums ist bei Mendel artspezifisch. Die Möglichkeit hybrider, nicht dauerhafter Kombinationen von artspezifischen Elementen erlaubt jedoch eine Umwandlung zwischen den Arten. Mendel zeigt erneut mit Hilfe mathematischer Argumente, dass die Zahl der Schritte zu Umwandlungen zwischen den Arten von der Zahl der betroffenen Merkmale abhängt. Im Falle komplexer Kombinationen von Merkmalen versucht Mendel das Entwicklungsgesetz der Erbsen auch auf andere Kulturpflanzen auszuweiten. Er argumentiert gegen eine regellose und zufällige Entstehung neuer Arten: „Man hat häufig die Meinung ausgesprochen, dass die Stabilität der Arten durch die Kultur in hohem Grade erschüttert oder ganz gebrochen werde, und ist sehr geneigt, die Entwicklung der Kulturformen als eine regellose und zufällige hinzustellen; dabei wird gewöhnlich auf die Färbung der Zierpflanzen, als Muster aller Unbeständigkeit,

3 Evolution und Epigenese

hingewiesen. Es ist jedoch nicht einzusehen, warum das bloße Versetzen in den Gartengrund eine so durchgreifende und nachhaltige Revolution im Pflanzen-Organismus zur Folge haben müsse. Niemand wird im Ernste behaupten wollen, dass die Entwicklung der Pflanzen im freien Lande durch andere Gesetze geleitet wird, als am Gartenbeete. Hier wie dort müssen typische Abänderungen auftreten, wenn die Lebensbedingungen für eine Art geändert werden und diese die Fähigkeit besitzt, sich den neuen Verhältnissen anzupassen. Es wird gerne zugegeben, dass durch die Kultur die Entstehung neuer Varietäten begünstigt und durch die Hand des Menschen manche Abänderung erhalten wird, welche im freien Zustande unterliegen müsste, allein nichts berechtigt uns zu der Annahme, dass die Neigung zur Varietätenbildung so außerordentlich gesteigert werde, dass die Arten bald alle Selbstständigkeit verlieren und ihre Nachkommen in einer endlosen Reihe höchst veränderlicher Formen auseinander gehen.“ (Mendel 1866, S. 36) Die Selbstständigkeit der Arten korrespondiert bei Mendel mit einer Fähigkeit zur Anpassung, nicht aber mit dem Verlust der Spezifität der Arten.

Ähnlich wie Darwin weist auch Mendel darauf hin, dass die Vielfalt durch Domestikation erhöht wurde, gesteht dieser kulturell bedingten Vielfalt aber in der Regel keine Konstanz zu: „Wäre die Änderung in den Vegetations-Bedingungen die alleinige Ursache der Variabilität, so dürfte man erwarten, dass jene Kulturpflanzen, welche Jahrhunderte hindurch unter fast gleichen Verhältnissen angebaut wurden, wieder an Selbstständigkeit gewonnen hätten. Das ist bekanntlich nicht der Fall, da gerade unter diesen nicht bloß die verschiedensten, sondern auch die veränderlichsten Formen gefunden werden. Nur die Leguminosen, wie Pisum, Phaesolus, Lens, deren Befruchtungs-Organen durch Schiffchen geschützt sind, machen davon eine bemerkenswerte Ausnahme. Auch da sind während einer mehr als 1000jährigen Kultur unter den mannigfaltigen Verhältnissen zahlreiche Varietäten entstanden, diese behaupten jedoch unter gleich bleibenden Lebensbedingungen eine Selbstständigkeit, wie sie wild wachsenden Arten zukommt.“ (Mendel 1866, S. 36 f.) Für diese Fälle benötigt Mendel die Hypothese zur Konstantwerdung der Hybriden.

Die Veränderlichkeit der Kulturpflanzen führt Mendel auf das Entwicklungsgesetz der Hybridbildung zurück: „Es bleibt mehr als wahrscheinlich, dass für die Veränderlichkeit der Kulturgewächse ein Faktor tätig ist, dem bisher wenig Aufmerksamkeit zugewendet wurde. Verschiedene Erfahrungen drängen zu der Ansicht, dass unsere Kulturpflanzen mit wenigen Ausnahmen Glieder verschiedener Hybridreihen sind, deren gesetzmäßige Weiterentwicklung durch häufige Zwischenkreuzungen abgeändert und aufgehalten wird. Es ist der Umstand nicht zu übersehen, dass die kultivierten Gewächse meistens in größerer Anzahl neben einander gezogen werden, wodurch für die wechselseitige Befruchtung zwischen den vorhandenen Varietäten und mit den Arten selbst die günstigste Gelegenheit geboten wird. Die Wahrscheinlichkeit dieser Ansicht wird durch die Tatsache unterstützt, dass unter dem großen Heere veränderlicher Formen immer

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

einzelne gefunden werden, welche in dem einen oder anderen Merkmale konstant bleiben, wenn nur jeder fremde Einfluss sorgfältig abgehalten wird. Diese Formen entwickeln sich genau eben so, wie gewisse Glieder der zusammengesetzten Hybridreihen.“ (Mendel 1866, S. 37)

Mendel ist optimistisch, komplexere Phänomene auf die Entwicklungsgesetze der Hybridpflanzen zurückführen zu können: „Wer die Färbungen, welche bei Zierpflanzen aus gleicher Befruchtung hervorgehen, überblickt, wird sich nicht der Überzeugung verschließen können, dass auch hier die Entwicklung nach einem bestimmten Gesetze erfolgt, welches möglicherweise seinen Ausdruck in der Kombinierung mehrerer selbstständiger Farbenmerkmale findet.“ (Mendel 1866, S. 38)

Mendels Argumentation für die Umwandelbarkeit einer Art in eine andere Art zeigt, dass seine Erklärung die Hybridpflanzen als Übergangsstadien zwischen zwei Arten ansieht: „Dürfte man voraussetzen, dass bei diesen Versuchen die Entwicklung der Formen auf eine ähnliche Weise wie bei *Pisum* erfolgte, so würde der ganze Umwandlungsprozess eine ziemlich einfache Erklärung finden. Die Hybride bildet so vielerlei Keimzellen, als die in ihr vereinigten Merkmale konstanter Kombinationen zulassen, und eine davon ist immer gleichartig mit den befruchtenden Pollenzellen.“ (Mendel 1866, S. 44) Mendel führt anhand eines hypothetischen Beispiels auf, dass bereits nach zwei Generationen die Möglichkeit besteht, eine in drei Merkmalen sich unterscheidende Art in die andere umzuwandeln: „Es wird ersichtlich, dass sich ein derartiges Experiment desto länger hinziehen müsse, je kleiner die Anzahl der Versuchspflanzen und je größer die Zahl der differierenden Merkmale an den beidem Stammarten ist“ (Mendel 1866, S. 44).

Mendels Bild von den (in der Regel nicht konstanten) Übergängen zwischen den Arten mittels Hybriden hat Ähnlichkeit mit chemischen Reaktionen, bei denen die Umwandlung von einem Stoff in den anderen durch eine *ein- oder mehrgliedrige Reihe von instabilen Übergangszustände* beschrieben wird. Die konzeptuelle Verwandtschaft zwischen der mendelschen Population und Phasenraum ist bei Mendel schon (in einer Dimension) angelegt. Verglichen mit dem eukaryotischen Bild von der Ordnung der Lebewesen sind bei Mendel nun die Hybride die rationalen Zahlen der Natur geworden (siehe 2.4). Mendels Notation der Verbindung von Keim- und Pollenzelle macht diesen pythagoreischen Zug seiner Theoriebildung sogar explizit: Die Verbindung der Reinformen wird mit „A/A“ bzw. „a/a“, die Verbindung der Mischformen mit „A/a“ bzw. „a/A“ notiert. Mendel legt also einen rationalen Zahlenraum an, durch den die Kulturpflanze mittels Zuchtpraxis (künstlicher Selektion) bewegt werden kann. Dass Mendel konstante Arten mit ganzen Zahlen und Hybride mit Brüchen assoziiert hat, ist in seiner Publikation sogar expliziert: „Das Ergebnis der Befruchtung lässt sich dadurch anschaulich machen, dass die Bezeichnungen für die verbundenen Keim- und Pollenzellen in Bruchformen angesetzt werden, und zwar für die Pollenzellen über, für die Keimzellen unter dem Striche.“ (Mendel 1866, S. 30)

3 Evolution und Epigenese

Seine Kürzungsmethode weicht dann allerdings vom mathematischen Vorbild ab, weil bei Mendel gilt: $A/A = A$, $a/a = A$ und $A/a = a/A = Aa$. Formal betrachtet sind Mendels „Kürzungsregeln“ dafür verantwortlich, dass er das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht nicht gefunden hat. Die spätere Populationsmathematik hat Mendels Programm einer Mathematisierung fortgesetzt. Erst hier ist der Durchgang durch einen Raum von Allel-Kombinationen expliziert. Jeder Zug im Raum entspricht dem Sprung zur nächsten Generation und die Figuren werden nicht mehr (wie bei Mendel) vom Züchter gezogen, sondern werden (insbesondere bei Fisher) von der unsichtbaren Hand der natürlichen Selektion selbst bewegt.

Mendel hingegen ist den Doppel-Schritt von Hybridreihe und künstlicher Selektion zu mendelscher Population und natürlicher Selektion nicht gegangen: „Durch den Erfolg der Umwandlungs - Versuche wurde Gärtner bewogen, sich gegen die Meinung derjenigen Naturforscher zu kehren, welche die Stabilität der Pflanzenspezies bestreiten und eine stete Fortbildung der Gewächsorten annehmen. Es [sic!] sieht in der vollendeten Umwandlung einer Art in die andere den unzweideutigen Beweis, dass der Spezies feste Grenzen gesteckt sind, über welche hinaus sie sich nicht zu ändern vermag. Wenn auch dieser Ansicht eine bedingungslose Geltung nicht zuerkannt werden kann, so findet sich doch andererseits in den von Gärtner angestellten Versuchen eine beachtenswerte Bestätigung der früher über die Veränderlichkeit der Kulturpflanzen ausgesprochenen Vermutung.“ (Mendel 1866, S. 46)

Mendel bezieht sich (ohne Angabe des wörtlichen Zitates) auf Gärtners Formulierung: „Nach diesen unleugbaren Tatsachen können wir uns weder mit der Behauptung von Van Mons: dass eine einmal von der Natur abgelenkte Pflanze niemals wieder zu derselben zurückkehren könne; noch auch mit der Meinung derjenigen Naturforscher vereinigen, welche die Stabilität der Pflanzenspezies bestreiten, und eine stete Fortbildung der Gewächsorten annehmen [...]; sondern wir finden in der wirklichen Umwandlung einer Pflanzenart in eine anderen den unzweideutigen Beweis, dass der Pflanzenspezies feste Grenzen gesetzt sind, über welche sie sich nicht verändern kann, sondern zur Urform zurückkehren oder untergehen muss. Die Umwandlung einer Pflanzenart in eine andere durch die geschlechtliche Zeugung scheint uns daher die Notwendigkeit und die Eigentümlichkeit der Natur der Pflanzenspezies und ihrer durch innere Kräfte gesicherte Stabilität außer Zweifel zu setzen.“ (Gärtner 1849, S. 475) Womöglich hat sich Mendel auch auf Unger bezogen, der zu den Naturforschern gehörte, „welche die Stabilität der Pflanzenspezies“ bestreiten. Aufgrund seiner eigenen Hypothesen zur Hybridbildung spricht er Gärtners These keine „bedingungslose Geltung“ zu, schließt sich aber auch nicht der Gegenposition (Ungers) an. Mendel hat eine eigene Position in Fragen der Entwicklung und Entwicklungsgeschichte gefunden.

Er konnte zeigen, *wie* sich die Umwandlungsversuche durch die Annahme einiger mathematischer Prinzipien der Hybridbildung erklären lassen. Zur Erklärung der Umwandlung einer

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

Art in die andere nutzt Mendel erneut die Kombinatorik und schlägt so eine Brücke von der Hybridforschung zur Umwandlung einer Art in die Art. Diese Umwandlungsprozesse nimmt Mendel als Belege für die Veränderlichkeit der Kulturpflanzen. Mit keinem Wort dehnt Mendel diesen Typus der Arten-Umwandlung auf die Natur selbst aus. Die Unterscheidung von Natur und Kultur spielt also bei der Aufrechterhaltung der Artkonstanz eine entscheidende Rolle. Wo möglich hat sich Mendel in dieser Hinsicht auf Ungers Vorstellungen von der Veränderlichkeit der Kulturpflanzen bezogen.

In den letzten Sätzen seines Aufsatzes weist Mendel darauf hin, dass Gärtners Untersuchungen sich *nur* auf Kulturpflanzen beziehen: „Unter den Versuchsarten kommen kultivierte Gewächse vor [...] und auch diese hatten nach einer 4- bis 5maligen hybriden Verbindung nichts von ihrer Selbstständigkeit verloren.“ (Mendel 1866, S. 47) Mendel deutet damit an, dass seine Entwicklungsgesetze für sämtliche Pflanzen in Gärtners Hybridversuchen gültig sein können und dass es sich hierbei ausnahmslos um kulturell veränderte Pflanzenarten handelt. Mendel glaubt also, eine Erklärung für die Veränderlichkeit der Kulturpflanzen gefunden zu haben: Die Konstanz der gezüchteten Pflanzen lässt sich darauf zurückführen, dass gemäß seinem zuvor erläuterten Modell per Umwandlung eine *Kombination von nicht-hybriden Merkmalen* gefunden wurde. Die selbstständigen Kulturpflanzen in Gärtners Versuchen sind selbst *keine Hybridpflanzen*, sondern aus einer Reihe von hybriden Verbindungen hervorgegangen. Mendels vorherige Einschränkung der These Gärtners bzgl. der „Stabilität der Pflanzenspezies“ bezieht sich auf die Umwandlung durch hybride Verbindungen, nicht auf die Konstanz der Arten selbst. Eine sorgfältige Lektüre der Publikation Mendels zeigt, dass er an keiner Stelle von einer Entstehung neuer Arten spricht. Die *Epigenese der Hybriden* erlaubt eine Erklärung der Veränderlichkeit der Arten, ohne eine Entstehung neuer Arten annehmen zu müssen. Dass uns diese Differenzierung zwischen Veränderlichkeit und Entstehung neuer Arten heute als Haarspalterei (oder Erbsenzählerei) erscheint, ändert nichts daran, dass diese sich in den Diskurs der Hybridforschung fügte. Der Hybridforscher Wichura beispielsweise diskutierte ein Jahr vor Mendels Veröffentlichung das Verhältnis von Kulturpflanzen und Bastarden und zitiert zustimmend Kölreuter: „Die Natur der Tiere und Pflanzen wird gewissermaßen bastardartig, sobald sie sich auf irgend eine Weise von derjenigen Bestimmung entfernen, zu der sie eigentlich geschaffen worden.“ (Wichura 1865, S. 93) Wichura, Mendel und Unger waren sich also (trotz Differenzen im Detail) einig, dass die Vielfalt der Kulturpflanzen wirklich eine Folge der künstlichen Zuchtpraxis (insbesondere der Bastardisierung) ist. Mit Schlüssen von den Befunden künstlicher auf natürlicher Zucht waren die Hybridforscher bis und nach Darwin - vorsichtig formuliert - zurückhaltend. Die größte Offenheit für Darwins Erklärungen zeigte wohl Wichura, der jedoch 1866 starb.

Wir haben gesehen, dass Mendel seine eigenen Versuche nicht vererbungstheoretisch, sondern entwicklungsgeschichtlich interpretiert hat. Zur Zeit Mendels stand noch keine Vererbungstheo-

3 Evolution und Epigenese

rie zur Verfügung und der Begriff Vererbung kommt in seiner Publikation auch nicht vor. Die ersten Vererbungsgesetze haben Haeckell 1866 und Darwin 1868 formuliert. Mendel interessiert zwar die „Beschaffenheit der Keim- und Pollenzellen der Hybriden“ (Mendel 1866, S. 24), leitet die Eigenschaften der Gameten aber von der Beschaffenheit der Reinformen ab und bezieht sie auf hypothetische, physikochemische Elemente. Die Idee abstrakter Vererbungseinheiten hat Mendel nicht verfolgt, seine Notation ist das Ergebnis der mathematischen Ansprüche seiner Theoriebildung. Im Gegensatz zu Darwin geht Mendel noch nicht von etwas den „Keimlingen“ Vergleichbarem aus (siehe 4.2.5). Während Darwins Vererbungsträger lebendige, merkmalsgebundene Entitäten sind, werden die Merkmale bei Mendel mit den physikochemischen Affinitäten der Elemente begründet. Mendel hat weder eine Theorie partikulärer Erbräger, noch eine Mischvererbungstheorie angenommen; er hat überhaupt keine Vererbungstheorie vertreten.

Dies zeigt sich nicht nur terminologisch, sondern auch an Mendels Umgang mit dem Übergang zwischen den Generationen. Wir haben bereits gesehen, dass Schleiden als einer der einflussreichsten Botaniker seiner Zeit die Entwicklung der Pflanze für niemals abgeschlossen erklärte. Der Übergang zwischen den Generationen ist insofern aus Schleidens entwicklungsgeschichtlicher Perspektive fließend gewesen und bildet ein Kontinuum der Entwicklungsgeschichte. Heute hingegen betrachten wir Vererbung als jenen Prozess, der die Kontinuität zwischen den Generationen herstellt. Wir haben vergessen, wie neu diese Vorstellung ist. Explizit verbinden sich Begriffe von Vererbung, Abstammung, Kontinuität und Entwicklung erst in Weismanns Theorien zum Keimplasma (siehe 4.3.2). Zur Zeit der Untersuchungen Mendels waren auch Darwins zweibändiges Buch über Variation und Haeckels Thesen zu progressiver und bewahrender Vererbung noch nicht veröffentlicht. Der Kontinuität stiftende Prozess in Mendels Denken war also weder die Naturgeschichte im Sinne Darwins noch die Vererbung im Sinne Weismanns und der späteren Genetik, sondern die Entwicklungsgeschichte im Sinne des Diskurses der Hybridforschung. Haeckels Synthese zwischen Entwicklungs- und Naturgeschichte wurde erst populär, als Mendel seine Versuche bereits beendet hatte.

Mendels „vierte Regel“ hat verhindert, dass er selbst bereits die Existenz einer mendelschen Population erkannt hat. Bei Mendel setzen sich die Reinformen (gemäß den Annahmen der älteren Hybridforschung) durch, bei Hardy und Weinberg hingegen bleiben die Hybridformen im dynamischen Gleichgewicht gegenüber den Reinformen dominant. Über die Frage der Durchsetzung macht das Gleichgewicht keine Aussage und dadurch eröffnet es erst die evolutionäre Dimension der mendelschen Population. Damit ist aber weder gesagt, dass darwinsche Evolution nur die mendelsche Population zur Grundlage haben kann, noch weniger dass darwinsche und mendelsche Population identisch sein müssten oder sich gar die darwinsche auf die mendelsche Population reduzieren lässt. Sicher ist nur: Dies sind Fragen des 20. Jahrhunderts.

Während Mendel seine Ergebnisse als Belege für Entwicklungsgesetze der Hybriden ver-

3.4 Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-Hybriden

stand, wurde er bei seiner Wiederentdeckung vererbungstheoretisch interpretiert. Erst in diesem vollkommen veränderten Forschungs- und Theoriekontext bekommen sie paradigmatische Bedeutung. In der Rezeption wurde Mendel zum Begründer einer Genetik mit dem Anspruch universell gültiger Vererbungsgesetze. Von Allelen und Genen ist bei Mendel noch keine Rede. Die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp fehlt nicht nur dem Begriff, sondern auch den dahinter stehenden Grundannahmen nach, weil bei Mendel eine Trennung von Soma und Keimbahn noch gar nicht zur Diskussion stand. Die Entwicklungsgeschichte stiftet *ein* Kontinuum – ein anderes gibt es nicht. Die Naturgesetze der Entwicklung steuern den Verlauf dieser Entwicklungsgeschichte. Hinter den mendelschen Naturgesetzen der Entwicklung steht derselbe Gott wie hinter den newtonschen Naturgesetzen der Gravitation. Wie Newtons Prinzipien die Laufbahnen der Gestirne bestimmbar machen, mag Mendel gehofft haben, dass sich dereinst auch der Lauf der Entwicklungsgeschichte bestimmen lässt. Dass Mendel seine Vorstellungen über kulturell veränderliche Arten hinaus auf die gesamte Entwicklungsgeschichte der Pflanzen ausgeweitet hat, lässt sich nicht nachweisen. Die relevanten Stellen in Mendels Publikation legen nahe, dass Mendel nicht einmal so weit wie Unger in seiner Pflanzengeschichte gegangen ist.

Wie wir gesehen haben, stand Mendel in einer weiter zurückreichenden Tradition der Suche nach mathematischen formulierbaren Naturgesetzen, die damals von sehr unterschiedlichen Naturphilosophen und Botanikern vertreten wurde. Mendels Erfolg ist auch als Produkt dieser Tradition zu verstehen. Die Begründung einer neuen, genetischen Tradition war nur möglich, indem die Relevanz der von Mendel gefundenen Gesetzmäßigkeiten neu interpretiert wurde und nach einer Weile zur Konzeption der mendelschen Population führte (Sarkar 2004). Erst vor diesem veränderten, populationsgenetischen Hintergrund sind Mendels Überlegungen zur Umwandlung einer Art in die andere Grundlage der genetischen Rekombination.

Im Nachhinein zeigt sich, dass Mendels Versuchsbedingungen die kontrollierten Rahmenbedingungen schufen, mit denen das mathematische Konzept der mendelschen Population (Wright 1931) möglich wird: Idealisierte Bedingungen erlauben eine ideelle Population im dynamischen Gleichgewicht. Dem von Hardy und Weinberg entdeckten und von den Populationsgenetikern weiter entwickelten Modell fehlen mehrere Eigenschaften, die eine evolvierende Population benötigt: Es finden keine molekularen Veränderungen der DNA-Sequenz statt, es gibt keine Migration, keine Wettbewerbssituation, keine Kopplungseffekte (weil Mendels Merkmale ungekoppelt waren), und es gibt keinen Gendrift (weil die Population groß ist). Die mendelsche Population als nicht-evolvierende dynamische Entität ist das ideelle Modell, dessen Abweichungen zugleich das Verhalten darwinscher Populationen, also Evolution, erklären sollen. Über diesen bedeutsamen Umweg bekommen Mendels Versuche doch noch eine evolutionsbiologische Relevanz; diese Relevanz wurde jedoch erst bei seiner Wiederentdeckung erkannt, später mathematisch formuliert und schließlich in eine größere populationsgenetische Theoriebildung integriert

3 Evolution und Epigenese

(Stoltzfus u. Cable 2014). Die mendelsche Population ist insofern das Ergebnis einer Mathematisierung des Experimentalsystems Mendels in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts. Die moderne Synthese der 30er und 40er Jahre erscheint insofern als der Endpunkt einer Entwicklung, der in den letzten Jahrzehnten ein Trend zur (hegemonialen) Verhärtung vorgeworfen wird (Gould 1983). Vorsichtiger formuliert, dürfte eine Untersuchung des Verhältnisses von mendelscher und darwinscher Population im Laufe des 20. Jahrhunderts eine hilfreiche Grundlage zum Verständnis einer Genealogie genetischer Evolution sein. Die verschiedenen Varianten nicht- und epigenetischer Kritik an einer (nie explizierten, sich stets wandelnden) genetischen Evolutionstheorie sind Teil dieser Genealogie. Mit der sog. Wiederentdeckung Mendels *beginnt* die Geschichte von genetischer und epigenetischer Evolution; kein Konzept spiegelt diese Geschichte so gut wieder wie das post-mendelsche „Gen“ als Träger der evolutionären Dynamik und theoretisches Objekt der Speicherung und Übertragung genetischer Informationen. Zwischen Mendel und seiner genetischen Wiederentdeckung steht ein ganzes Kapitel. Erbliche Merkmale mögen eine Generation überspringen, die Genealogie selbst kann dies nicht.

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

Dem begrifflichen Ursprung nach war die erste Revolution die Zurückwälzung des Grabsteins Christi (Rahden 2012, S. 2): ein Motiv für die Wiedergeburt. Auch das Verhältnis von Revolution und Evolution hat eine lange Vorgeschichte. Bei Cusanus haben wir eine Rückführung von der Revolution der Gestirne auf eine erste Bewegung beobachten können: Die Revolution der Planeten ist die Entwicklung eines ersten Impulses. Schon hier lässt sich die Unterscheidung von zwei Temporalitäten erkennen, auch wenn nur die Zeit der Planeten natürlich ist und die Entfaltung der ersten Bewegung auf eine Verschränkung der temporalen, eingefalteten Natur und ihrem atemporalen, göttlichen Ursprung zurückgeht. Harveys Übertragung von der Revolution der Sterne auf die Epigenesis führt zu einer (im alten Sinne) revolutionären Vorstellung von Epigenesis als (ewiger) Kreislauf zwischen Henne und Ei. Wolff vertritt eine solche Vorstellung ebenfalls, auch wenn hier bereits ein neuer Erklärungstypus gefunden wurde: Die Dynamik der Säfte und Kräfte ist Fundament der epigenetischen Revolution.

Mit der französischen Revolution ereignet sich nicht nur die epochale Erfahrung einer Veränderlichkeit von Ordnungen, die ihren Ewigkeitsanspruch metaphysisch absicherten, sondern auch ein Begriffswandel der Revolution selbst. Blumenbachs revolutionäre Naturgeschichte parallelisiert politische Revolution, jüngstes Gericht und leitet daraus die Idee von Totalrevolutionen der Erdgeschichte ab. Diese Übertragungen und Wechselwirkungen zwischen naturwissenschaftlichen und politischen Begriffen haben bereits vor der Revolution begonnen und lassen sich auf die Entdeckung vom Alter der Welt zurückführen: Nicht einige Jahrtausende, sondern wesentlich größere Zeiträume machen einen Abgrund der Zeit sichtbar (Rahden 2012). Bei Buffon ist bereits eine Veränderlichkeit der Arten gedacht, aber die Stammart ist durch ein inneres Formprinzip noch entzeitlicht und die Veränderlichkeit der Stammarten begründet nur Degenerationen innerhalb der Familie. Diese Verbindung von wesentlichen Veränderungen des Physischen und einer ursächlichen Degeneration des Wesentlichen lässt eine erstaunliche Kontinuität von Platon bis Buffon erkennen.

Im deutschen Diskurs wird der Impuls der französischen Revolution und seiner Folgen ambivalent wahrgenommen. Diese Ambivalenz von chaotischem Zusammenbruch und kreativem Moment des Umbruchs lässt sich in den Naturanschauungen bei Blumenbach, Kant, Goethe und Schelling nachvollziehen. Die Unentschiedenheit im Umgang mit der Um- und Neuordnung

4 *Phylo- und ontogenetische Evolution*

der Verhältnisse fällt verschieden aus: Bei Blumenbach verändern Totalrevolutionen den Bildungstrieb, bleiben aber epochale, seltene Ereignisse. Goethes Metamorphosen sind progressiv, es ist aber eine Grundform, die sich in den verschiedenen Gestaltungen zeigt. Schelling sieht in den Naturprodukten den Ausdruck einer ideellen Freiheit. Kant verbindet natürliche Revolution und Kosmotheologie. Im deutschen Diskurs wird die Vorstellung von revolutionären Veränderungen der Natur also angedacht, aber es kommt nicht zu einer konsequenten Umstürzung der Naturanschauung: An einem unvergänglichen Seienden im Inneren des Wandels wird festgehalten und das Werdende auf einen Aspekt des Seienden zurückführt. Wir haben gesehen, dass Mendels Verständnis von Entwicklungsgeschichte und Epigenese noch diesem Denken folgt. Die Erbsen-Hybriden sind zwar Neubildungen, werden aber nicht konstant. Das erstaunlichste Phänomen in Mendels Untersuchungen, die Wiederkehr bereits verschwundener Merkmale, verweist sogar auf das alte Revolutionsverständnis: Bestimmte Merkmale können verschwinden, aber kehren auch wieder. Nichts geht verloren. Die kulturelle Veränderlichkeit der Arten wird bei Mendel nicht zum Anlass genommen, eine natürliche Veränderlichkeit der Arten zu denken. Selbst die Möglichkeit einer Anpassungsfähigkeit der Pflanzen in Reaktion auf veränderte Umweltbedingungen ist angedeutet, aber diese verändern nicht die Selbstständigkeit der Arten. Bei allen progressiven Elementen wurde bislang verkannt, dass Mendels Theoriebildung noch ein Ausläufer der Debatte zwischen Epigenese und Evolution (im alten Sinne) ist und sein Lösungsvorschlag auf ewige, mathematische Naturgesetze im Geiste Newtons abzielt.

Nicht in Deutschland, sondern in Frankreich wird der Begriffswandel der Revolution vollständig auf die Naturgeschichte übertragen: Bei Lamarck gibt es kein Festhalten an kosmotheologischen Implikationen einer dynamischen Epigenese. Merkmale können nicht nur verschwinden und wiederkehren, sie können auch neu entstehen und dadurch die natürliche Ordnung dauerhaft verändern. Dadurch wird die Epigenese aus einer (im alten Sinne) revolutionären Theorie der erneuten Entstehung bekannter Formen zu einer Theorie neu entstehender Formen. Bei Buffon scheint diese Option angelegt, aber das innere Formprinzip begründet letztlich die Stammarten und deren Veränderlichkeit ist nur degenerativ. Erst bei Lamarck kippt zum ersten Mal die Haltung zu dieser Art von Veränderung: Es wird nun als ein Typus von Veränderung gelesen, der generativ ist. Sobald dieser Gedanke denkbar geworden ist (und hier wirkt die französische Revolution und der Bedeutungswandel des Revolutionsbegriffs selbst entscheidend), ist eine Transformationstheorie möglich wie sie Lamarck auf einen Schlag vertreten hat. Die Plötzlichkeit, mit der eine solche Theorie vertreten werden kann, und die vermeintliche Voraussetzungslosigkeit sind selbst revolutionäre Elemente der Transformationstheorie.

Bei Lamarck wird die Epigenese des Lebewesens zu einem schöpferischen Zeit-Raum bzw. zu einer schöpferischen Raum-Zeit. Hier können nicht nur alte Merkmale wiedererscheinen, sondern die aktuellen Rahmenbedingungen geben zur Ausbildung neuer Merkmale den Anstoß.

Damit eröffnet Lamarck einen neuen Typus von Zirkularität zwischen den Generationen. Die Generationen drehen sich nicht mehr im Kreis (wie bei der epigenetischen Revolution zwischen Henne und Ei), sondern bilden eine Spirale (und damit eine Entwicklungstheorie der Arten). Diese Temporalisation des epigenetischen Zyklus begründet implizit eine Unterscheidung, die erst in Reaktion auf Darwin benannt wurde: den Unterschied zwischen Onto- und Phylogenese. Der Keim für die Unterscheidung von zwei Typen der Epigenese liegt bei Lamarck. Erst wenn es zwei Typen von Epigenese (bzw. Entwicklungsgeschichte) gibt, kann überhaupt eine Uneinigkeit darüber entstehen, welcher der beiden Typen welche Arten von Veränderungen erlaubt. Die postlamarckschen Debatten drehen sich immer auch um das Verhältnis von Phylo- und Ontogenese. Mit der späteren Entstehung von genetischer und epigenetischer Evolution setzt sich dieser Diskurs auf vererbungstheoretischer Ebene fort und hält bis zu den heutigen Debatten an. Die Annahme einer Anpassungsfähigkeit der Arten alleine oder eine epigenetische Theorie der Entwicklung reichen hierfür nicht aus, wie sich noch bei Schelling und Mendel nachweisen lässt. Darum liegt eine unüberwindbare Kluft zwischen Mendel und der späteren Genetik. Der genealogische Übergang ist nur verständlich durch die Entwicklung von Lamarck über Darwin zu den darwinschen und postdarwinschen Debatten, weil hier Fragen zur Entwicklung, Vererbung und Anpassung der Lebewesen aufeinander bezogen werden und zusammen eine Erklärung für die Veränderlichkeit der Arten liefern.

Bezogen auf das platonische Problem der Vermittlung von Seiendem und Werdendem geschieht ebenfalls Epochales: Lamarcks Schriften präfigurieren nicht nur die Evolutionsbiologie, sondern auch deren Problem einer Vermittlung zwischen mehreren Typen des Werdenden. Das Element der Degeneration, das von Platon bis Buffon und Kant zu sehen ist, verschwindet bei Lamarck. Zugleich entsteht die Vorstellung einer naturgeschichtlich relevanten Konkurrenz zwischen den Lebewesen. In dieser Hinsicht löst sich mit Lamarck das Problem der platonischen Kosmologie auf und kehrt in verwandelter Form wieder: als Vermittlungsproblem zwischen Typen des Werdenden. Heutige Fragen danach, ob neu erworbene Eigenschaften erblich sind, welche Prozesstypen die Anpassungen und Anpassungsfähigkeit der Lebewesen erklären können und wie adaptiv Entwicklung und Vererbung sind, beruhen auf einem epochalen Übergang, der sich bei Lamarck nachvollziehen lässt. Während die Amme des Werdens bei Platon noch zwischen Sein und Werden steht, müssen spätere Wiedergänger der *χώρα* zwischen verschiedenen Arten des Werdens vermitteln. Da diese sich durch die Zeitskalierung unterscheiden, ist allenfalls eine relative Konstanz des Seienden erhalten geblieben. Die Möglichkeit einer beliebigen Erweiterung der zeitlichen Skala lässt in den heutigen Naturwissenschaften aber jedes vermeintliche Seiende als Produkt des Werdenden erscheinen. Heute ist nur entscheidend, in welchen Zeiträumen das Seiende dem Wandel unterliegt, nicht ob.

Obwohl die eben skizzierte theoretische Umstürzbewegung bei Lamarck zum ersten Mal ih-

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

ren Ausdruck findet, geschieht er mehrfach und am einflussreichsten bei Darwin, der das lamarcksche Programm selektionstheoretisch erweitert und in keinem wesentlichen Punkt negiert. Die darwinistischen und postdarwinischen Debatten bis zur Entstehung der Genetik nehmen den Umsturz zunehmend als gegebene Grundlage hin und diskutieren vor allem das Verhältnis von Entwicklung, Anpassung und Vererbung. Diese Nachfolger-Debatten lassen sich im Sinne der lamarckschen Revolution als postrevolutionäre Debatten lesen. Das politische Vorbild dieser postrevolutionären Debatten hat bekanntlich zu mehreren Rückschlägen geführt. Ähnliches ist auch für die Debatten zur Erklärung der Naturgeschichte zu erwarten. Die späteren Angreifer Lamarcks sind Kinder der Revolution.

4.1 Transformation, Fluide und Vererbung

Lamarcks „zoologische Philosophie“ (1809) ist gerade einmal zehn Jahre nach Schellings Systementwurf (1799) veröffentlicht worden. Seine Zeitgenossenschaft mit Goethe und Schelling legt nahe, Lamarcks Schriften als Ausdruck der entstehenden Biologie am Beginn des 19. Jahrhunderts zu lesen. Auf die Gefahr eines Pseudo-Lamarckismus hatte schon Mayr (1972) hingewiesen. Neben der Tendenz zur Verfälschung der lamarckschen Positionen ist auch die Unbekanntheit seiner Texte zu bedenken. Noch immer werden Lamarck und Darwin als Antipoden verstanden, obwohl sie verschiedenen Zeiten angehörten und ähnliche Ansichten vertraten. Lamarck gehört (neben Darwin und Mendel) zu den großen Projektionsflächen späterer historischer Rückgriffe. Wenn heute über epigenetische Fragen diskutiert wird, fällt auch wieder Lamarcks Name, aber ist dann nicht selten die Chiffre für einen akademischen Streit, der Ende des 19. Jahrhunderts und danach stattfand, und weniger für das, was Lamarck am Anfang des 19. Jahrhunderts verfasst hat.

Lamarcks „zoologische Philosophie“ beginnt mit einer methodologischen Kritik der Naturwissenschaften, insbesondere der „künstlichen Hilfsmittel [...] die mit den Gesetzen und Vorgängen der Natur selbst zu verwechseln man sich sehr hüten muss“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 10). Ebenso grenzt Lamarck bei der Verwendung der Hilfsmittel ökonomische und philosophische Interessen bei der Wahl der Hilfsmittel aus. Einerseits gesteht Lamarck die ökonomisch motivierte Klassifikation als Notwendigkeit zu, andererseits kritisiert er die Terminologie der Systematik, da „die Natur in Wirklichkeit in ihren Erzeugnissen weder konstante Klassen, Ordnungen, Familien und Gattungen noch auch konstante Arten gebildet hat, sondern nur Einzelwesen, die aufeinander folgen und die denen ähnlich sind, die sie hervorgebracht haben.“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 11) Lamarck fordert, „dass man die natürliche Methode fundieren müsse, d.h. die wirkliche Ordnung der Natur selbst“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 12). Er bemängelt „Missbräuche der Nomenklatur“, die einen Gegenstand erzeugten, der schwieriger zu verstehen sei als die Natur selbst. Lamarcks Kritik an der Systematik basiert auf der Annahme, dass nur das Verständnis der natürlichen Methode selbst auch ein Verständnis der natürlichen Ordnung ermöglicht. Die methodisch richtig hergeleitete Ordnung wäre klar und einfach. Aufgrund dieser Erwartungshaltung bleibt Lamarcks angestrebte Ordnung von Kontingenz bereinigt. Seine Methodenkritik ist darum auch weniger an Linné selbst gerichtet denn daran, was aus Linnés System durch die vielen Erweiterungen geworden ist. Dabei setzt Lamarck auf die Übereinstimmung aller wesentlichen und notwendigen Merkmale in einer Ordnungskategorie. Lamarck fragt, wann sich die Naturforscher endlich auf „eine einheitliche Methode bei der Aufstellung der Gattungen usw.“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 15) einigen.

Wie wird der Wandel möglich, den Lamarck anstrebt? „Die Betrachtung der natürlichen Be-

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

ziehungen verhindert jede Willkür [...] sie zeigt uns das Naturgesetz, das uns in der natürlichen Methode leiten soll [...] sie zwingt uns endlich zu der Ordnung, welche die Natur bei der Schöpfung ihrer Erzeugnisse befolgt“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 17). Lamarck verfolgt bei der Analyse von Beziehungen der Lebensformen einen Vergleich auf Organebene und formuliert eine Abstufung der Bedeutsamkeit dieser Organe; allerdings gesondert für Tiere und Pflanzen. Lamarck geht davon aus, dass das Maß der Essentialität eines Organs als Richtschnur dient, die Beziehungen zwischen den Lebensformen so zu erkennen, wie sie natürlicherweise entstanden sind. Dabei sollen die Ebenen der Klassifikation mit Organisationseinheiten der Lebewesen zusammen fallen. Je allgemeiner eine Klassifikation ist, desto allgemeiner und wesentlicher muss die Organisationseinheit sein, die der jeweiligen Klassifikationsebene zugrunde liegt. Auf Grundlage dieser Prinzipien glaubt Lamarck, die „Methode“ der Natur zu kennen und damit die natürliche Ordnung erkennen zu können. Der Methode folgend lehnt Lamarck Buffons Artkonzept ab: „Man hat Art jede Gruppe von ähnlichen Individuen genannt, welche von anderen, ihnen ähnlichen Individuen hervorgebracht werden. Diese Definition ist genau, denn jeder Organismus gleicht immer beinahe vollständig seinem oder seinen Erzeugern. Man verbindet aber mit dieser Definition die Vorstellung, dass die zu einer Art gehörenden Individuen in ihrem spezifischen Charakter niemals abändern, und dass folglich die Art in der Natur eine absolute Konstanz besitzt. Diese Annahme ist es, die ich bekämpfen will“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 20 f.).

Es ist nicht ganz klar, ob Lamarck noch eine Schöpfungstheorie vertritt oder dies vorgibt: „Gewiss, alles existiert nur durch den Willen des erhabenen Urhebers aller Dinge. Aber können wir ihm Regeln vorschreiben bei der Ausübung seines Willens? [...] Konnte seine unendliche Allmacht nicht eine uns unbekannt Ordnung der Dinge schaffen, welche alles was wir sehen und alles was existiert, nacheinander ins Dasein treten ließ?“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 21) Obwohl Lamarck das Aussterben von Arten ablehnt (oder nur durch die Einwirkung des Menschen bei größeren Landtieren zugesteht), nimmt er eine Temporalisation der gegenwärtigen Ordnung vor. Weitere Funde werden diese Ordnung langfristig vervollständigen: „je reichhaltiger unsere Sammlungen werden, um so mehr Beweise erhalten wir, dass alles mehr oder weniger abgestuft ist, dass die bemerkbaren Unterschiede verschwinden“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 22). Lamarck verfolgt einen gemäßigten Gradualismus: „Ich will damit nicht sagen, dass die lebenden Tiere eine einfache, überall gleichmäßig abgestufte Reihe bilden, aber ich behaupte, dass sie eine verzweigte, unregelmäßig abgestufte Reihe bilden, die in ihren einzelnen Teilen keine Unterbrechung zeigt, oder die wenigstens keine gehabt hat, wenn es wahr ist, dass sich irgendwo eine solche vorfindet, weil einige Arten ausgestorben sind.“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 22) Lamarck rückt von der Regelmäßigkeit ab, die bei Leibniz noch zu unterstellen ist, lässt aber wie Leibniz die Geschlossenheit der natürlichen Ordnung unangetastet. Wenn also Arten aussterben

sollten, reißen sie eine Lücke in diese Ordnung. Diese Lücken können nicht durch andere Arten geschlossen werden, die später folgen. Die Temporalisation der natürlichen Ordnung führt also nicht dazu, dass die allmähliche Entstehung der Arten im Sinne eines Wettbewerbs zu verstehen wäre. Die von Lamarck angestrebte Scala ist diesbezüglich geordneter und stabiler als die Natur aus Sicht Schellings.

Im folgenden thematisiert Lamarck eine allgemeine Beobachtung, die er nicht zu verteidigen, sondern festzustellen versucht: „Eine Menge von Tatsachen lehrt uns, dass in dem Maße, als die Individuen einer unserer Arten ihren Standort, das Klima, ihre Lebensart oder ihre Gewohnheiten ändern, sie dadurch dermaßen beeinflusst werden, dass allmählich die Beschaffenheit und die Proportionen ihrer Teile, ihre Gestalt, ihre Fähigkeiten und selbst ihre Organisation sich verändert, so, dass mit der Zeit alles an ihnen an diesen Veränderungen Teil nimmt.“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 23) Lamarck diskutiert hier weniger eine innere Dynamik als vielmehr die bloße Veränderlichkeit der natürlichen Formen, Proportionen und Fähigkeiten. Dabei behandelt er (moderner gesprochen) Morphologie, Organisation und Verhalten gleich. Die Unterscheidung von korrelativer und kausaler Aussage steht Lamarck noch nicht zur Verfügung, sodass das Verhältnis zwischen Veränderungen der Individuen und der Umwelt unterbestimmt bleibt. Diese Vagheit gilt es zu beachten, um Lamarck nicht vorschnell mit neolamarckistischen Ansichten zu identifizieren. Lamarck begreift die Individuen einer Art als die Objekte dieser Veränderlichkeit und nicht die Art (oder eine Gruppe von Individuen). Damit zusammenhängend zweifelt Lamarck Buffons These an, dass die Artgrenzen durch das Kriterium der Paarung gezogen werden können, weil er die reproduktive Isolierung als Markierung der Artgrenzen für empirisch falsch hält: „Unglücklicherweise hat die Beobachtung gezeigt, dass diese Betrachtung aller Begründung entbehrt.“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 23). Je näher zwei Arten sich stehen, desto eher können sie auch fruchtbare Nachkommen zeugen und damit zur Ausbildung neuer Varietäten beitragen. In diesem Zusammenhang verweist Lamarck insbesondere auf die bei Pflanzen häufig vorkommenden Hybriden. Lamarck geht von einem gleichmäßigen Übergang zwischen den Arten aus. Weil Arten gemäß der lamarckschen Methodenkritik keine natürlichen Entitäten sind, wird die Frage nach der Entstehung der Arten nicht gestellt. Gleichwohl können sich zwischen Individuen einer Art wesentliche Unterschiede ausbilden. Damit ist der Artbegriff in mindestens zwei Hinsichten in Frage gestellt: Die Unterschiede zwischen Individuen einer Art und die Kontinuität zwischen den Arten erfordern eine begriffliche Klärung. Zur Beantwortung der Frage, ob der bisherige Artbegriff eine „reale Begründung“ hat, zieht Lamarck sechs Fakten bzw. Argumente heran (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 24):

1. die allmähliche Hervorbringung aller Organismen durch die Natur (nicht die Umwelt!)
2. die unmittelbare Urzeugung der einfachsten Organismen (aber keiner höheren!) unter

4 *Phylo- und ontogenetische Evolution*

„günstigen Umständen“ (was impliziert, dass es sich auch hier um eine natürliche Entstehung handelt)

3. die allmähliche Ausbildung und Vervielfältigung der Organe und ihrer Teile
4. die Entstehung der Fähigkeiten zur Vermehrung und Fortpflanzung aus einem ursprünglichen Wachstumsvermögen und die Erhaltung der erworbenen Fortschritte durch diese entstandene Fähigkeit
5. die Bildung aller heute existierenden Organismen durch die umändernde Wirkung neuer Standorte und Gewohnheiten (unter günstigen Umständen)
6. die bloß relative Konstanz der Arten (und damit die Gewordenheit der heutigen natürlichen Ordnung)

Lamarck hat weit mehr als eine Vererbung erworbener Eigenschaften vertreten. Vermehrung und Fortpflanzung sind die Prinzipien, die bei Lamarck die Grundlage zur Weitergabe erworbener Eigenschaften bilden. Die umändernde Wirkung wird nicht alleine auf neue Standorte zurückgeführt. Lamarck betont mehrfach, dass sowohl die Entstehung als auch die Veränderung der Lebensformen günstige Bedingungen erfordern. Er unterscheidet also zwischen förderlichen und unförderlichen Umständen für die Entwicklung der Arten. Bei der relativen Konstanz der Arten thematisiert Lamarck zwar eine Veränderlichkeit der Arten und eine Erhaltung der Veränderungen, greift aber nicht auf eine explizit genealogische Beziehung zwischen den Arten zurück. Lamarck formuliert einen eigenen Artbegriff: So „ist es [...] von Nutzen, den Namen Art jeder Gruppe ähnlicher Individuen zu erteilen, die sich durch die Fortpflanzung in demselben Zustande erhalten, so lange sich die Verhältnisse ihrer Wohnorte nicht dermaßen ändern, dass dadurch ihre Gewohnheiten, ihr Charakter und ihre Gestalt geändert werden“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 27). Der Artbegriff ist an die Veränderlichkeit der zu einer Art zusammengefassten Individuen und die Erhaltung dieser Veränderungen gebunden. Nicht die Art oder die Gruppe, sondern die Individuen sind veränderlich. Von einer Entstehung neuer Arten ist keine Rede.

Während Lamarck sich in den Kapiteln 4 bis 6 detailliert mit der neuen Systematik beschäftigt, kommt das siebte und vorletzte Kapitel auf den „Einfluss der Umgebungsverhältnisse auf die Tätigkeiten und Gewohnheiten der Tiere und den Einfluss der Tätigkeiten und Gewohnheiten dieser Organismen als Ursache der Abänderung ihrer Organisation und ihrer Teile“ zu sprechen (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 68). Schon im Titel wird klar, dass Lamarck keine direkte Induktion der Umwelteffekte auf den Organismus behauptet hat: „welcher Art auch die Verhältnisse sein mögen, direkt bewirken sie in der Organisation der Tiere durchaus keine Abänderung“

(Lamarck u. Schmidt 1909, S. 69). Wie bei Schelling wirken Umgebungseinflüsse auf die Organisation indirekt, haben aber eine viel größere Bedeutung, weil sie zur Veränderlichkeit der Arten beitragen.

Wie schon im Falle der „relativen Konstanz“ der Arten argumentiert Lamarck, dass vor allem die Langsamkeit der Veränderungen es bislang verhindert hat, die Wirkung der Umgebungsverhältnisse auf die Organismen zu bemerken. Die Kausalkette ist dreistufig und zweischrittig: „Große Veränderungen in den Verhältnissen führen aber für die Tiere große Veränderungen in ihren Bedürfnissen herbei, und diese Veränderungen in den Bedürfnissen ziehen notwendigerweise ebensolche in den Tätigkeiten nach sich. Wenn nun die neuen Bedürfnisse bleibend werden oder lange andauern, so nehmen die Tiere neue Gewohnheiten an[,] die ebenso dauerhaft sind als die Bedürfnisse, die sie haben entstehen lassen. [...] Wenn nun neue, für eine Tierrasse dauernd gewordene Verhältnisse diesen Tieren neue Gewohnheiten auferlegt, d. h. neue gewohnheitsmäßige Tätigkeiten derselben veranlasst haben, so wird sich daraus der vorzugsweise Gebrauch eines Teiles vor einem anderen ergeben haben, und in gewissen Fällen der vollständige Nichtgebrauch eines Teiles, der unnütz geworden ist.“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 69 f.) Lamarck gesteht den Pflanzen eine raschere Veränderlichkeit zu und argumentiert hier auch für eine direkte Wirkung von Umweltveränderungen auf Veränderungen in der Entwicklung der Teile. Das Spektrum der verändernden Faktoren ist groß: Ernährung, Atmung, die Menge der Wärme, des Lichtes, der Luft und der Feuchtigkeit (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 70). Bei den Tieren diskutiert Lamarck einen Zusammenhang zwischen der graduellen Abstufung der Umgebungsverhältnisse und der graduellen Abstufung in den Verschiedenheiten der Arten (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 72).

Die dreistufige Wirkungskette bei Lamarck zeigt, dass die Vererbung erworbener Eigenschaften bei den Tieren nicht von Verhaltensänderungen zu entkoppeln ist. Im englischsprachigen Raum kam es aber zu einer weitergehenden Verkürzung der lamarckschen Argumentation: Das französische „besoin“ wurde in Charles Lyells Übersetzung mit „wants“ übersetzt und Lamarck die These zugeschrieben, der bloße Wille könne zu körperlichen Veränderungen führen (Mayr 1972). Zwei der häufigsten Einwände gegen Lamarck (zur Rolle der Bedürfnisse und zur Direktheit der Umweltwirkungen) beruhen also auf einer falschen Rezeption Lamarcks.

Im siebten Kapitel formuliert Lamarck zwei allgemeine Gesetze zu den allmählichen Veränderungen der Individuen (und nicht der Arten) (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 73):

(1) „Bei jedem Tier, welches den Höhepunkt seiner Entwicklung noch nicht überschritten hat, stärkt der häufigere und dauernde Gebrauch eines Organs dasselbe allmählich, entwickelt, vergrößert und kräftigt es proportional der Dauer dieses Gebrauchs; der konstante Nichtgebrauch eines Organs macht dasselbe unmerkbar schwächer, verschlechtert es, vermindert fortschreitend seine Fähigkeiten und lässt es endlich verschwinden.“

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

(2) „Alles, was die Individuen durch den Einfluss der Verhältnisse, denen ihre Rasse lange Zeit hindurch ausgesetzt ist und folglich durch den Einfluss des vorherrschenden Gebrauchs oder konstanten Nichtgebrauchs eines Organs erwerben oder verlieren, wird durch die Fortpflanzung auf die Nachkommen vererbt, vorausgesetzt, dass die erworbenen Veränderungen beiden Geschlechtern oder den Erzeugern dieser Individuen gemein sind.“

Um über das lamarckistische Klischee von der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ hinwegzukommen, ist eine genauere Lektüre dieser beiden Gesetze hilfreich. Lamarck behauptet mehr als beim ersten Lesen auffällt. Seine Gesetze sind in vielerlei Hinsicht noch unbestimmt, sodass eine Ableitung eines bestimmten Modells lamarckistischer Vererbung nicht möglich ist. Einige Implikationen der beiden Gesetzen sind aber auffällig: Die Dichotomie von Ontogenese und Phylogenese ist in den zwei Gesetzen bereits ausgedrückt. Das erste Gesetz ist ein ontogenetisches, das zweite Gesetz ein phylogenetisches. Weiterhin ist das ontogenetische Gesetz temporal limitiert: durch eine Schwelle (den Höhepunkt), deren Überschreiten die Geltung des ontogenetischen Gesetzes aufhebt. Lamarck geht davon aus, dass nach Überschreiten dieses Höhepunktes Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe keine Stärkung oder Schwächung desselben mehr bewirkt. Das zweite, phylogenetische Gesetz rekurriert auf das ontogenetische Gesetz, weil die ontogenetischen Veränderungen (in der kritischen Periode) zugleich phylogenetische Relevanz haben. Vererbung ist bei Lamarck noch ein Prozess der Tradierung von Abweichungen. Nur diejenigen Veränderungen, die beide Erzeuger erfahren haben, sind erblich. Es gibt also laut Lamarck eine (nicht genau bestimmte) Phase der ontogenetischen Veränderlichkeit, bei welcher der Gebrauch der Organe durch den Organismus selbst Einfluss auf dessen Konstitution hat. Das erste Gesetz Lamarcks beschreibt implizit einen Rückkopplungseffekt, da auf den (Nicht-)gebrauch kausal eine Schwächung/Stärkung folgt. Das zweite Gesetz beschreibt eine Verzögerung in der Wirkung der ontogenetischen Veränderungen, die leicht entgehen kann: Vererbt wird alles, das über eine lange Zeit bewirkt wurde. Lamarck behauptet also keine einfache, direkte Kausalität, sondern lässt eine ebenso unbestimmte zweite kritische Periode offen, über die hinweg Veränderungen wirken müssen, damit sie erblich werden. Lamarck stellt keine Vermutungen darüber an, wie diese Phase selbst zu verstehen ist; vermutlich ist ihm auch noch nicht in den Sinn gekommen, diese genauer zu erklären. Aus heutiger Sicht hingegen sind gerade diese „Detailfragen“ entscheidend für eine Bewertung bzgl. der (Un-)möglichkeit einer solchen Vererbung. Die Modelle organischer Selektion (siehe 4.3.4), genetischer Assimilation (siehe 5.2.5), sowie simulierten und epigenetischen Lernens (siehe 5.3.2 und 5.3.4) greifen auf derartige Verzögerungen und kritische Phasen zurück.

Für die heutige Lektüre Lamarcks sind die eben betrachteten Aspekte seiner Gesetze entscheidend. Lamarck hingegen geht es um einen ganz anderen Punkt: Seine Gesetze sind vor allem als Umkehrung einer falsch konzipierten Wirkungskette zu verstehen, nach der „die Gestalt und

der Zustand der Teile ihren Gebrauch herbeigeführt hätten“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 74). Eine Präformation organischer Funktionen ist bei Lamarck nicht vorgesehen, sodass die Rede von einem *epigenetischen Zweckbegriff* angebracht ist. Lamarcks Gesetze bringen diesen Perspektivwechsel auf den Punkt: Er schließt nicht mehr vom Status quo auf die beobachtbaren Gewohnheiten, sondern begreift den Status quo als Resultat der Gewohnheitsveränderungen. Das ist die Anwendung der revolutionären Lehren auf die Theoriebildung selbst. In Folge dessen wendet sich Lamarck auch gegen eine Reduktion der Organe auf ihre formalen Eigenschaften. Am (explanatorischen) Anfang steht bei Lamarck die Tat: Gebrauch und Nichtgebrauch. Lamarck nimmt also eine (Eigen-)Kausalität dessen in Kauf, was noch heute sprachlich in Ausdrücken wie „Verwendung“, „Benutzung“ oder „Gebrauch“ als die Umsetzung einer intendierten Aktion gedacht wird. Die Tat ist selbst Ursprung von Kausalketten und nicht notwendig in eine funktionale Kette einzuordnen. Funktionale Ketten sind nur auf Basis von Verhaltensänderungen denkbar. Eine einzige kausale Ebene ist nicht ausreichend.

Dadurch steht Lamarck in Opposition zu einem aristotelischen Verhältnis von Potentialität und Aktualität. Für Lamarck bestimmt der Gebrauch die Form und nicht die Form den Gebrauch. Die Zweckbestimmung der Form wird radikal invertiert. Diese „revolutionäre“ Umkehrung betrifft den Erklärungstypus der Form und ist als die Begründung einer pragmatischen Perspektive auf die Form zu verstehen. Lamarcks Umkehrung in der Erklärung des Verhältnisses von Gestalt und Gebrauch ist prinzipieller Natur, weil in dieser dem aktuellen Prozess im Verhalten gegenüber der Form eine Priorität zugesprochen wird, ohne die eine Vererbung erworbener Eigenschaften (durch Verhaltensänderungen in Reaktion auf Umweltveränderungen) nicht denkbar wäre. Die Funktion eines Organs wird bei Lamarck also von der Anwendung her gedacht, was den ateleologischen Charakter seines Denkens klar macht. Dies unterscheidet Lamarck deutlich von Darwin: Darwin geht es um ein ateleologisches Verständnis der Phylogenese, Lamarck um ein ateleologisches Verständnis der Ontogenese. Die Phylogenese ist von den ontogenetischen Veränderungen bei Lamarck mittelbar aber auch betroffen, sodass eine Charakterisierung Lamarcks als Verfechter einer teleologischen Evolutionstheorie nicht haltbar ist. In der heutigen Evolutions- und Molekularbiologie wird hingegen im allgemeinen die Funktion wieder als Ausdruck einer genetischen Teleonomie verstanden. Die radikale Ablehnung einer phylogenetischen Teleogizität und die genetisch begründete Verankerung einer ontogenetischen Teleonomizität stehen in einem gemeinhin unbemerkten Spannungsverhältnis, das auf eine vereinfachte Aufgabenteilung von DNA und Proteinen zurückgeführt wird (siehe 5.3.1).

Schon in der frühen Rezeption der Ansichten Lamarcks zeigt sich, dass dieser Aspekt der explanatorischen Umkehrung nur teilweise rezipiert und erkannt wurde. In einem durchaus anerkennenden englischen Nachruf wurden Lamarcks Positionen zur Veränderlichkeit der Lebewesen folgendermaßen zusammengefasst (lam 1829):

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

1. „The steady increase in the volume of organisms and their parts.“
2. „The production of new organs is brought about by need or want.“
3. „The development of organs and their action depends on their being used.“
4. „Acquired new organs, or changes in organization, are passed on to future generations.“

Lamarck wurde nicht nur dahingehend missverstanden, dass Bedürfnisse eine direkte kausale Rolle bei der Entstehung neuer Organe haben. Auch der Aspekt einer allmählichen Entstehung komplexerer Organisationssysteme geht in der englischsprachigen Rezeption verloren. In der Rezeption erscheint Lamarck als Verfechter einer direkten, instantanen Wirkung des Gebrauchs auf die nächsten Generationen. Zumindest von diesem fiktiven Lamarck musste sich der Gradualist Darwin abgrenzen.

Nicht nur die Begründungskette zwischen Gebrauch und Form der organischen Teile will Lamarck umkehren, sondern auch die Richtung, in welcher wir die natürliche Ordnung denken: „Unsere allgemeinen Anordnungen der Tiere sind indessen bisher in verkehrter Reihenfolge aufgestellt worden. Wenn wir, wie gebräuchlich, vom Zusammengesetzteren zum Einfacheren gehen, so machen wir uns die Kenntnis der Fortschritte in der Ausbildung der Organisation viel schwerer und bemerken die Ursachen dieser Fortschritte sowie diejenigen, welche sie hier und da unterbrechen, weniger leicht. [...] Wir werden auch sehen, dass es keineswegs gleichgültig ist, mit welchem Ende man diese allgemeine Anordnung beginnt, und dass es nicht in unserem Belieben liegt, diese Ordnung mit dem einen oder dem anderen Ende zu beginnen. [...] Wenn es wahr ist, dass alle Organismen Erzeugnisse der Natur sind, so kann man sich der Ansicht nicht verschließen, dass sie dieselben nur nach und nach und nicht auf einmal in einem zeitlosen Augenblick hervorgebracht hat. Wenn sie dieselben nun nach und nach gebildet hat, so ist der Grund vorhanden zu glauben, dass sie bloß mit den einfachsten begonnen und erst in letzter Linie die verwickelten Organisationssystem des Tier- und Pflanzenreichs hervorgebracht hat.“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 84 f.) Oft wird Lamarck unterstellt, er behaupte eine teleologische Konsequenz, einen Trend zur Komplexität. Lamarck Formulierungen sind jedoch wesentlich zurückhaltender: Die komplexeren folgen den einfacheren Lebensformen und nur die einfachsten (und nicht etwa alle) Lebensformen werden spontan und auf eine natürlicher Weise erzeugt. Auch der Eingriff eines „deus ex machina“ ist bei Lamarck undenkbar.

Lamarck teilt die Tiere in sechs „Organisationsstufen“, die sich vor allem am Entwicklungsstand des Nervensystems orientieren. Innerhalb dieser Ordnung zieht er zwischen den ersten vier Stufen und den letzten zwei Stufen eine Grenze: Lamarck führt die Unterscheidung zwischen Wirbellosen und Wirbeltieren ein. „Mit Hilfe dieses Mittels wird es leicht sein, den Gang

der Natur bei der Schöpfung der Tiere zu studieren und zu verfolgen, die in der Ausbildung der Organisation erworbenen Fortschritte in der ganzen Ausdehnung der tierischen Stufenleiter zuerkennen“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 86). Im Anhang des ersten Teils der „zoologischen Philosophie“ ist bereits eine sich verzweigende Struktur abgebildet, welche die verschiedenen Organisationsstufen in ein Verhältnis setzt. Lamarck überwindet die Linearität der natürlichen Skala. Da aber jede Abzweigung sogleich in eine der Klassen mündet, ist das Prinzip eines linearen Trends noch erhalten. Lamarcks Abbildung zeigt noch keinen „Tree of life“, auch wenn der Schritt dorthin der Abbildung nach nicht mehr groß ist. Um die entscheidenden Striche einzufügen, die den Unterschied zwischen Lamarck und Darwin aufheben, hat es einer Reihe von weitaus weniger anschaulichen gedanklichen Operationen bedurft. Lamarck versucht nämlich eine methodisch neu begründete Systematik zu behaupten. Die Anwendung der Methode hat also ein konservatives Ziel: die Herstellung einer neuen, dauerhaften Ordnung. Diese neue Ordnung trägt in Lamarcks Unterscheidung von Organisationsstufen idealisierte Züge: Feinere Übergänge können durch eine solche Ordnung verloren gehen. Die Natur springt insofern noch von Stufe zu Stufe.

Am Ende seiner methodisch begründeten Klassifikation beschäftigt sich Lamarck mit der Abstammung des Menschen von den Primaten und diskutiert insbesondere die (unvollständige) Entwicklung der aufrechten Haltung: „Der Mensch kann infolge seiner Gewohnheiten die bei den Individuen seiner Art seit einer langen Reihe von Generationen ununterbrochen beibehalten worden sind, nur aufrecht gehen; nichtsdestoweniger ist diese Stellung für ihn sehr ermüdend und er kann in diesem Zustand nur während einer beschränkten Zeit und nur mit Hilfe der Kontraktion mehrerer Muskeln verharren. Wenn die Wirbelsäule des menschlichen Körpers die Körperachse bildete und den Kopf sowie die anderen Teile im Gleichgewicht hielte, so könnte die aufrechte Haltung für ihn ein Ruhezustand sein.“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 89 f.) Aus der weltweiten Verbreitung der vorherrschenden Primatenrasse (dem Menschen) und dem daraus folgenden Bedürfnis zur Mitteilung geht laut Lamarck eine Vervielfältigung der „Gedanken“ hervor: „Es ist also klar, dass die Individuen dieser Rasse beständige Anstrengungen machen [...] um die Zeichen, welche ihre Gedanken und ihre zahlreichen Bedürfnisse erforderten, zu bilden, zu vermehren und hinlänglich zu vervielfältigen.“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 90) Hier hat Lamarck vermutlich Condillacs Zeichentheorie aufgegriffen und auf die Entstehung des Menschen übertragen. Erst im dritten Teil seiner „zoologischen Philosophie“ verweist Lamarck explizit auf Condillac und hebt dessen Bedeutung für den Nachweis eines engen Zusammenhangs zwischen Ideen und Zeichen hervor (Lamarck u. Elliot 1914, S. 378). So legte Lamarck den vermutlich ersten Versuch vor, die Verwendung von Zeichen natur- und kulturgeschichtlich zu erklären. In späteren Schriften bedauert er, dass er sich dieses Themas nicht intensiver annehmen konnte, spricht aber u. a. von einem Erwerb neuer Ideen durch das nervöse Fluid (Lamarck u. Elliot

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

1914, S. 378).

Lamarck führt die besonderen, menschlichen Fähigkeiten gegenüber anderen Tieren bzw. Primaten vor allem auf eine weltweite Dominanz zurück. Lamarck beschreibt innerhalb der Primaten einen kulturellen Verdrängungsprozess. Dass die Affen nur eine kleine Zahl von Gedanken haben und eine kleine Zahl von Zeichen zur Kommunikation benötigen, liegt nach Lamarck daran, dass sie „von allen Seiten verfolgt, zurückgedrängt an wilde, öde, selten ausgedehnte oder an elende und unruhige Orte“ gezwungen sind „zu fliehen und sich zu verbergen“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 90). Die Vielfalt der mitzuteilenden Gedanken führte beim Menschen schließlich zum Übergang von der Pantomime zur Lautartikulation. „In der Tat wird die gewohnheitsmäßige Übung ihrer Kehle, ihrer Zunge und ihrer Lippen, um die Töne zu artikulieren, diese Fähigkeit bei ihnen außerordentlich entwickelt haben.“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 91) Im letzten Satz seiner zoologischen Philosophie wird klar, wie brisant seine Ausführungen sind: „Diese würden die Reflexionen sein, die man anstellen könnte, wenn der hier als die vorherrschende Rasse betrachtete Mensch sich von den Tieren nur durch seine Organisationscharaktere unterscheiden würde, und wenn sein Ursprung von dem ihrigen nicht verschieden wäre.“ (Lamarck u. Schmidt 1909, S. 91) Lamarcks Schlusssatz, der wie ein ironisches Dementi klingt, öffnet in Wirklichkeit dem Zweifel die Tore – die Anwendung seiner „natürlichen Methode“ führt Lamarck also am Ende des ersten Teils seiner „zoologischen Philosophie“ bis zum Menschen und seiner Durchsetzung gegen die anderen Primaten. Das ist zwar noch keine Selektionstheorie, aber zumindest zwischen den Primaten herrscht bei Lamarck schon ein Verdrängungswettbewerb.

Lamarcks evolutionsbiologische Wirkung beruhte - wenn sie überhaupt auf der Lektüre Lamarcks beruhte - auf dem ersten Teil seiner „zoologischen Philosophie“. Erst in den beiden weiteren Teilen wird deutlich, wie sich Lamarck die Organisation der Lebewesen selbst vorgestellt hat. Lamarck muss die Umgebungsverhältnisse in einen Zusammenhang mit den Veränderungen der Gewohnheiten der Lebewesen bringen, um seine Theorie auch physikalisch plausibel zu machen. Im Mittelpunkt seiner Kausaltheorie des Lebens stehen physikalistische Konzepte von Kraft, Bewegung und Elektrizität, aber auch Ansätze einer Zelltheorie und der in den Zellen enthaltenen „Fluiden“.

Lamarck unterscheidet zwischen vier Typen physikalischer Körper (fest, fluide, flüssig und gasförmig), die untereinander in beliebiger Weise kombinieren, sich vereinigen und dabei neue Eigenschaften zeigen können (Lamarck u. Elliot 1914, S. 183). Das Ganze der Natur betrachtet Lamarck als die Wirkung einer ersten Ursache, welche die Natur zum Leben erweckte und sie geformt hat - als „Naturalist“ und „Physiker“ aber könne er sich nur mit den Körpern, ihren Qualitäten, Eigenschaften und Verhältnissen zueinander selbst beschäftigen. Für Lamarck

ist klar, dass die Erforschung der so verstandenen Natur noch am Anfang steht und weit schwerer werden würde als die Erforschung etwa der Planetenbewegungen und der diesen zugrunde liegenden Gesetze (Lamarck u. Elliot 1914, S. 184).

Einige der markantesten Aspekte seiner Theorie lassen die physikalistische Note seines dynamischen Denkens erkennen. Lamarcks Ansichten über die graduelle Entstehung und umgekehrte Anordnung der Lebewesen in der Systematik korrespondieren mit seiner physikalistischen Theoriebildung: Die „Lebensbewegungen“ entstehen nicht durch Weitergabe, sondern durch Stimulation, sind also selbst nicht das Ergebnis der Vererbung, sondern einer Reizung durch die Umwelt. In komplexeren Lebewesen werden diese ursprünglichen umweltbedingten Bewegungen zwar eigenständig erzeugt, diese Erzeugung ist aber weiterhin von der Umwelt abhängig (Lamarck u. Elliot 1914, S. 186). Lamarck denkt die Lebenskräfte in komplexeren Lebewesen als Nachahmungen oder Vereinnahmungen der ursprünglichen Kräfte und Bewegungen. Die ersten Lebensformen werden direkt aus dieser ursprünglichen Natur geschaffen, die komplexeren Lebensformen hingegen entstehen bei Lamarck über lange Zeiträume (eine unbegrenzte Reihe von Generationen) mittels Reproduktion, Vermehrung und Variation (Lamarck u. Elliot 1914, S. 187). Erworbene Fortschritte werden durch Reproduktion erhalten und weitergegeben. Die physikalischen Grundlagen von Formbildung, Erhaltung und Reproduktion aller Lebewesen basieren auf den Bewegungen der verschiedenen Fluide, sodass die Kette der physikalischen Kausalität nirgends unterbrochen wird. Lamarck vertritt also einen radikalen Physikalismus aller biologischen Phänomene. Variation und Veränderlichkeit der organischen Komponenten des Körpers sollen auf die Bewegungen der Fluide zurückgeführt werden (Lamarck u. Elliot 1914, S. 189). Das zelluläre Gewebe stellt das Grundprinzip der Organisation der Lebewesen dar, ist gefüllt und wird verändert durch die internen Fluide, welche wiederum durch Fluide der Umwelt beeinflusst sind. Innerhalb der zellulären Gewebe übernehmen die Fluide selbst formbildende Aufgaben, schaffen etwa Kanäle, verfestigen Organe und sorgen für die Vervielfältigung der Organe und die Erfüllung ihrer Funktion (Lamarck u. Elliot 1914, S. 189). In der Natur liegen für die Lebewesen lediglich die einfachsten Substanzen zugrunde, welche anschließend durch die Tätigkeit der Fluide zusammengestellt und so nutzbar werden. Lamarck formuliert eine universelle Kontinuität aller natürlichen Phänomene, einen physikalischen und herakliteschen Monismus, von dem alle anderen Phänomene des Lebens abgeleitet sind. Dieser wird selbst noch einmal auf die modifizierende und energiespendende Tätigkeit der Sonne bzw. des Lichts zurückgeführt. Lamarcks (bio-)physikalische Fluide sind eine Vielzahl von erregbaren Teilchen, welche die Organisation als ein System ausformen. Diese Rolle der Fluide trägt die Züge der formbildenden Seele bei Aristoteles oder des Bildungstribs bei Blumenbach, ist aber vollkommen physikalisch gewendet. Vermutlich wirkt in Lamarcks Fluidtheorie auch noch eine Rezeption der Säftelehre nach.

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

In welcher Tradition stehen Lamarcks Schriften? Es fällt auf, dass Lamarcks Zoologie ohne die Begriffe von Epigenese und Evolution auskommt. Auch die Präformation spielt bei ihm keine Rolle. Im ersten Teil seiner „zoologischen Philosophie“ ist das Fehlen von Bezügen auf frühere Forscher und Biologen auffällig. Das lässt noch keine Schlüsse auf fehlende Rezeption zu. Im zweiten und dritten Teil seiner Zoologie finden sich einige wichtige Bezüge auf Locke (etwa in der Ablehnung angeborener Ideen), Condillac (bzgl. der Zusammenhänge zwischen Zeichen, Ideen und Gedanken) oder Cuvier (in Fragen zur Anatomie und Systematik der Tiere); doch haben diese für Lamarcks Theoriebildung wohl nur Bestätigungen und Motivationen seiner Ansichten geliefert. Seine Theoriebildung wagt einen Neuanfang.

Der postrevolutionäre Bruch mit der Tradition geht so weit, dass selbst Buffon, der für Lamarcks Karriere ein so wichtiger Förderer gewesen war, in seiner „zoologischen Philosophie“ keine direkte Erwähnung findet. Der Einfluss von Buffons „Naturgeschichte“ auf die französische (und deutsche) Naturwissenschaft und -philosophie war aber immens. Buffon war nicht nur biographisch der wichtigste Förderer, sondern auch theoretisch der wichtigste Vorläufer für Lamarcks „zoologische Philosophie“. Lamarck hat jedoch eine Reihe von Ansichten vertreten, die weit über diejenige Buffons hinausgingen. Lamarcks Theorie dynamischer Fluide ersetzt Buffons Annahme eines inneren Formprinzips. Lamarck wählt eine physikalisch-chemische Erklärung für die innere Dynamik der Organismen, aus welcher Variabilität und Organisation folgen. Eine genuin biologische Abstammungslehre steht bei Lamarck nicht zur Debatte, weil die eigentliche Kontinuität bei Lamarck auf physikalischer Ebene verortet ist. In der natürlichen Ordnung hingegen markiert Lamarck durchaus Zäsuren (im Grad der Organisation). Während bei Buffon noch jeder Art bzw. Familie ein inneres Formprinzip zugrunde lag, ist die Dynamik der Fluide bereits eine Grundlage für alle organischen und anorganischen Phänomene, die u. a. selbst die Form der Lebewesen herbeiführen. Gerade diese radikalisierten Annahmen seiner Fluidtheorie erlauben bei Lamarck eine Überwindung aller systematischen Grenzen.

Die große Anerkennung und Akzeptanz Lamarcks in der französischen Öffentlichkeit in den 1820er Jahren ist ebenso mit den politischen und sozialen Umwälzungen in Frankreich verbunden wie seine Theoriebildung: Die mythologische Überhöhung des armen, alten, blinden und von der Wissenschaft verstoßenen Lamarck durch die Öffentlichkeit als Antipoden gegen die Restauration und seine damit verbundene hohe Popularität hat ihn auch in England prominent gemacht (Corsi 2011, S. 15 ff.). Zugleich hat schon zu Lamarcks Lebzeiten eine Okkupation seiner Ansichten in politischen und weltanschaulichen Debatten begonnen, die im Ost-West-Konflikt nach Ende des 2. Weltkriegs einen zweiten Höhepunkt gefunden hat. Die Rezeption in der Geschichte der Evolutionstheorie(n) ist bis heute von diesen Assoziationen zwischen Naturphilosophie und politischer Ökonomie beeinflusst. Der Schritt vom vorrevolutionären Buffon

zum nachrevolutionären Lamarck zeigt aber deutlich, dass wir in der französischen Naturforschung mehr Aspekte des Wechsels zum evolutionären Denken vollzogen sehen können als gemeinhin angenommen. In Lamarcks zoologischer Philosophie drückt sich eine radikal neue Naturphilosophie aus, die von Schellings dynamischer Philosophie durch das Primat der Tat, einen epigenetischen Zweckbegriff, einen pragmatischen Formbegriff und weitere Aspekte deutlich unterscheidbar ist.

4.2 Variation, Pangenese und Selektion

Darwins Verständnis vom Ursprung und Wandel der Arten unterlag selbst einem lebenslangen Wandel. Dieser Wandel hat sich in konzeptuellen Verschiebungen von seinem ursprünglichen Projekt (mit dem Arbeitstitel „Natural Selection“) zum veröffentlichten „The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle of life“ (im folgenden „Ursprung der Arten“), im Laufe der sechs Auflagen des „Ursprung der Arten“ und den folgenden Büchern (insbesondere „The variation of animals and plants under domestication“, im folgenden „Variation der Tiere und Pflanzen“) niedergeschlagen. Diese Verschiebungen fanden im Rahmen eines konzeptuellen Pluralismus statt, der es Darwin erlaubte, Akzentverschiebungen bezüglich zentraler Konzepte wie Variation und Selektion vorzunehmen und neue Erklärungsansätze (wie seine Pangenese-Theorie) einzuführen oder bestehende Konzepte zu erweitern (etwa die eingehende Betrachtung „sexueller Selektion“ in der „Abstammung des Menschen“). Die Geschichte des Darwinismus geriet in Widerspruch zu diesem pluralistischen Denken und lässt sich als eine Geschichte der Verzweigungen, Verengungen und Vereinnahmungen lesen. Folgende Generationen von Evolutionstheorien bezogen sich oft nur auf einen kleinen Teil seiner Schriften, auf bestimmte Akzentierungen Darwins, auf bestimmte historische Phasen Darwins und nicht selten auf Fiktionalisierungen Darwins. Im folgenden soll insbesondere gegen die Vereinnahmung Darwins seitens genetischer und selektionstheoretischer Lesarten argumentiert werden. Exemplarisch soll gezeigt werden, dass Darwin aus einer epigenetischen Perspektive gelesen werden kann. Dadurch wird Darwin nicht zum Epigenetiker. Mehrere Lesarten ergänzen einander. Eine nicht-genetische Lektüre Darwins kann aber Leerstellen aufdecken, die durch spätere genetische Konzeptionen mehr verdeckt als gefüllt wurden. So kommen Aspekte in Darwins Konzeptionen ans Licht, die heute gemeinhin negiert bzw. ignoriert werden.

4.2.1 Die Auflösung der Grenze von Spezies und Varietäten

Darwins Begeisterung für die Vielfalt der Lebensformen hat ihn schon während seiner Forschungsreisen an der Unterscheidbarkeit von Spezies und Varietät zweifeln lassen: „I was much

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

struck how entirely vague and arbitrary is the distinction between species and varieties“ (Darwin 1876, S. 38). Aufgrund der Beliebigkeit der Unterscheidung von Art und Varietät geht Darwin dazu über, die Konzepte von Spezies und Varietät als gleichbedeutend zu behandeln: „From these remarks it will be seen that I look at the term species as one arbitrarily given, for the sake of convenience, to a set of individuals closely resembling each other, and that it does not essentially differ from the term variety, which is given to less distinct and more fluctuating forms. The term variety, again, in comparison with mere individual differences, is also applied arbitrarily, for convenience' sake.“ (Darwin 1876, S. 42) Das Konzept der Ähnlichkeit wird hier explizit in die Relationen (der temporalisierten natürlichen Scala) eingeschrieben. Das kosmotheologische Verhältnis von Gott und den ihm ähnlichen Geschöpfen (siehe 2.4) ist vollständig naturalisiert.

Die Nichttrennbarkeit von Spezies bzw. Sub-Spezies-Unterschieden führt Darwin somit zur Beschreibung einer Serie von (beliebig kleinen) Übergängen: „Certainly no clear line of demarcation has as yet been drawn between species and sub-species - that is, the forms which in the opinion of some naturalists come very near to, but do not quite arrive at, the rank of species: or, again, between sub-species and well-marked varieties, or between lesser varieties and individual differences. These differences blend into each other by an insensible series; and a series impresses the mind with the idea of an actual passage.“ (Darwin 1876, S. 41)

Das atemporale Kontinuum Leibniz' wird bei Darwin nicht nur passierbar, sondern ist selbst Produkt naturhistorischer Passagen. Bei Buffon bildeten die ersten Stämme noch endgültige Demarkationslinien, und schoben der Temporalisierung der Systematik einen theoretischen Riegel vor. Darwin historisiert die bei Leibniz vorgenommene Infinitesimalisierung der natürlichen Ordnung mit dem gradualistischen Credo „Natura non facit saltum“. Der bei Leibniz vorkommende Satz wird bei Darwin zum stehenden Ausdruck einer naturhistorischen Kontinuität. Dennoch steht Darwin den Vorstellungen Buffons zur Naturgeschichte deutlich näher. Leibniz' Präformationslehre hat keinen Platz in Darwins Denken. Buffon, Lamarck und Darwin teilen die Ansicht, dass das systematische Artkonzept problematisch bis irreführend ist. Lamarck und Darwin sind sich zudem einig, dass das Scheitern des (bei Buffon formulierten) Artkonzepts durch eine radikal historische Fundierung der Systematik zu überwinden ist. Erst bei Darwin wird die historische Entstehung der Arten als der graduelle, genealogische Prozess verstanden, bei dem ein (dialektisches) Spiel von natürlicher Variation und Selektion das historische Kontinuum der Lebewesen herstellt. Die Veränderlichkeit der Schöpfung und eine Naturgeschichte aber hatten schon viele vor Darwin angenommen, u. a. Bonnet, Buffon, Kant, Blumenbach, Chambers und Lyell.

Lamarcks und Darwins Ausgangspunkte sind bezüglich ihrer Kritik am Artkonzept sehr ähnlich, aber das Ziel liegt bei Lamarck in der Formulierung einer neu begründeten Systematik und bei Darwin in der Formulierung einer neu begründeten Erklärung des Prozesses, der die

Systematik zustande bringt. Ausgehend von einer ähnlichen Kritik am Artkonzept führt dieser Unterschied zu einer unterschiedlich akzentuierten Überwindung des Artkonzepts. Im Ausgang aus der lamarckschen Kritik steht bei aller Radikalität noch die Fundierung einer neuen systematischen Ordnung; auch dies im übrigen ein postrevolutionäres Element seiner Theorie. Lamarck gibt also die Möglichkeit noch nicht gänzlich auf, dass wir eine Unterscheidung der Lebewesen anhand ihrer Organisationsmerkmale selbst treffen könnten. Dadurch ist bei Lamarck die Möglichkeit einer objektiven (weil methodisch begründbaren) Ordnung der Lebewesen noch gedacht. Bei Darwin hingegen werden diese letzten Hoffnungen aufgegeben. Die methodische Kritik am Artkonzept siegt über das gesamte systematische Bemühen und lässt nur noch die Möglichkeit von relativen Systematiken und einer (absolut gewordenen) naturhistorischen Genealogie übrig. Das genealogische Element hingegen war vor Darwin schon bei Lamarck und Buffon zu finden, nahm dort aber noch nicht die bestimmende Rolle ein. Erst bei Darwin wird das System der Arten dekonstruiert und durch eine Genealogie der Arten ersetzt. In einer zusammenfassenden Passage Darwins im „Ursprung der Arten“ wird dieser Unterschied zu Lamarck erkennbar. Dieser Unterschied ist feiner als gemeinhin angenommen wird:

„Finally, varieties cannot be distinguished from species, - except, first, by the discovery of intermediate linking forms; and, secondly, by a certain indefinite amount of difference between them; for two forms, if differing very little, are generally ranked as varieties, notwithstanding that they cannot be closely connected; but the amount of difference considered necessary to give to any two forms the rank of species cannot be defined. In genera having more than the average number of species in any country, the species of these genera have more than the average number of varieties. In large genera the species are apt to be closely, but unequally, allied together, forming little clusters round other species. Species very closely allied to other species apparently have restricted ranges. In all these respects the species of large genera present a strong analogy with varieties. And we can clearly understand these analogies, if species once existed as varieties, and thus originated; whereas, these analogies are utterly inexplicable if species are independent creations.“ (Darwin 1876, S. 47 f.) Die Analogisierungen zwischen Art und Varietät werden bei Darwin ontologisch interpretiert, aber auch bei Darwin ist noch ein Festhalten am Realismus der systematischen Entitäten zu bemerken. Beispielsweise macht er einen grundsätzlichen Unterschied zwischen großen und kleinen Gattungen: „We have, also, seen that it is the most flourishing or dominant species of the larger genera within each class which on an average yield the greatest number of varieties; and varieties, as we shall hereafter see, tend to become converted into new and distinct species. Thus the larger genera tend to become larger; and throughout nature the forms of life which are now dominant tend to become still more dominant by leaving many modified and dominant descendants. But by steps hereafter to be explained, the larger genera also tend to break up into smaller genera. And thus, the forms of life throug-

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

hout the universe become divided into groups subordinate to groups.“ (Darwin 1876, S. 47f.) Indem Darwin die Art als natürliche Entität aufgegeben hat, entstehen neue Explananda: die Relationen zwischen Spezies und Varietäten und deren biologische Natur. Darwin formuliert erstaunlicherweise Korrelationen zwischen Größe und Heterogenität von Gruppen, Korrelationen zwischen Größe/Heterogenität dieser Gruppen und der Wahrscheinlichkeit, dass diese in zwei Gruppen zerfallen. Er macht Versuche, naturgesetzliche Aussagen über diese Korrelationen zu treffen. Trotz solcher kontraintuitiver Elemente in Darwins Schriften nutzt er die Unhaltbarkeit der Grenzen von Varietät und Art, um die Unterscheidung von Art und Varietät zu relativieren. Dass diese Relativierung in der Systematik noch heute nicht konsequent vollzogen ist, zeigt die Radikalität in Darwins theoretischem Bruch mit der Konstanz der Arten.

Im Sinne einer Genealogie wird das Denken eines historischen Kontinuums von Varietäten bzw. Variation zum Ausgangspunkt für eine neue Perspektive auf alle Lebensformen. Jegliche systematische, ahistorische Grenzen werden bei Darwin in einem ersten Schritt als infinitesimal und im zweiten (nicht klar unterschiedenen) Schritt als beliebig gedacht. Die Temporalisierung der natürlichen Skala hingegen hat schon lange vor Darwin begonnen, sie findet in ihm ihren endgültig erscheinenden Abschluss. Dieses theoretische Geschehen ist bei Darwin jedoch nicht theoretisch eingeholt. Die zeitbedingte Unklarheit könnte eine Grund sein, warum die theoretischen Folgen dieses bei Darwin manifestierbaren, aber nicht auf ihn reduzierbaren Geschehens sich einer Analyse entziehen. Weil Darwins Werk den Punkt markiert, hinter den die Biologie nicht mehr zurückfallen kann, spielt es eine abschließende und eine begründende Rolle. Bei Darwin vollzieht sich der Übergang von einer Geschichte zu einer Genealogie der Lebewesen. Für Konzepte wie Kontinuität und Variation hingegen stellt Darwin weder Ausgangs- noch Endpunkt einer konzeptuellen Entwicklung dar. Insbesondere die Rolle natürlicher Selektion hat sich nicht mit Darwin, sondern mit der Etablierung der Synthetischen Evolutionstheorie durchgesetzt.

4.2.2 Natürliche Selektion

Während die eben beschriebenen theoretischen Verschiebungen mit Darwin einen vorläufigen Abschluss gefunden haben, nimmt die Diskussion über die Erklärung der natürlichen Historizität durch das Konzept der natürlichen Selektion bei Darwin ihren Anfang. Seine Überlegungen zum Selektionskonzept setzen an, wo die Ursächlichkeit von Form und Telos bei Aristoteles hingeführt hatte: bei menschlichen Artefakten (Sloan 2014). Während Aristoteles von der Natur auf Kunst und Technik schloss, schließt Darwin von Kunst und Technik zurück zur Natur. Bei Darwin deutet sich insofern ein Umkippen im Verhältnis von Natur und Kunst/Technik an. Ein sichtbares Relikt dieser Umkehrung ist Darwins „induktiver“ Schluss von den Erfahrungen der Zuchtpraxis (künstliche Selektion) auf das Wirken einer natürlichen Selektion; ein Schluss, den

Mendel nicht gezogen hat.

Zur Wirkung künstlicher Selektion grenzt Darwin natürliche Selektion vor allem in ihrer Reichweite ab. Das Wirken natürlicher Selektion versteht Darwin als nicht nur theoretisch, sondern faktisch unbegrenzt, während die künstliche Selektion des Menschen durch zahlreiche Mängel unvollständig bleibt: „It may metaphorically be said that natural selection is daily and hourly scrutinising, throughout the world, the slightest variations; rejecting those that are bad, preserving and adding up all that are good; silently and insensibly working, whenever and wherever opportunity offers, at the improvement of each organic being in relation to its organic and inorganic conditions of life.“ (Darwin 1876, 65 ff.) In der Übertragung von künstlicher auf natürliche Selektion unternimmt Darwin eine Infinitesimalisierung des Selektionsprinzips. Diese mathematische Analogie stiftet Evidenz für ein allmächtiges Selektionsprinzip. Die Angemessenheit einer solchen Analogisierung bleibt bei Darwin nicht nur unbefragt, sondern wird zur Voraussetzung für die Effektivität des Prinzips. Er geht davon aus, dass eine lückenlose, maximal nuancierte Selektion ein (ökonomisch) besseres Prinzip darstellt als die künstliche Selektion. Erstaunlich ist, dass Darwin zwar einerseits von einem „struggle for life“ spricht, welcher eine notwendige Voraussetzung seiner Argumentation ist, andererseits aber immer wieder den verbessernden und bewahrenden Effekt natürlicher Selektion betont. Die Gefahren eines selektionsbedingten Wettrüstens sind bei Darwin noch nicht mitgedacht, wenngleich er die evolutionäre Eigendynamik eines Überbietungswettbewerbs am Beispiel sexueller Selektion bereits thematisiert, um die Entstehung von Merkmalen zu erklären, die zunächst keinen Überlebensvorteil bieten (wie der berühmte Pfauenschwanz). Die Maximierung des Selektionsprinzips stellt keine Hürde für seine Argumentation dar. Dies ist darauf zurückzuführen, dass Darwin eine objektive Unterscheidung von guten und schlechten Anpassungen behauptet. Der normative Standpunkt einer solchen Unterscheidung ist aus heutiger Sicht fragwürdig.

Die teleologischen Referenzen, die sich in früheren Phasen der Überlegungen Darwins noch nachweisen lassen (Sloan 2014), wurden im Laufe der Textgenese bis zum „Ursprung der Arten“ nach und nach reduziert und von einem naturalisierten Schöpfergott bzw. Demiurgen auf die Natur selbst übertragen. Dennoch sind in Darwins Stil Elemente erhalten geblieben, die daran zweifeln lassen, dass Darwin natürliche Selektion als vollkommen ateleologisches Prinzip gedacht hat. Diese Reduktion der teleologischen Zuschreibungen läuft bei Darwin in die gleiche Richtung wie sein zunehmender Skeptizismus bzgl. einer höheren (göttlichen) Macht.

Darwin spielt so wenigstens zwei Rollen. In einer Sorte von Textstellen ist er der emphatische Beobachter und Dokumentator der Fähigkeiten natürlicher Selektion und greift stilistisch zur Hymne: „Can we wonder, then, that Nature’s productions should be far ‘truer’ in character than man’s productions; that they should be infinitely better adapted to the most complex conditions of life, and should plainly bear the stamp of far higher workmanship?“ (Darwin 1876, S. 65) In

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

der anderen Sorte von Textstellen ist Darwin der nüchterne Wissenschaftler, der eine Unzahl an Fakten heranzieht, um seine Thesen zu exemplifizieren. Die emphatisch aufgeladenen Begriffe von Natur und Selektion werden dann als das Wechselspiel von Naturgesetzen bezeichnet: „it is difficult to avoid personifying the word Nature; but I mean by Nature, only the aggregate action and product of many natural laws, and by laws the sequence of events as ascertained by us“ (Darwin 1876, S. 63). Darwins Rollenspiele zielen auf unterschiedliche Leserkreise ab und hinterlassen daher einen ambivalenten Eindruck.

Schon Darwins strikte Definition natürlicher Selektion im „Ursprung der Arten“ hat zwei Gesichter: „This preservation of favourable individual differences and variations, and the destruction of those which are injurious, I have called Natural Selection.“ (Darwin 1876, 63) Dabei weist Darwin den beiden Seiten (Bewahrung und Zerstörung) moralische Termini zu: Bewahrt werden die guten Eigenschaften, zerstört die schlechten Eigenschaften von Individuen. Es ist erstaunlich, wie sehr Darwin bereit ist, die natürliche Selektion als eine Auswahl zwischen „good“ und „bad“ zu verstehen. Das Argument Darwins läuft darauf hinaus, dass eine absolute Züchtungspraxis, die jeden kleinsten Unterschied bemerkt, automatisch eine Verbesserung herbeiführt. In dieser Zuspitzung liegt der Keim für Fishers fundamentales Theorem (siehe 5.1.4). Darwin spielt den ökonomischen Charakter seiner Theorie herunter: Darwin kann zwar Selektionseffekte nur im Vergleich zwischen bestimmten Eigenschaften (also relativ) exemplifizieren, aber er stellt die Wirkung derselben als einen Selektionseffekt zum Wohl des Individuums dar. Diese Ambivalenz bekommt einen noch höheren Stellenwert vor dem Hintergrund, dass Darwin in früheren Manuskripten noch eine teleologisch agierende Weisheit wirken ließ (Sloan 2014). Darwin hat diese später abgeschwächt zu einer „Metapher“, die er aber weiterhin benutzt; man möge ihn doch bitte nicht falsch verstehen.

Darwins Haltung zur Rolle natürlicher Selektion ist missverständlich. Einerseits beschrieb er bestimmte Eigenschaften des ökonomischen Kalküls in theologischen Metaphern (wie Allgegenwärtigkeit, aber auch Subtilität), andererseits wies er die damit angedeuteten Geltungsansprüche zurück, indem er auf den metaphorischen Status dieser Zuschreibungen verwies. Einerseits weist Darwin seinen eigenen Terminus „natürliche Selektion“ als wissenschaftlich gesprochen „falsch“ zurück (Sloan 2014), andererseits rückt er nicht von ihm ab. Beruht Darwins Missverständlichkeit nur darauf, dass er keine mathematische Theorie formulieren kann und wenige Experimente anführen kann? Oder ist der hybride Charakter der Selektion bei Darwin ein notwendiger Aspekt seiner Konzeption? Darwins formale Zugeständnisse an seine Kritiker könnten paradoxerweise dazu geführt haben, dass die vermeintlich rein metaphorischen Formulierungen von vielen weniger kritisch gelesen, aber doch rezipiert und weitergegeben wurden. Gerade in den als metaphorisch markierten Passagen finden sich universelle Erklärungsansprüche, welche die Allgemeingültigkeit des Selektionsprinzips manifestieren. Dabei kommt es zu

explanatorischen Sprüngen von gut belegten Beispielen zu allgemeinen Prinzipien, die Darwin in Form von evolutionären und adaptiven Szenarien plausibel macht. Darwin folgert also nicht (induktiv) von Fakten auf allgemeine Regeln, sondern (abduktiv) von Indizien auf Hypothesen.

Diese Bewegung vom Konkreten ins Imaginäre trägt dann doch die Züge des Transzendenten, die Richards (2002) als eine romantische Neigung Darwins benannt hat. Gleichwohl ist auch richtig, dass Darwins Romantik nicht die des deutschen Idealismus (Ruse 2004), sondern eher eines britischen (ökonomischen) Liberalismus ist. Natürliche Selektion verkörpert diese ökonomische Romantik Darwins als *das universelle Prinzip einer romantischen Ökonomie*, die das Gute bzw. Beste aus allen Situationen hervorzubringen vermag. Dass Darwin später das Konzept „natürliche Selektion“ gerne in „natürliche Bewahrung“ (preservation) umbenannt hätte (Sloan 2014), ist um so erstaunlicher, weil der hypothetische Vorgang der Auswahl selbst einen diskriminierenden bis eliminierenden Charakter hat. Darwin fokussiert sich auf die Bewahrung „guter Eigenschaften“ und nicht auf die Auslöschung von Individuen mit „schlechten Eigenschaften“. Obwohl zwei Seiten einer Medaille ausgedrückt sind und zwischen diesen ein Zusammenhang behauptet wird, favorisiert Darwin rhetorisch den bewahrenden und verbessernden Charakter der Selektion. Aus heutiger Sicht sei die Frage gestellt: Ist es notwendig, dass wir die Bewahrung „guter Eigenschaften“ qua Selektion mit der Auslöschung „schlechter Eigenschaften“ gleichsetzen? Geht das eine mit dem anderen notwendig einher? In der hybriden Konzeption der Darwinischen Selektion spielen solche Fragen keine Rolle.

Obwohl aus manchen Formulierungen die Allgegenwärtigkeit des Darwinschen Selektionsprinzips selbst unmissverständlich hervorgeht, hat er zur Erklärung der Direktionalität evolutionärer Veränderung sehr wohl auch andere Faktoren einbezogen: „We have good reason to believe [...] that changes in the conditions of life give a tendency to increased variability; and in the foregoing cases the conditions have changed, and this would manifestly be favourable to natural selection, by affording a better chance of the occurrence of profitable variations. Unless such occur, natural selection can do nothing. Under the term of ‚variations‘ it must never be forgotten that mere individual differences are included.“ (Darwin 1876, S. 64)

Die direktionale Rolle von Variabilität hat Darwin in seinem später erschienenen Buch zur „Variation der Tiere und Pflanzen unter Domestikation“ deutlich stärker thematisiert (siehe unten) und das Verhältnis von Variabilität (ihren Ursachen und Gesetzen) und Selektion genauer betrachtet. Diese Betrachtungen sind jedoch nicht das Ergebnis von Darwins Reaktion auf die wissenschaftliche Rezeption seines Buches, sondern waren in seinen vorherigen Manuskripten bereits wesentlich ausgearbeitet. Es ist davon auszugehen, dass diese Aspekte im „Ursprung der Arten“ zu kurz kamen und erst in den späteren Werken ausführlicher behandelt werden konnten. Im Zuge dieser Weiterführung hat sich auch die Rolle natürlicher Selektion verändert.

Ähnlich wie schon im „Ursprung der Arten“ betont Darwin, dass die Macht künstlicher wie

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

natürlicher Selektion von der zur Verfügung stehenden Variabilität abhängig ist: „The power of Selection, whether exercised by man, or brought into play under nature through the struggle for existence and the consequent survival of the fittest, absolutely depends on the variability of organic beings. Without variability nothing can be effected; slight individual differences, however, suffice for the work, and are probably the chief or sole means in the production of new species. Hence our discussion on the causes and laws of variability ought in strict order to have preceded the present subject, as well as inheritance, crossing, etc.; but practically the present arrangement has been found the most convenient.“ (Darwin 1875a, S. 176)

Darwin ordnet das Selektionskonzept also nicht nur methodologisch, sondern auch explanatorisch dem Variabilitätskonzept nach. Darwin lässt in einer Vielzahl von Beispielen offen, welchen Anteil natürliche Selektion an Anpassungsprozessen hat. Er diskutiert vor allem Befunde aus der Zuchtpraxis und macht deutlich, dass seine Überlegungen auch auf natürliche Anpassungsprozesse übertragen werden sollen. Weiterhin stellt Darwin Bezüge zwischen Lebensbedingungen, Anpassung der Individuen und Einflüssen auf die Nachkommen her: „With respect to the influence of the conditions of life on any two breeds which are allowed to cross freely, unless both are indigenous and have long been accustomed to the country where they live, they will, in all probability, be unequally affected by the conditions, and this will modify the result. Even with indigenous breeds, it will rarely or never occur that both are equally well adapted to the surrounding circumstances; more especially when permitted to roam freely, and not carefully tended, as is generally the case with breeds allowed to cross. As a consequence of this, natural selection will to a certain extent come into action, and the best fitted will survive, and this will aid in determining the ultimate character of the commingled body.“ (Darwin 1875a, S. 67) Selektionsprozesse nehmen in einem komplexen Kausalnexus eine vereinfachende Funktion ein, deren Rolle für die Anpassung ist aber in diesem Beispiel marginal. Entscheidend ist vielmehr, dass natürliche Selektion bereits unterschiedlich angepasste Individuen vorfindet und nun eine Auswahl trifft.

Dieses Szenario für sich betrachtet gibt noch keinen Anlass daran zu zweifeln, dass Darwin ein Panselektionist war. Am Beispiel der Zahl der Nachkommen unterscheidet Darwin selektionstheoretisch und nicht selektionstheoretisch begründbare Ursachen der Fruchtbarkeit: „In some cases, as with the pig, rabbit, etc., and with those plants which are valued for their seed, the direct selection of the more fertile individuals has probably much increased their fertility; and in all cases this may have occurred indirectly, from the better chance of some of the numerous offspring from the more fertile individuals having been preserved. But with cats, ferrets, and dogs, and with plants like carrots, cabbages, and asparagus, which are not valued for their prolificacy, selection can have played only a subordinate part; and their increased fertility must be attributed to the more favourable conditions of life under which they have long existed.“ (Darwin

1875a, S. 91) Die Fruchtbarkeit wird also im einen Falle auf das Wirken künstlicher Selektion, im anderen auf die Lebensbedingungen selbst (und nicht natürliche Selektion) zurückgeführt. Umgekehrt hat Selektion bei der Erklärung zum Entstehen von Sterilität im Pflanzenreich eine verstärkende, nicht aber die primäre Ursache: „the high degree of sterility which often accompanies the doubling of flowers, or an excessive development of fruit, seldom supervenes at once. An incipient tendency is observed, and continued selection completes the result.“ (Darwin 1875a, S. 155) Natürliche Selektion muss weder das einzige Erklärungsprinzip noch das richtungsweisende Prinzip sein. Doch welche anderen Faktoren stehen mit dem Selektionskonzept in (explanatorischer) Konkurrenz?

Darwin unterscheidet grundsätzlich zwischen den besonderen Ursachen einer bestimmten Variation und den Wirkungen der künstlichen oder natürlichen Selektion: „The action of changed conditions, whether leading to definite or indefinite results, is a totally distinct consideration from the effects of selection; for selection depends on the preservation by man of certain individuals, or on their survival under various and complex natural circumstances, and has no relation whatever to the primary cause of each particular variation.“ (Darwin 1875a, S. 261) Die primären Gründe für Variation sind also nicht mit Hilfe des Selektionsprinzips erklärbar. Daraus ergibt sich eine explanatorische Unklarheit, weil bei der Bewertung von Anpassungserscheinungen nicht immer klar ist, worauf diese nun beruhen. Mehr als einmal thematisiert Darwin eine „difficulty of distinguishing between the effects of natural selection and the definite action of external conditions“ (Darwin 1875a, S. 261). Dabei sind auch Fälle denkbar, in denen Selektion überhaupt keine Rolle spielen kann: „there can be little doubt that our domesticated animals have been modified, independently of the increased or lessened use of parts, by the conditions to which they have been subjected, without the aid of selection.“ (Darwin 1875a, S. 268) In vielen Fällen kann eine endgültige Erklärung nach Ansicht Darwins nicht gegeben werden: „But in many cases it is most difficult to distinguish between the definite result of changed conditions, and the accumulation through natural selection of indefinite variations which have prove serviceable.“ (Darwin 1875a, S. 281)

Die Umwelteinflüsse auf die Organisation und die Akkumulation von vorteilhaften Veränderungen der Organisation stehen in einem explanatorischen Konkurrenzverhältnis: „it is very difficult to distinguish between the effects of long-continued selection and those which follow from the increased action of the part, or directly from some other cause“ (Darwin 1875a, S. 286) Nicht nur Einflüsse der Lebensbedingungen, sondern auch die Verhaltensweisen der Lebewesen selbst werden zu einem möglichen erklärenden Faktor: „How much of these changes ought to be attributed to mere habit, and how much to the selection of individuals which have varied in the desired manner, irrespectively of the special circumstances under which they have been kept, can seldom be told.“ (Darwin 1875a, S. 293) Während Darwin bei der Bewertung

4 *Phylo- und ontogenetische Evolution*

der Einzelfälle auffallend häufig auf unsere Unfähigkeit, Anpassungserscheinungen zu erklären, verweist, zweifelt er nicht daran, dass eine (wie auch immer geartete) Kombination dieser explanatorischen Prinzipien ihre Rolle erfüllen können: „We need not, however, doubt that under nature new races and new species would become adapted to widely different climates, by variation, aided by habit, and regulated by natural selection.“ (Darwin 1875a, S. 305) Angesichts von Umweltveränderungen steht die natürliche Selektion also gegenüber anderen Prinzipien der Variation und deren Beeinflussung durch das Verhalten an einer regulierenden Position in Darwins evolutionärem Erklärungsschema.

In diesem Schema steht die Organisation selbst an einer unerwartet zentralen Stellung: „The organisation or constitution of the being which is acted on, is generally a much more important element than the nature of the changed conditions, in determining the nature of the variation.“ (Darwin 1875a, S. 282) Insbesondere die Effekte künstlicher Selektion bringen eine Plastizität der Organisation ans Licht, welche deren Rolle für Anpassungserscheinungen noch wichtiger macht: „As almost every part of the organisation becomes highly variable under domestication, and as variations are easily selected both consciously and unconsciously, it is very difficult to distinguish between the effects of the selection of indefinite variations and the direct action of the conditions of life.“ (Darwin 1875a, S. 414)

An zwei ausführlicher behandelten Beispielen wird deutlich, wie Darwin die verschiedenen Erklärungsprinzipien kombiniert. An einer Stelle etwa diskutiert er die (auch von Weismann später noch zugestandene) Irrelevanz des Selektionsprinzips bei der allmählichen Reduktion funktionslos gewordener Organe: „How then can the further reduction of an already somewhat reduced part be effected? That this has occurred repeatedly under Nature is shown by the many gradations which exist between organs in a perfect state and the merest vestiges of them. Mr. Romanes has, I think, thrown much light on this difficult problem. His view, as far as it can be given in a few words, is as follows: all parts are somewhat variable and fluctuate in size round an average point. Now, when a part has already begun from any cause to decrease, it is very improbable that the variations should be as great in the direction of increase as of diminution; for its previous reduction shows that circumstances have not been favourable for its development; whilst there is nothing to check variations in the opposite direction. If this be so, the long continued crossing of many individuals furnished with an organ which fluctuates in a greater degree towards decrease than towards increase, will slowly but steadily lead to its diminution. With respect to the complete and absolute abortion of a part, a distinct principle, which will be discussed in the chapter on pangenesis, probably comes into action.“ (Darwin 1875a, S. 308 f.) Eine Kombination aus natürlicher Variabilität, fehlender Selektion zur Erhaltung des relevanten Körperteils und der Kreuzung mit anderen Individuen, die derselben Entwicklung unterliegen, erklärt die allmähliche Reduktion. Selektion ist bisweilen nicht nur blind, sondern auch macht-

los.

Darwins Szenarien behandeln nicht nur Fälle, in denen Selektion nicht mehr wirken kann, weil sie nichts mehr regulieren kann. Er stellt auch Fälle zur Diskussion, in denen es um graduelle Anpassungsprozesse geht und von denen heute viele sagen würden, dass sie alleine selektionstheoretisch erklärbar sind: „Although natural selection would thus tend to give to the male elk its present structure, yet it is probable that the inherited effects of use, and of the mutual action of part on part, have been equally or more important. As the horns gradually increased in weight the muscles of the neck, with the bones to which they are attached, would increase in size and strength; and these parts would react on the body and legs. Nor must we overlook the fact that certain parts of the skull and the extremities would, judging by analogy, tend from the first to vary in a correlated manner. The increased weight of the horns would also act directly on the skull, in the same manner as when one bone is removed in the leg of a dog, the other bone, which has to carry the whole weight of the body, increases in thickness. But from the fact given with respect to horned and hornless cattle, it is probable that the horns and skull would immediately act on each other through the principle of correlation. Lastly, the growth and subsequent wear and tear of the augmented muscles and bones would require an increased supply of blood, and consequently increased supply of food; and this again would require increased powers of mastication, digestion, respiration, and excretion.“ (Darwin 1875a, S. 328) Die Erklärung der heutigen Form eines Lebewesens muss laut Darwin in der Lage sein, nicht nur eine Optimierungsleistung, sondern auch eine komplexe Abstimmungsleistung zwischen verschiedenen Aspekten der Organisation zu leisten. Hierbei sind Korrelationen des Wachstums und der Organisation zu berücksichtigen. Darwin ist nicht der Ansicht, dass derartig komplexe Aufgaben alleine durch das Wirken natürlicher Selektion zu erklären sind. Diese Einschränkungen der explanatorischen Rolle natürlicher Selektion stehen in einem ungeklärten Verhältnis zu Darwins selektionstheoretischem Optimismus, den er bei der Erklärung anderer evolutionärer Szenarien (wie etwa der Evolution des Auges) gezeigt hatte. Die Ambivalenz Darwins hat in den postdarwinschen Debatten am Ende des 19. Jahrhunderts zu denkbar gegensätzlichen Positionen geführt, die von der sog. Allbis zur Ohnmacht natürlicher Selektion reichten (siehe 4.3).

Zusammengefasst lässt sich sagen, dass Darwin an der universellen Gültigkeit seines Selektionsprinzips nicht zweifelte, dass er gleichwohl aber auch nicht an die universelle Erklärungsmacht des Selektionsprinzips glaubte. Für Darwin unterliegt jede noch so kleine Differenz in der Organisation zwischen Individuen dem Zugriff natürlicher Selektion. Aber natürliche Selektion kann nicht die Entstehung dieser Differenzen und die Entwicklung der gesamten Organisation erklären. Darwins Haltung zur explanatorischen Rolle natürlicher Selektion lässt sich daher wie folgt zusammenfassen: „Natürliche Selektion tut, was sie kann.“ Darwins Schriften stellen immer wieder die Frage: Was kann sie, was kann sie nicht? Viele seiner darwinistischen Nach-

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

folger (wie Alfred Wallace, Thomas Huxley, August Weismann oder Ernst Haeckel) waren sich „ihrer“ Sache (der Selektionstheorie) viel sicherer als Darwin und traten für eine Aktualisierung und Extension des Selektionsprinzips auf andere Themenfelder (wie Vererbung und Entwicklung) ein. Daneben gab es aber ebenso eine Gruppe von evolutionstheoretischen Nachfolgern, die dem universellen Erklärungsanspruch des Selektionsprinzips gegenüber skeptischer wurden, bis es Anfang des 20. Jahrhundert (auch unter dem Einfluss der frühen Genetik) in eine grundlegende Krise geriet, aus der erst die Populationsgenetik grundlegend heraushalf (siehe 5.1). Hoch- und Tiefphasen in der Anerkennung des Konzeptes haben einander ebenso abgewechselt wie das Ausmaß an Polarisierung zwischen Befürwortern und Kritikern. Für eine ausgereifte Theorie sind derartige Schwankungen untypisch. Wir werden am Beispiel Waddingtons sehen, dass Begriffsklärungen entscheidend sind, um die Bedeutung natürlicher Selektion differenzierter bewerten zu können (siehe 5.2.3).

4.2.3 Darwins Vererbungsgesetze

Darwins Pangenestheorie war keine Vererbungstheorie. Zur Kontrastierung zwischen Pangenese (siehe 4.2.5) und Vererbung hilft eine Betrachtung seiner Vererbungsgesetze. Darwin unterscheidet drei Typen von Kontrolle bzw. Regulation („checks“) der Vererbung: „The checks to inheritance, as far as we know them, are, firstly, circumstances hostile to the particular character in question; secondly, conditions of life incessantly inducing fresh variability; and lastly, the crossing of distinct varieties during some previous generation, together with reversion or atavism - that is the tendency in the child to resemble its grand-parents or more remote ancestors instead of its immediate parents.“ (Darwin 1875b, S. 473) Vererbung ist also die Vererbung von Variationen. Die Lebensbedingungen können im Allgemeinen neue Variabilität hervorrufen, besondere Lebensumstände erleichtern spezifische Variationen. Vererbung wird durch Variabilität kontrolliert, nicht umgekehrt. Im Vergleich zu Darwins Ansichten ist Variabilität im genetischen Paradigma auf eine Eigenschaft der Vererbung reduziert worden. In Darwins Schriften spielen Kreuzung und Rückschlag selbst eine progressive bzw. regressiv Rolle bei der Vererbung. Der Vererbungs-begriff ist im Wesentlichen an den Phänomenen der Vererbung orientiert. Über kausale Zusammenhänge macht Darwin keine eindeutigen Aussagen. Stattdessen fasst er die Phänomene der Vererbung in fünf Gesetzen zusammen (Darwin 1875a, S. 61):

1. „Firstly, a tendency in every character, new and old, to be transmitted by seminal and bud generation, though often counteracted by various known and unknown cases.“
2. „Secondly, reversion or atavism, which depends on transmission and development being distinct powers: it acts in various degrees and manners through both seminal and bud generation.“

3. „Thirdly, prepotency of transmission, which may be confined to one sex, or be common to both sexes.“
4. „Fourthly, transmission, as limited by sex, generally to the same sex in which the inherited character first appeared; and this in many, probably most cases, depends on the new character having first appeared at a rather late period of life.“
5. „Fifthly, inheritance at corresponding periods of life, with some tendency to the earlier development of the inherited character.“

Diese fünf Gesetze spiegeln den Forschungsstand seiner Zeit, Darwins eigene Theoriebildung und pangenetische Annahmen wider. Aus heutiger Sicht fallen eine Reihe von Punkten auf, die Nähe und Distanz zwischen Darwins Vererbungsgesetzen, klassischer und molekularer Genetik markieren: Darwin behandelt die Frage der Erbllichkeit eines Merkmals nicht als distinkt entscheidbare, es gibt bei ihm kein Entweder-oder, sondern eine *Tendenz zur Erbllichkeit aller Merkmale*: „the real surprise is [...] not that a character would be inherited, but that any should ever fail to be inherited“ (Darwin 1875b, S. 446). Die Unterscheidung zwischen erblichen und nicht-erblichen Merkmalen ist bei Darwin zwar angelegt: „It is obvious that a variation which is not inherited throws no light on the derivation of species“ (Darwin 1875b, S. 445). Im Allgemeinen geht er aber davon aus, dass die Erbllichkeit selbst im Falle kurioser Erscheinungen die Regel ist: „the evidence of inheritance is more striking when we consider the reappearance of trifling peculiarities“ (Darwin 1875b, S. 450). So hält er etwa zum Auge fest: „there is not one single faculty of the eye which is not subject to anomalies; and not one which is not subjected to the principle of inheritance“ (Darwin 1875b, S. 454). Insgesamt ist Vererbung bei Darwin selbst adaptiver Natur und steht damit in explanatorischer Konkurrenz zu Selektionsprozessen. Die bloße Erscheinung einer eigentümlichen Besonderheit ist noch kein sicheres Kriterium für dessen Erbllichkeit: „When a new peculiarity first appears, we can never predict whether it will be inherited.“ (Darwin 1875b, S. 460) Darum stellt sich bei Darwin die Frage, welche Aspekte die Tendenz der Erbllichkeit von Eigenschaften beeinflussen können. Darüber hinaus dachte Darwin Erbllichkeit ähnlich wie Blumenbach geschlechtsspezifisch (viertes Gesetz). Darwin hielt geschlechtsspezifische Vererbung für den Normalfall; eine Ähnlichkeit mit Schelling, für den die Existenz zweier (antagonistischer) Geschlechter Ausdruck der Polarität der Natur war. Eine echte Vererbungssubstanz ist bei Darwin noch keine theoretische Option. Darwin unterscheidet zwar Transmission und Entwicklung (zweites Gesetz), fasst aber die nachträgliche (insofern epi-genetische) Erscheinung von erblichen Merkmalen als ein eigenes (fünftes) Gesetz. Insgesamt versucht Darwin, die empirischen Befunde in ihrer phänomenalen Vielfalt auf einige Kernaussagen zu bringen, der gesetzmäßige Anspruch ist dabei hoch gegriffen. Darwin

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

legt ein Kompendium von Beobachtungstatsachen vor, deren Erklärung noch aussteht.

Ein zweiter Blick auf Darwins Vererbungsgesetze zeigt auch Aspekte mendelscher Vererbung: Darwin war sowohl eine Uniformitätsregel im Sinne Mendels als auch das „Verschwinden“ und „Wiedererscheinen“ von Merkmalen bekannt. Er hat diese phänomenalen Eigenschaften der mendelschen Vererbung zwar nicht als ein quantitatives Phänomen betrachtet, aber die Vorstellung einer Kombination der Merkmale war ihm geläufig. Dies ist nicht verwunderlich, weil Darwin seine Vererbungsgesetze (in „Variation unter Domestikation“, 1868) in denselben Jahren wie Mendel seine Untersuchungen (1865/1869) veröffentlicht hat, also in Kenntnis des selben Forschungsstandes. Darüber hinaus hat Darwin auch selbst Kreuzungsversuche unternommen und diesen ein eigenes Buch gewidmet (siehe unten). Verglichen mit Darwins Vererbungsgesetzen ist Mendels Untersuchung beschränkter in ihrem Erklärungsanspruch und kommt nicht zu wesentlich neuen empirischen Ergebnissen. Mendels Arbeit zeichnet sich durch methodische Innovation und theoretische Klarheit aus, weil Mendel die verschiedenen Vererbungsphänomene unter einer einheitlichen Perspektive und Notation behandelt hat. Aus diesen Gründen könnte Darwin die Untersuchungen Mendels, die angeblich ungeöffnet auf seinem Schreibtisch gelegen haben, also auch gelesen haben. Die Bedeutung der Arbeiten Mendels besteht mehr in ihrer methodologischen und theoretischen Perspektive, weniger in einer empirischen Sensation. Aus Sicht Darwins hätten Mendels Ergebnisse darum vermutlich eine weitere Bestätigung seiner Ansichten geliefert. Vielleicht hätte Darwin Mendels Aufsatz aufgrund der Gründlichkeit der Untersuchung in seinen Diskussionen zur Hybriden und Vererbung zitiert. Vielleicht wäre Darwin auch von der mathematisierbaren Regelmäßigkeit der Effekte beeindruckt gewesen. Mendel hat aber im Gegensatz zu Darwin nicht versucht, eine Vererbungstheorie zu formulieren (siehe 3.4). Darwin wiederum hielt die Uniformität nicht nur für ein Charakteristikum der ersten Generation, sondern der Vererbung über mehrere Generationen: „when individuals of the same variety, or even of a distinct variety, are allowed freely to intercross, uniformity of character is ultimately acquired. Some few characters, however, are incapable of fusion, but these are unimportant, as they are often of a semi-monstrous nature, and have suddenly appeared.“ (Darwin 1875a, S. 157) Darwin war sich einiger Ausnahmen bewusst. Da nicht einmal Mendel selbst eine partikuläre Vererbung im Allgemeinen behauptete, wäre auch Darwin nicht in seinen Ansichten erschüttert worden. An der Formulierung seiner Vererbungsgesetze oder seiner Pangenese-Hypothese hätten Mendels Untersuchungen vermutlich nichts geändert. Zu ähnlichen Ansicht kamen auch schon Autoren zur Zeit der Wiederentdeckung Mendels: „Darwin was acquainted with a much larger range of Mendelian factors than Mendel himself.“ (Cook 1908).

Dem Stand der Hybridforschung widmet sich Darwin in „Variation der Tiere und Pflanzen“ ebenfalls ausführlich und schreibt später ein eigenes Buch zu „Effekten von Kreuzung und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich“. Dort kommt er wieder auf lamarcksche Vererbung zurück

und verarbeitet diese im Rahmen seiner Theoriebildung. Darwin vertrat seinen eigenen Neolamarckismus: „It is obvious that the exposure of two sets of plants during several generations to different conditions can lead to no beneficial results, as far as crossing is concerned, unless their sexual elements are thus affected. That every organism is acted on to a certain extent by a change in its environment, will not, I presume, be disputed. It is hardly necessary to advance evidence on this head; we can perceive the difference between individual plants of the same species which have grown in somewhat more shady or sunny, dry or damp places. Plants which have been propagated for some generations under different climates or at different seasons of the year transmit different constitutions to their seedlings. Under such circumstances, the chemical constitution of their fluids and the nature of their tissues are often modified. Many other such facts could be adduced. In short, every alteration in the function of a part is probably connected with some corresponding, though often quite imperceptible change in structure or composition.“ (Darwin 1878, S. 451) Die Korrelationen erworbener und erblicher Veränderungen führen zur Ausbildung neuer Eigenschaften. Umweltbedingungen werden laut Darwin nicht direkt weitergegeben und die Modi der Weitergabe erworbener Veränderungen bleiben offen. Bei Darwin ist deutlich zwischen dem Faktum neolamarckistischer Phänomene und deren Erklärung zu unterscheiden. Dass auch Darwin auf physikochemische Erklärungen zurückgreift, ist womöglich mit seiner Rezeption der lamarckschen Schriften zu erklären.

Darwin geht auch auf spezifische Unterschiede im Kreuzungsverhalten und Umwelteinflüsse auf die Reproduktionsorgane ein: „I have attempted to show that with plants growing naturally in the same district, except in the unusual case of each individual being surrounded by exactly the same proportional numbers of other species having certain powers of absorption, each will be subjected to slightly different conditions. This does not apply to the individuals of the same species when cultivated in cleared ground in the same garden. But if their flowers are visited by insects, they will intercross; and this will give to their sexual elements during a considerable number of generations a sufficient amount of differentiation for a cross to be beneficial. Moreover, seeds are frequently exchanged or procured from other gardens having a different kind of soil; and the individuals of the same cultivated species will thus be subjected to a change of conditions. If the flowers are not visited by our native insects, or very rarely so, as in the case of the common and sweet pea, and apparently in that of the tobacco when kept in a hothouse, any differentiation in the sexual elements caused by intercrosses will tend to disappear. This appears to have occurred with the plants just mentioned, for they were not benefited by being crossed one with another, though they were greatly benefited by a cross with a fresh stock.“ (Darwin 1878, S. 457)

Darwin hat ähnliche Versuche wie Mendel mit der Erbse (und anderen Pflanzen) gemacht. Seine Beobachtung, dass durch Kreuzung entstehende Hybride („differentiation in the sexual

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

elements caused by intercrosses“) unter kontrollierten Bedingungen bei weiteren Kreuzungen wieder verschwinden („will tend to disappear“), deckt sich mit Mendels Thesen zur weiteren Entwicklung der Hybriden über mehrere Generationen (siehe 3.4.3). Was in einem späteren Abschnitt als Mendels „vierte Regel“ bezeichnet wurde, ist auch in Darwins Kreuzungsversuchen gezeigt. Dabei behandelt Darwin in seinen Kreuzungsversuchen Fragen der Entwicklung, Vererbung und der Umwelteinflüsse noch gemeinsam. So kann er sich mit den großen Zusammenhängen auseinandersetzen. Darwins Ansatz ist auch hier an den Phänomenen orientiert, die Effekte von Entwicklung, Vererbung und Umwelt werden analytisch nicht vollständig zergliedert.

In „Variation der Tiere und Pflanzen“ geht Darwin auch auf das Verhältnis von Fluiden und Variabilität ein: „In the case of animals the want of a proper amount of exercise, as Bechstein remarked, has perhaps played, independently of the direct effects of the disuse of any particular organ, an important part in causing variability. We can see in a vague manner that, when the organised and nutrient fluids of the body are not used during growth, or by the wear and tear of the tissues, they will be in excess; and as growth, nutrition, and reproduction are intimately allied processes, this superfluity might disturb the due and proper action of the reproductive organs, and consequently affect the character of the future offspring. But it may be argued that neither an excess of food nor a superfluity in the organised fluids of the body necessarily induces variability.“ (Darwin 1875a, S. 245) Darwin neigt in diesem Kontext ähnlich wie Lamarck zu einer physikochemischen Erklärung, um verhaltensbedingte Veränderungen in den reproduktiven Organen zu erklären. Der unterstellte Einfluss der Körpersäfte auf die Variabilität macht deutlich, dass Darwin keine prinzipielle Abschottung des Vererbungssystems angenommen hat.

Sterilität ist für Darwin das Ergebnis zweier verschiedener Kausalketten: „We thus have a long series with absolute sterility at the two ends; - at one end due to the sexual elements not having been sufficiently differentiated, and at the other end to their having been differentiated in too great a degree, or in some peculiar manner. [...] We do not know what is the nature or degree of the differentiation in the sexual elements which is favourable for union, and what is injurious for union, as in the case of distinct species. We cannot say why the individuals of certain species profit greatly, and others very little by being crossed.“ (Darwin 1878, S. 462) Sterilität kann sowohl das Ergebnis von zu großer Nähe als auch Distanz der sexuellen Elementen sein. Aus seinen Beobachtungen leitet Darwin Ratschläge für die Zuchtpraxis ab: „He therefore who wishes to pair closely related animals ought to keep them under conditions as different as possible.“ (Darwin 1878, S. 463) Die Kombination aus Selbstbefruchtung und gleichen Umweltbedingungen vergrößert das Risiko der Sterilität beträchtlich. Wenn also die zu Sterilität neigende Selbstbefruchtung vorgenommen wird, sollten wenigstens die Umweltbedingungen variieren.

Zur Hybridisierung zieht Darwin folgende Schlüsse: „I have not met with any case of complete sterility in self-fertilised seedlings, as is so common with hybrids. [...] The offspring from a union between plants of the same form are more or less sterile, like hybrids, and have their pollen in a more or less aborted condition; and some of the seedlings are as barren and as dwarfed as the most barren hybrid.“ (Darwin 1878, S. 471 f.) Aus Darwins Sicht führen also sowohl die Bildung von Hybriden verschiedener Arten als auch Selbstbefruchtungen rasch zu Sterilität. Zwischen diesen beiden Extremen bahnt seine Argumentation einen Mittelweg, der sowohl die Konstanz als auch Wandelbarkeit der Arten erklären kann. Es gibt ein Maß an Homogenität und Heterogenität, das für die Entwicklung der Pflanzen (und Tiere) schädlich ist, diese steril macht, und folglich in evolutionäre Sackgassen führen muss. Ohne den Einfluss der Umwelt bei der Differenzierung der sexuellen Elemente würden die Arten also an Sterilität zu Grunde gehen. Dabei zeigt sich Darwin überaus begeistert von der spezifischen Responsivität der sexuellen Elemente: „There is hardly anything more wonderful in nature than the sensitiveness of the sexual elements to external influences, and the delicacy of their affinities. We see this in slight changes in the conditions of life being favourable to the fertility and vigour of the parents, while certain other and not great changes cause them to be quite sterile without any apparent injury to their health. We see how sensitive the sexual elements of those plants must be, which are completely sterile with their own pollen, but are fertile with that of any other individual of the same species. Such plants become either more or less self-sterile if subjected to changed conditions, although the change may be far from great. [...] There can be no doubt that the sterility of distinct species when first crossed, and of their hybrid offspring, depends exclusively on the nature or affinities of their sexual elements.“ (Darwin 1878, S. 472) In den sexuellen Elementen muss vorliegen, was die Sterilität der Hybriden erklärt.

Aus seinen Beobachtungen zieht Darwin Schlüsse, die für seine Theoriebildung von allgemeiner Bedeutung sind: „Bearing in mind what has just been said on the extreme sensitiveness and delicate affinities of the reproductive system, why should we feel any surprise at the sexual elements of those forms, which we call species, having been differentiated in such a manner that they are incapable or only feebly capable of acting on one another? We know that species have generally lived under the same conditions, and have retained their own proper characters, for a much longer period than varieties. [...] with the two great classes of cases before us, namely, those relating to the self-fertilisation and cross-fertilisation of the individuals of the same species, and those relating to the illegitimate and legitimate unions of heterostyled plants, it is quite unjustifiable to assume that the sterility of species when first crossed and of their hybrid offspring, indicates that they differ in some fundamental manner from the varieties or individuals of the same species.“ (Darwin 1878, S. 473 f.) Darwin versucht die Forschungsfelder der Sterilität und der Hybridforschung zusammenzuführen und die Gemeinsamkeiten zwischen der Entstehung

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

von Sterilität und Hybriden aufzuzeigen. Die Hybridforschung stellt darum auch einen Beitrag zum Verständnis der reproduktiven Isolation der Arten dar. Mendel hingegen galt sie als Beleg für eine allenfalls kulturelle Veränderlichkeit der Arten (siehe 3.4.4).

Darwins Rezeption von Spencers Evolutionstheorie hat einen erstaunlichen Einfluss auf sein Verständnis von Vererbung und Fruchtbarkeit bzw. Sterilität genommen: „It is impossible not to be struck with the double parallelism between the two classes of facts just alluded to. On the one hand, slight changes in the conditions of life, and crosses between slightly modified forms or varieties, are beneficial as far as prolificness and constitutional vigour are concerned. On the other hand, changes in the conditions greater in degree, or of a different nature, and crosses between forms which have been slowly and greatly modified by natural means, - in other words, between species, - are highly injurious, as far as the reproductive system is concerned, and in some few instances as far as constitutional vigour is concerned. Can this parallelism be accidental? Does it not rather indicate some real bond of connection? As a fire goes out unless it be stirred up, so the vital forces are always tending, according to Mr. Herbert Spencer, to a state of equilibrium, unless disturbed and renovated through the action of other forces.“ (Darwin 1875a, S. 161) Darwin sieht also in Anlehnung an Spencer zwei gegensätzliche Prinzipien oder Tendenzen zu Homogenität und Heterogenität in der Natur, die jeweils für sich in die Sterilität führen. Bei Darwin zeigt sich ein Antagonismus widerstreitender Lebenskräfte („vital forces“), der auch bei Schelling angelegt war. Während bei Schelling Evolution und Involution keine real wirkenden Kräfte waren, führen sowohl zu wenig Variation (bei identischen Individuen) als auch zu viel Variation (bei Individuen zweier Arten) bei Darwin dazu, dass eine Kreuzung zwischen diesen Individuen zur Sterilität führt. Die Spezifität dieser Ausbildung von Sterilität sieht Darwin bereits in den Organen zur Reproduktion bzw. den sexuellen Elementen selbst und bezieht sich dabei auf den Hybridforscher Gärtner. Darwin sucht eine Erklärung: „Hence it at one time appeared to me probable, as it has to others, that this sterility might have been acquired through natural selection. [...] In considering the probability of natural selection having come into action in rendering species mutually sterile, one of the greatest difficulties will be found to lie in the existence of many graduated steps from slightly lessened fertility to absolute sterility. [...] After mature reflection it seems to me that this could not have been effected through natural selection.“ (Darwin 1875a, S. 169 ff.) Darwin lehnt eine selektionstheoretische Erklärung ab und wendet sich in diesem Falle einer organisationstheoretischen zu: „As species have not been rendered mutually infertile through the accumulative action of natural selection, and as we may safely conclude, from the previous as well as from other and more general considerations, that they have not been endowed through an act of creation with this quality, we must infer that it has arisen incidentally during their slow formation in connection with other and unknown changes in their organisation.“ (Darwin 1875a, S. 171) Sterilität ist nicht das Produkt natürlicher Selektion,

sondern von unbekanntem Veränderungen der Organisation selbst hervorgerufen.

Auch in anderen Fällen gleicht Darwin die Anpassungsfähigkeit der Organisation gegen selektionstheoretisch begründete Erklärungen von Anpassungen ab: „It should not, however, be overlooked that certain rather strongly marked variations, which no one would rank as mere individual differences, frequently recur owing to a similar organisation being similarly acted on, - of which fact numerous instances could be given with our domestic productions. In such cases, if the varying individual did not actually transmit to its offspring its newly-acquired character, it would undoubtedly transmit to them, as long as the existing conditions remained the same, a still stronger tendency to vary in the same manner. There can also be little doubt that the tendency to vary in the same manner has often been so strong that all the individuals of the same species have been similarly modified without the aid of any form of selection. Or only a third, fifth, or tenth part of the individuals may have been thus affected, of which fact several instances could be given.“ (Darwin 1876, S. 72) Ähnlich wie später Waddington denkt Darwin bereits darüber nach, dass bestimmte Variationen in Reaktion auf bestimmte Umweltbedingungen auftreten, die nicht unbedingt auf die Vererbung der spezifischen Variation, sondern auf die Möglichkeit bzw. Tendenz zur Ausbildung einer solchen Variation hinweist. Nicht die direkte Anpassung, aber die Möglichkeit derselben kann vererbt werden. In diesen Passagen ist nachweisbar, dass Darwin schon über einen eindimensionalen Adaptionismus hinausgegangen ist und sich bisweilen dem annähert, was Waddington das „Überleben der Anpassungsfähigsten“ genannt hat (siehe 5.2.5). Derartige Effekte sind in der modernen Evolutionstheorie zunächst schwer erklärbar und erfordern zumindest ein erweitertes Verständnis von der Plastizität der Entwicklung.

4.2.4 Ursachen und Gesetze der Variation

Das erste Thema, das Darwin im „Ursprung der Arten“ behandelt, beschäftigt sich weder mit der Auflösung der Artgrenzen noch mit künstlicher Selektion, sondern dem, was Darwin als die „Ursachen der Variabilität“ bezeichnet hat. Die eröffnende Position der Thematik im Werk deutet an, wie grundlegend Variabilität und die dabei behandelten Fragen nach Darwins Ansicht sind. Im folgenden soll gezeigt werden, dass Variabilität eine zentrale Voraussetzung für den Ursprung und die graduelle Veränderung der Arten ist. Durch die Frage nach den Ursachen der Variabilität entgeht Darwin darum einer möglichen Mythologisierung natürlicher Variation: Auch Variabilität muss der naturgesetzlichen Erklärung zugänglich sein. Dieser Schritt ist nicht unwichtig. Auch nach Darwin wäre die Fortsetzung einer natürlichen Theologie vorstellbar gewesen, in der an einem transzendenten Ursprung der Variabilität festgehalten, das Vererbungs- und Selektionsgeschehen hingegen naturalistisch erklärt wird. Vertreter der genetischen Selektionstheorie haben dieses Thema später mit dem Konzept vom genetischen Zufall nicht nur monopolisiert,

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

sondern auch eine Kultur der Leugnung explanatorischer Schwächen der Theorie etabliert. Im Gegensatz dazu setzte Darwin auf eine nicht-statistische, nicht-zufällige und nicht-transzendente Erklärung bzgl. der Ursachen der Variabilität; er glaubte an kausale Erklärungen für die Entstehung natürlicher Variationen.

Dies sind die ersten Beobachtungen und Thesen Darwins zur Natur der Variabilität im „Ursprung der Arten“ (Darwin 1876, S. 5 f.):

- Individuen derselben oder einer Sub-Varietät zeigen eine größere Vielfalt bei kultivierten Pflanzen und Tieren als bei nicht-kultivierten Pflanzen. Diese höhere Variabilität führt Darwin auf die Wirkungen der Domestikation zurück.
- Neue Lebensbedingungen müssen für einige Generationen gegeben sein, bevor die Individuen eine signifikante Variabilität zeigen.
- Sobald die Organisation begonnen hat zu variieren, bleibt diese Variation für einige Generationen erhalten.
- Es sind keine Fälle bekannt, nach denen Kultivierung zur Verminderung der Variabilität irgendeiner Variablen führt.

Darwin hält Variabilität selbst für veränderlich. Darwin formuliert ein *Trägheitsgesetz natürlicher Variabilität*: Sowohl das Erscheinen als auch Verblässen von neuen Variationen kann eine Verzögerung um mehrere Generationen aufweisen. Domestikation und Kultivierung können die Variabilität erhöhen. Wenngleich Darwin den Vergleich zwischen natürlicher und domestizierter Variabilität nicht explizit macht, besteht implizit die Möglichkeit, dass Variabilität erhöht werden kann und dass Selektion und Organisation hierbei eine Rolle spielen.

Künstliche Selektion kann die Variabilität nicht per se und ad hoc erhöhen. Darwin betrachtet die Ursachen der Variabilität vor einem epigenetischen Hintergrund. In der ersten Auflage des „Ursprung der Arten“ fragt Darwin danach, zu welchen Zeitpunkten die Ursachen der Variabilität zu verorten sind, und unterscheidet drei Phasen: zum Beginn der Entwicklung, während der frühen und während der späten Entwicklung des Embryos. Darwin lehnt allerdings alle drei Varianten ab, geht explizit vor den Startpunkt der individuellen Entwicklung zurück und vermutet die Ursachen der Variabilität im Reproduktionssystem der vorherigen Generation(en). Im Schritt von der vierten (1866) zur fünften (1869) Auflage des „Ursprung der Arten“ ist diese Argumentation verschwunden; zu jener Zeit also, in welcher Darwin gerade die erste Auflage von „Variation der Tiere und Pflanzen“ verfasste. Darwin ging vermutlich vor seiner erneuten Beschäftigung mit natürlichen und künstlichen Variationen davon aus, dass diese nicht im Laufe der Ontogenese entstehen könne, nahm diese Einschätzung später aber zurück. Belassen blieb

hingegen die Formulierung einer allgemeineren (nach heutiger Lesart ontogenetischen) Regel: „A much more important rule, which I think may be trusted, is that, at whatever period of life a peculiarity first appears, it tends to re-appear in the offspring at a corresponding age, though sometimes earlier.“ (Darwin 1876, S. 13) Darwin ging (vermutlich durch die Formulierung seiner Pangenese-Theorie beeinflusst) dazu über, die Ereignisse während der Ontogenese und in den vorherigen Generation als potentiell erblich anzusehen. Damit legt Darwin auch eine Alternative zu Haeckels metaphysisch aufgeladener Rekapitulationstheorie vor.

In „Variation der Tiere und Pflanzen“ fand Darwin den Raum, auf diese Fragen ausführlicher als im „Ursprung der Arten“ einzugehen:

- Jede Modifikation muss einen spezifischen Grund haben, sie ist nicht zufallsbedingt: „each modification must have its own distinct cause, and is not the result of what we blindly call accident“ (Darwin 1875a, S. 240).
- Variabilität geht nicht notwendig mit Reproduktion einher. Die Umwelteinwirkungen auf das Reproduktionssystem können Variabilität (aber auch Sterilität) erklären. Es gibt also erbliche und nicht erbliche von der Umwelt induzierte Variationen und diese können sich früher oder später in der Entwicklung zeigen: „On the whole it is probable that any cause affecting the organs of reproduction would likewise affect their product, - that is, the offspring thus generated. [...] It is even probable that either the male or female sexual elements, or both, before their union, may be affected in such a manner as to lead to modifications in organs developed at a late period of life; in nearly the same manner as a child may inherit from his father a disease which does not appear until old age.“ (Darwin 1875a, S. 256 f.)
- Jede Variation kann das direkte oder indirekte Ergebnis von veränderten Umweltbedingungen sein: „variations of all kinds and degrees are directly or indirectly caused by the conditions of life to which each being, and more especially its ancestors, have been exposed“ (Darwin 1875a, S. 240 f.).
- Konstante Umweltbedingungen führen langfristig zum Verlust jeglicher Variabilität: „if it were possible to expose all the individuals of a species during many generations to absolutely uniform conditions of life, there would be no variability“ (Darwin 1875a, S. 242).
- Kreuzung kann zur Entstehung neuer Merkmale führen, ist dafür aber nicht notwendig. Ob durch Kreuzung neue Merkmale entstehen oder nur alte Merkmale wiederkehren, ist

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

schwer zu beurteilen: „Although we have not at present sufficient evidence that the crossing of species, which have never been cultivated, leads to the appearance of new characters, this apparently does occur with species which have been already rendered in some degree variable through cultivation. Hence crossing, like any other change in the conditions of life, seems to be an element, probably a potent one, in causing variability. But we seldom have the means of distinguishing, as previously remarked, between the appearance of really new characters and the reappearance of long-lost characters, evoked through the act of crossing.“ (Darwin 1875a, S. 254)

- Wiederholte Kreuzungen zwischen Individuen verschiedener Arten (sog. Bastardbefruchtungen) erhöhen die Diversität der Eigenschaften. Die erste Generation einer hybriden Kreuzung hingegen ist uniform: „When two species or races are crossed, the offspring of the first generation are generally uniform, but those subsequently produced display an almost infinite diversity of character. He who wishes, says Kölreuter, to obtain an endless number of varieties from hybrids should cross and recross them.“ (Darwin 1875a, S. 254) Nicht quantitativ, aber qualitativ war Mendels Uniformitätsregel Darwin aus der Hybridforschung (Kölreuter, Gärtner, Wichura) bekannt (siehe 3.4).

Darwin behandelt Vererbung und Variabilität also nicht nur gemeinsam, sondern er verknüpft diese auch zu einem gemeinsamen Forschungsfeld, das die Voraussetzung für die Formulierung seiner Pangenese-Theorie darstellt. Darwin konstituiert ein Explanandum, für das er später eine pangenetische Erklärung anbieten wird. In diesem Explanandum ist die Suche nach Ursachen und Gesetzen der Variation mit Fragen zu Entwicklung und Vererbung verbunden. Dabei behauptet Darwin (vielfach empirisch belegt) eine Plastizität und Adaptivität der Organisation und Entwicklung, die im Rahmen einer genetischen Selektionstheorie nicht mehr als vererbungsrelevant betrachtet werden kann. Darwins Beschäftigung mit den Ursachen der Variationen hat ihn dahin geführt, dass er eine zufällige Verursachung derselben auch im „Ursprung der Arten“ abgelehnt hat: „I have hitherto sometimes spoken as if the variations [...] were due to chance. This, of course, is a wholly incorrect expression, but it serves to acknowledge plainly our ignorance of the cause of each particular variation.“ (Darwin 1876, S. 106) Darwin macht klar: Variation ist nichts Zufälliges und jede Variation hat eine Ursache. Diese These Darwins steht im Gegensatz zu Annahmen der genetischer Evolutionstheorie, in welcher der Ursprung genetischer Variation als zufällig gedacht wird. Darwins Verständnis von natürlicher Variabilität und die genetische Variation gehören verschiedenen Paradigmen an. Darwin sucht nach nicht-zufälligen Erklärungen für die Entstehung natürlicher Variation. Darum fragt er nach Ursachen der Variation; der Zufall kann keine Antwort sein.

Darwin geht über die Suche nach Ursachen hinaus und fragt schon im „Ursprung der Arten“

nach Gesetzmäßigkeiten der Variabilität. Direkt im Anschluss an das Kapitel zu „natürlicher Selektion“ sind diese Gesetze das Thema des fünften Kapitels (Darwin 1876, S. 106 ff.): Im Rückgriff auf die Ursachen der Variabilität (zu Anfang des Buches) stellt Darwin eine direkte Verbindung zwischen Variabilität und veränderten Umweltbedingungen über längere Zeiträume her. Schon im „Ursprung der Arten“ lässt Darwin keinen Zweifel daran, dass das dynamische Verhältnis von Organismus und Umgebung primär durch die Natur des Organismus und sekundär durch die Natur der Umgebungsverhältnisse bestimmt wird. Darwin gibt den lamarckistischen Phänomenen eine größere Bedeutung als Lamarck selbst. Wir haben gesehen, wie bei Lamarck das Verhältnis zwischen Organisation und Umgebung in seine „zoologische Philosophie“ eingeordnet war (siehe 4.1): als eines von zwei Gesetzen, untermauert von einer physikalistischen Theorie der Fluide. Bei Darwin hingegen werden die von Lamarck thematisierten Umwelteinflüsse selbst auf die Variabilität des einzelnen Organismus angewandt und rücken damit an eine zentrale Position in der Theorie. Nicht spätere Neolamarckisten, sondern Darwin selbst hat die Konzepte von Variation, lamarckscher Vererbung und Selektion zusammengeführt.

Darwin diskutiert das Verhältnis von natürlicher Selektion und dem Grad der Nutzung bestimmter Teile des Organismus (Darwin 1876, S. 108 ff.) und kommt beispielsweise zu dem Ergebnis, dass jedes Prinzip für sich, aber auch beide zusammen zur Erklärung der Flug-Unfähigkeit bei Vögeln und Insekten oder kleinen Augen bei Nagetieren geeignet sind. Er geht in einzelnen Fällen auch davon aus, dass natürliche Selektion Effekte der Nichtbenutzung verstärken kann. Darwin beschreibt vor allem Fälle von Reduktionen für Organe und Funktionen, die nicht mehr gebraucht werden. Die Beiträge von organismischen Akklimatisierungen und die Rolle natürlicher Selektion zur Anpassung an Klimaänderungen werden als offene Forschungsfrage behandelt. Im Falle domestizierter Arten ist nicht davon auszugehen, dass immer die bestangepassten Individuen ausgewählt werden. Daraus schließt Darwin, dass Gewöhnung einen wichtigen Beitrag zur Anpassung geleistet haben muss. Darwins Fazit verknüpft die von Umwelt und Verhalten beeinflussbare Variabilität mit natürlichen Selektionsprozessen: „On the whole, we may conclude that habit, or use and disuse, have, in some cases, played a considerable part in the modification of the constitution and structure; but that the effects have often been largely combined with, and sometimes overmastered by, the natural selection of innate variations.“ (Darwin 1876, S. 114)

Im „Ursprung der Arten“ bemerkt Darwin zu diesem Thema schließlich: „Our ignorance of the laws of variation is profound.“ (Darwin 1876, S. 131) In „Variation der Tiere und Pflanzen“ versucht er, über mehrere Kapitel hinweg mehr Licht in diese Fragestellung zu bringen. Zu Beginn dieser Auseinandersetzung bezieht sich Darwin auf Blumenbachs Bildungstrieb („*nisus formativus*“) und lehnt dessen provisorischen Terminus ab. Trotz der zurückweisenden Haltung gegenüber dem Bildungstrieb selbst sollen die „Gesetze der Variation“ an die explanatorische

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

Stelle des blumenbachschen Prinzips treten. Darwin gibt die monokausale und empirisch nicht weiter fruchtbare Erklärungsstrategie Blumenbachs auf, aber nicht die epigenetischen Phänomene, die damit erfasst sind. Er versucht also, Blumenbachs epigenetischen Bildungstrieb durch Gesetze der Variation zu ersetzen.

Darwin betrachtet die Organisation der Lebewesen als vollkommen dynamisch, wenn er den Leser in Auseinandersetzung mit der Erklärung von nachwachsenden Körperteilen und später neu entstehenden Strukturen an deren fortlaufende Erneuerung erinnert: „we should remember that almost all parts of the organisation, even whilst retaining the same form, undergo constant renewal; so that a part which is not renewed would be liable to absorption.“ (Darwin 1875a, S. 284) Auch eine nachträgliche Entstehung von Strukturen thematisiert Darwin explizit: „not only are old structures reproduced, but new structures are formed“ (Darwin 1875a, S. 284). Später deutet Darwin ungelöste Probleme in der Verbindung von Zelltheorie und Epigenese an: „The doctrine of [,]omnis cellula e cellula[‘] is admitted for plants, and widely prevails with respect to animals. Thus Virchow, the great supporter of the cellular theory, whilst allowing that difficulties exist, maintains that every atom of tissue is derived from cells, and these from pre-existing cells, and these primarily from the egg, which he regards as a great cell. That cells, still retaining the same nature, increase by self-division or proliferation, is admitted by every one. But when an organism undergoes great changes of structure during development, the cells, which at each stage are supposed to be directly derived from previously existing cells, must likewise be greatly changed in nature“ (Darwin 1875a, S. 366). Das bis heute nicht aufgeklärte Verhältnis zwischen der Kontinuität der Zellzyklen und der Kontinuität der Entwicklung ist in Darwins Überlegungen bereits diskutiert.

Wie führt nun Darwin die Gesetze der Variation, Epigenese und Selektion zusammen? Ein Prinzip, das Darwin anführt, betrifft die koordinierende und reparierende Wirkung der Organisation bei der Harmonisierung von Größenverschiebungen, die durch Variation und Selektion entstanden sind: „when any part or organ is either greatly increased in size or wholly suppressed through variation and continued selection, the co-ordinating power of the organisation will continually tend to bring again all the parts into harmony with one another“ (Darwin 1875a, S. 285). Darwin bezieht sich nicht nur auf Blumenbach, sondern auch Goethe und Saint-Hilaire (Darwin 1875a, S. 335) und versucht, Grundgedanken (wie die koordinierende und reparierende Rolle der Organisation und Kompensations-Effekte des Wachstums) mit Variation und Selektion zu vereinen. Darwin hat Selektion, Variation und Epigenese derart zusammen gedacht, dass die Epigenese auf Veränderungen selbst reagieren kann. Aus heutiger Perspektive argumentiert Darwin also für eine Interaktivität von phylogenetischen und ontogenetischen Veränderungen. Er ist kein Pansektionist, sondern hat der dynamischen Organisation der Lebewesen adaptive Funktionen zugestanden, die nicht selektionstheoretisch zu erklären sind. Diese Seite in

Darwins Denken wird heute allgemein verkannt. Nachdem Blumenbach sich von theologisch-kosmologischen Fragen emanzipierte, indem er den Bildungstrieb postulierte, emanzipierte sich Darwin von der Monokausalität des Bildungstriebes und den physikalistischen Kraftmetaphern. Dass Darwin auf der Suche nach den Variationsgesetzen auch auf (in heutiger Terminologie) selbstorganisationstheoretische Erklärungen zurückgreift, unterstützt die These Richards (2002), dass es Einflüsse der deutschen Naturphilosophie auf Darwins Denken gegeben hat. Dies betrifft insbesondere Darwins Verständnis der Entwicklung, ist aber durch die Integration dieser Ideen in sein Variationsdenken auch von Relevanz für seine Selektionstheorie, weil bei Darwin eine *Synergie von selektions- und selbstorganisationstheoretischen Prozessen* angedeutet ist. Die Selbstorganisation ist bei Darwin Teil einer Prozessualität, welche die Entstehung der Arten erklären kann. Selbstorganisation, Variation und Selektion als ergänzende evolutionäre Prinzipien zu verstehen, könnten Darwins spätere Schriften zu einer interessanten Referenz für die heutige Epigenetik machen.

Nachdem Darwin auf Blumenbach eingegangen ist, widmet er sich über drei Kapitel hinweg den zahlreichen Phänomene, die er mit Hilfe der „Gesetze der Variation“ erklären möchte (Darwin 1875a, S. 283-348): Effekte des zunehmenden Gebrauchs oder Nichtgebrauchs von Organen, Veränderungen und Vererbung von Lebensgewohnheiten, Akklimatisierung, Entwicklungshemmungen/-stopps (zur Erklärung rudimentärer und verschwindender Organe), Korrelationen zwischen Körperteilen bei Variation (eine biometrische bis systembiologische Betrachtung des Organismus) und insbesondere Korrelationen während der Entwicklung. Das Prinzip der korrelierten Variationen wird bei Darwin noch einmal differenziert: „when one part varies other parts vary, either simultaneously, or one after the other“ (Darwin 1875a, S. 346). Darwin unterscheidet also zwischen synchronen und diachronen Korrelationen der Entwicklung. All diese Gesetze regulieren Variabilität, welche durch veränderte Umweltbedingungen (direkt) auf die Organisation oder (indirekt) auf das Reproduktionssystem hervorgerufen werden: „But a far more frequent result of changed conditions, whether acting directly on the organisation or indirectly through the reproductive system, is indefinite and fluctuating variability.“ (Darwin 1875a, S. 345) Die Gesetze der Variabilität sind nicht externalisiert, sondern als Phänomene der Organisation der Lebewesen selbst aufzufassen. Darwin formuliert Grundzüge eines pangenetischen Forschungsprogramms.

4.2.5 Pangenese: Darwins gescheiterter Syntheseversuch

Nachdem Darwin die Ursachen der Variabilität, die Gesetze der Variation, die Gesetze der Vererbung, die Befunde der Hybridforschung, der künstlichen Variation und Selektion, sowie viele weitere Aspekte auf über 800 Seiten von „Variation der Tiere und Pflanzen“ behandelt hat,

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

kommt Darwin zum finalen Punkt der Argumentation: der Pangenese-Theorie. Das zweibändige Werk hat das Phänomenspektrum ausgedehnt, für welches Darwin eine synthetische Erklärung geben will: „I am aware that my view is a merely provisional hypothesis or speculation; but until a better one be advanced, it will serve to bring together a multitude of facts which are at present left disconnected by any efficient cause.“ (Darwin 1875a, S. 349)

Ähnlich wie Darwin seine Ideen zum Ursprung der Arten aus vielen verschiedenen Beobachtungen synthetisiert hat, ging Darwin auch bei seiner Pangenese-Theorie vor. Die Theorie sollte ursprünglich Teil eines größeren Werkes („Big Species Book“) werden, das Darwin nie beendet hat (Darwin u. Stauffer 1987). Ein privat zugesandter Aufsatz von Wallace hatte Darwins Schreibprozess aus der Ruhe gebracht: „I never saw a more striking coincidence. [I]f Wallace had my M.S. sketch written out in 1842[,] he could not have made a better short abstract! Even his terms now stand as Heads of my Chapters.“ (Darwin 1858) Aufgrund des Briefes sah sich Darwin genötigt statt des geplanten Buches rasch eine Skizze seiner Theorie zu verfassen: den „Ursprung der Arten“. Viele bereits ausgearbeitete Überlegungen zu natürlicher Variabilität und Vererbung wurden in dieser Skizze nicht so ausführlich behandelt wie geplant. In späteren Werken hat Darwin die vernachlässigten Aspekte des ursprünglichen Werkes wieder aufgenommen und viele Passagen aus den älteren Entwürfen übernommen (Darwin u. Stauffer 1987, S. 1 ff.). Darwin arbeitete fraglos weiter am Gesamtentwurf seiner Theorie; es ging nicht um bloße Erweiterungen.

Vererbung („inheritance“) war für Darwin ein Prinzip von großer Trägheit, das er nicht nur auf körperliche Merkmale, sondern auch Verhaltensweisen und Tätigkeiten übertrug. Beispielsweise diskutiert Darwin auch kurios erscheinende Typen wie die Vererbung der Handschrift oder einer farblich abweichenden Locke im Haar. Auch in solchen Fällen argumentiert Darwin gegen den Einwand der Koinzidenz und für eine biologische Gemeinsamkeit der Familienmitglieder (Darwin 1875b, S. 449). Die Phänomene, die Darwin mit Hilfe der Pangenese zu erklären erhoffte, erstrecken sich darum über ein weites Feld (Darwin 1875a, S. 349 ff.): verschiedene Formen der Reproduktion, erneutes Wachstum amputierter Körperteile, durch Pfropfung gebildete Hybride, Befruchtung, Entwicklung, funktionelle Unabhängigkeit verschiedener Körperteile, Variabilität, Erbllichkeit („heredity“), Atavismus. Eine Reihe dieser Phänomene hatte einst Blumenbach mit seinem Bildungstrieb erklären wollen (siehe 3.2.1).

Der Umfang der unter dem Begriff „inheritance“ gefassten Phänomene legt nahe, dass Darwin den Versuch einer Synthese machte, die auf die Gesamtkonzeption seiner Theorie abzielte. Variabilität ist eines der komplexesten Phänomene, die Darwin mit der Pangenese-Hypothese erklären möchte. Zugleich ist Variabilität eine Voraussetzung für das Wirken natürlicher Selektion. Die Pangenestheorie steht also zwei explanatorische Stufen über der Selektionstheorie. Aus heutiger Sicht scheint Darwins Explanandum („inheritance“) falsch konzipiert, weil es zu

viele Phänomene zusammenfasst. Es stellt einen Zusammenhang für disparate Phänomene her, wo in der modernen Evolutionstheorie eine Kombination aus genetischer Variation und Selektion die Phänomene erfassen und erklären soll.

Darwins Pangenestheorie ist der Intention nach keine ergänzende Vererbungstheorie. Sie wurde in der Rezeption von seinem restlichen Werk konzeptuell abgeschnitten. Dabei wird übersehen, dass die Pangenese eine explanatorische Lücke schließen musste: Die Interaktionen von natürlicher Variabilität und Selektion bilden gemeinsam eine Logik der Entstehung neuer Arten, sind also Voraussetzung zum Verständnis der *Genea-logik*. Die Pangenese spielt eine vermittelnde und fundierende Rolle für die beiden Prinzipien: Die Pangenese muss (a) die Ursachen der Variabilität und damit die Entstehung der Vielfalt begründen, (b) die Kontinuität der Vielfalt und die Reduktionen dieser Vielfalt durch die natürliche Selektion erklären, und (c) die Integration von Umwelterfahrungen plausibel machen. Die Pangenese-Theorie ist weit mehr als eine Theorie zur Vererbung erworbener Eigenschaften. Sie ist als Grundlage zur Erklärung der gesamten Genese der Lebewesen angedacht und nimmt insofern eine ähnliche Rolle wie Platons „Amme des Werdens“ ein: Nicht nur die Arten, sondern auch die Lebewesen und ihre Organisation sind Werdendes. Dahinter steht - anders als bei Platon - kein Seiendes mehr. Die alte Problematik eines Übergangs zwischen Seiendem und Werdendem entfällt, eine neue Problematik zur Erklärung der Übergänge innerhalb des Werdenden bildet sich.

Darwin konzipiert für die Aufgaben seiner Hypothese eine eigene Entität, die sog. „gemmules“: „The chief assumption is that all the units of the body, besides having the universally admitted power of growing by self-division, throw off minute gemmules which are dispersed through the system.“ (Darwin 1875a, S. 396 f.) Diese „Keimlinge“ werden also von Zellen aller Organismen zu jedem Zeitpunkt ihrer Entwicklung abgesondert. Ihnen selbst kommen biologische Eigenschaften zu: „we have further to assume that the gemmules grow, multiply, and aggregate themselves into buds and the sexual elements; their development depending on their union with other nascent cells or units.“ (Darwin 1875a, S. 397) Ihre gegenseitige Affinität führt zu einer Aggregation in den Keimzellen und darüber werden die Keimlinge weitergegeben. Um das Verschwinden und Wiedererscheinen von Merkmalen zu erklären, führt Darwin einen Schlafmodus der Keimlinge ein: „They are also believed to be capable of transmission in a dormant state, like seeds in the ground, to successive generations. [...] All organic beings, moreover, include many dormant gemmules derived from their grandparents and more remote progenitors, but not from all their progenitors. These almost infinitely numerous and minute gemmules are contained within each bud, ovule, spermatozoon, and pollen-grain.“ (Darwin 1875a, S. 397) Die Zahl der Keimlinge wächst mit dem Organisationsgrad: „In a highly-organised animal, the gemmules thrown off from each different unit throughout the body must be inconceivably numerous and minute. Each unit of each part, as it changes during development, and we know that some insects

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

undergo at least twenty metamorphoses, must throw off its gemmules.“ (Darwin 1875a, S. 397) Diese ungeheure Zahl der anzunehmenden Keimlinge erklärt Darwin mit der unermesslichen Weite des Mikrokosmos: „number and size are only relative difficulties. Independent organisms exist which are barely visible under the highest powers of the microscope, and their germs must be excessively minute. [...] We should also reflect on the admitted number and minuteness of the molecules composing a particle of ordinary matter.“ (Darwin 1875a, S. 397) Die Welt des Kleinen wird damit als ein Kosmos der biologischen Vielfalt entdeckt, dessen Größe weder explanatorisch noch ontologisch als limitierend gedacht wird.

Die Verbindung zwischen den Generationen ist Schlüssel und Schlussstein in Darwins Pangenese - Theorie: „When a cell or unit is from some cause modified, the gemmules derived from it will be in like manner modified.“ (Darwin 1875a, S. 398) Weil Modifikationen die Zellen selbst betreffen, sind auch die reproduktiven Keimlinge betroffen. Dadurch stellt sich für Darwin kein Übersetzungsproblem: Darwins Keimlinge sind Teil des Lebenszyklus. Während Hartsoekers Homunkulus eine Miniatur des erwachsenen Menschen war, decken Darwins Keimlinge alle Phasen des Lebens- und Entwicklungszyklus eines Organismus ab: „The development of each being, including all the forms of metamorphosis and metagenesis, depends on the presence of gemmules thrown off at each period of life, and on their development, at a corresponding period, in union with preceding cells. Such cells may be said to be fertilised by the gemmules which come next in due order of development.“ (Darwin 1875a, S. 398) Darwins pangenetische Keimlinge sind Analogien der gesamten Entwicklung, worunter er ähnlich wie Harvey Metamorphose und Metagenese (\approx Epigenese) fasst. Die Entwicklung verwandelt sich in eine unendliche Befruchtung: „the act of ordinary impregnation and the development of each part in each being are closely analogous processes. The child, strictly speaking, does not grow into the man, but includes germs which slowly and successively become developed and form the man. In the child, as well as in the adult, each part generates the same part. Inheritance must be looked at as merely a form of growth, like the self-division of a lowly-organised unicellular organism.“ (Darwin 1875a, S. 398 f.) Die sich eröffnende Welt der Mikrobiologie ist bei Darwin eine Analogie des Makrokosmos: „An organic being is a microcosm - a little universe, formed of a host of self-propagating organisms, inconceivably minute and numerous as the stars in heaven.“ (Darwin 1875a, S. 399) Der Name „gemmules“ ist der kürzeste Ausdruck dieser Analogisierung Darwins. Es ist, als würde sich im Innern des Organismus die ganze Welt widerspiegeln: „Each animal and plant may be compared with a bed of soil full of seeds, some of which soon germinate, some lie dormant for a period, whilst others perish“ (Darwin 1875a, S. 399). Darwins pangenetische Keimlinge sind also keine prä-formierten Miniatur-Keime, sondern nachträglich entstanden, post-formiert. Als Vermittler zwischen den Generationen entstehen sie epigenetisch *und* präformieren die Entwicklung der nächsten Generation.

Darwins Hypothese hat einen hohen explanatorischen Anspruch, aber kaum empirische Evidenz. Wie Darwin selbst schreibt, ist es nicht viel mehr als eine kühne Spekulation. Ihr Anspruch hingegen ist mit dem vergleichbar, was Lamarcks Theorie der Fluide leisten sollte. Der größte und wichtigste Unterschied besteht darin, dass Darwin eine biologische und Lamarck eine physikochemische Entität ins Zentrum der Theorie stellt. Erst die spätere Entwicklung der molekularen Genetik hat dazu geführt, dass dieser im 19. Jahrhundert ungelöste Widerspruch vermittelt werden konnte. Endgültig geklärt ist das Verhältnis von biologischen und biochemischen Aspekten der Vererbung bis heute nicht, wie u. a. der doppelte Status der DNA als biochemisches Molekül und als biologischer Informationsträger zeigt. Epigenetische Modifikationen (wie DNA-Methylierungen) führen zudem die Grenzen einer Unterscheidung zwischen biochemischer Modifikation und sequentieller Veränderung vor Augen.

Weniger Darwins Hypothese selbst, als die explanatorischen Aufgaben bedürfen einer weiteren Analyse: Während die Konzepte der Variabilität und Selektion in erster Linie die Veränderlichkeit und Anpassungsfähigkeit der Natur erklären, musste Darwin auch die Kontinuität der Lebensformen begründen. Die Pangenese-Theorie füllt diese Lücke und muss dabei mindestens zwei Aufgaben lösen: Zum einen benötigte Darwin einen gemeinsamen Bezugspunkt für die Ursachen von Kontinuität und Wandel, zum anderen eine Erklärung von Kontinuität, die eine Erbllichkeit von umweltbedingten Veränderungen erlaubt. Weil Darwin nicht davon überzeugt war, dass natürliche Selektion alleine ausreichend ist, um den naturhistorischen Wandel zu erklären, musste seine Pangenese-Hypothese eine Grundlage für diese Möglichkeit schaffen. Anders als das Selektionsprinzip beschreibt die Pangenese-Hypothese Prozesse, die Teil des Organismus sind. Die explanatorische Nähe von Variabilität und Transmission ist in Darwins Pangenese-Theorie nicht zufällig angelegt, sondern für diese theoretisch notwendig. Was mit und im Organismus geschieht, kann und muss auch zur Erklärung der Entstehung neuer Arten beitragen; eine strikte Trennung vom Soma und Keimbahn ist bei Darwin darum undenkbar. Dennoch leitete er mit der These von einer eigenen Entität der Vererbung eine Dichotomie von Organisation und Vererbung ein, die in der Genetik grundlegend geworden ist und welche die Plausibilität der Weismann-Barriere bedingt hat. Es geht um eine Aufgabenteilung auf theoretischer Ebene, die in sich in der Annahme einer Aufgabenteilung in den realen Prozessen der Natur selbst wiederfinden lassen soll. Seit dem Scheitern der pangenetischen Theorie findet ein Streit über die Aufteilung der pangenetischen Phänomene statt. Sowohl Weismanns Barriere zwischen Soma und Keimbahn als auch Haeckels Dichotomie von Onto- und Phylogenese haben im 19. Jahrhundert zu einer Dekonstruktion der Pangenese geführt, die mit der Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp dann eine neue Abstraktionsstufe erreichte. In Mayrs Unterscheidung von proximalen und ultimativen Gründen ist die Disziplinierung der pangenetischen Phänomene dann so grundsätzlich geworden wie möglich: reine Metabiologie.

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

Die explanatorische Rolle der Keimlinge Darwins kann aus Sicht der Biologie des 20. Jahrhunderts daher gar nicht erfüllt werden; diese erscheinen als bloße Chimäre. Zweifellos gibt es keine pangenetische Entität im Sinne Darwins. Sehr wohl aber ist zu fragen, ob nicht das System der Biomoleküle (die molekulare Triade aus DNA, RNA und AA) eine pangenetische Rolle spielen könnte. Darwins Keimlinge sind nur schwer mit dem Genkonzept zu vergleichen, denn die Keimlinge Darwins waren weder Vererbungseinheiten im Sinne der Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp noch im Sinne der Unterscheidung von Materie und Information. Da Darwins „gemmules“ eher als Repräsentanten denn als Determinanten der Lebenseinheiten zu verstehen sind, ist die Verbindung von Pangenese und Vererbung erworbener Eigenschaften noch unproblematisch. Dies ändert sich erst bei Weismann grundsätzlich. So erklärt die Pangenese bei Darwin nicht die Kontinuität einer vom Organismus getrennten Sphäre der Vererbung und Determination der Organisation (Genotyp), sondern die Kontinuität des sich evolutionär behauptenden und selbst verändernden Organismus. Darwin hatte keine Vorbehalte, dass die Veränderungen, die aus der Wechselwirkung von Umwelt und Organismus hervorgehen, auch weitergegeben werden. Erst nach zwei Generationen formierte sich eine genetische Selektionstheorie, die nicht nur mit Darwins Pangenese-Theorie, sondern auch deren explanatorischen Ansprüchen nicht vereinbar ist. Indem Fisher und andere moderne Evolutionstheoretiker sich als Nachfolger Darwins inszenierten, blieb der Bruch mit Darwin unbemerkt (siehe 5.1).

4.2.6 Darwins selektionstheoretischer Neolamarckismus

Heute scheint vielen Darwins Pangenese-Theorie aus seinem Werk ersatzlos streichbar. Dabei wird verkannt, wie tief die Pangenese in alle Bereiche des darwinschen Denkens der Veränderlichkeit der Arten verzweigt. Variationen sind träge und nicht-zufällig und die Ursachen der Variabilität können generationsübergreifend sein. Die Gesetze der Variation, Vererbung, Entwicklung und die Selektionstheorie sind nicht unabhängig voneinander zu sehen: „Throughout this chapter and elsewhere I have spoken of selection as the paramount power, yet its action absolutely depends on what we in our ignorance call spontaneous or accidental variability.“ (Darwin 1875a, S. 236) Das Spiel von Variation und Selektion ist nicht ausreichend, um Darwins Denken adäquat zu erfassen. Der pangenetische Erklärungsanspruch hat bis heute Relevanz, auch wenn die Pangenese-Hypothese gescheitert ist. Die aktuelle Verbindung von Epigenetik und Evolution reißt den pangenetischen Problemhorizont wieder auf, der meist verdeckt geblieben ist. Wenn Variabilität selbst eine direktionale Rolle spielen sollte (wie dies nach Darwin auch Waddington wieder angenommen hat), stellt sich die Frage nach der Abgrenzung der Konzepte von Variation und Selektion: Die Aufgabenteilung in Rohmaterial (=Variation) und Auswahl des geeigneten Materials (=Selektion) wird problematisch. Spätere Evolutionstheoretiker (wie

Dawkins und Gould) waren sich trotz vieler Differenzen bezüglich der reduzierten und sekundären Rolle natürlicher Variation einig und folgten dem von Fisher und anderen modernen Evolutionstheoretikern vertretenen Variationsdenken (Dawkins 1999; Gould 2002). Das veränderte Variationsverständnis gehört zu den wichtigsten Merkmalen der genetischen Selektionstheorie, ist aber nicht mehr mit Darwins Denken von Variabilität, Selektion und Vererbung vereinbar. Ein Bewusstsein für diesen Bruch mit Darwin gibt es nicht. Aus epigenetischer Perspektive ist dieser Bruch nicht nur von historischem Interesse. Für eine epigenetisch motivierte Theoriebildung zu evolutionären Dynamiken haben gerade die verdunkelten Aspekte in Darwins Denken Bedeutung. Die Verengung auf eine nicht-direktionale Variation, eine Überhöhung der Selektionstheorie und die Aufgabe des Explanandum der Pangenese-Theorie Darwins sind in mehreren Etappen im Neodarwinismus, der frühen Genetik, der modernen Synthese und im Zuge des Aufstiegs des Informationsparadigmas in der Molekularbiologie geschehen. Wir werden sehen, wie nach und nach wesentliche Konzepte Darwins (Variation, Selektion, Pangenese) grundlegend re-interpretiert wurden.

Darwin war davon überzeugt, dass natürliche Selektion keine kreative bzw. innovative Funktion in seiner Theoriebildung ausübt. Er betont bisweilen den (schlechte Eigenschaften) eliminierenden, häufiger den (gute Eigenschaften) bewahrenden Charakter natürlicher Selektion, aber an keiner Stelle bezeichnet er dieses Prinzip als innovativ oder kreativ. Vielmehr ist Darwin gegenüber echten Innovationen aufgrund seines Gradualismus skeptisch und verlässt sich auf die Variabilität und die Auswahl günstiger Variationen durch die Selektion: „It certainly is true, that new organs appearing as if created for some special purpose, rarely or never appear in any being; - as indeed is shown by that old, but somewhat exaggerated, canon in natural history of ‚Natura non facit saltum‘. We meet with this admission in the writings of almost every experienced naturalist; or as Milne Edwards has well expressed it, Nature is prodigal in variety, but niggard in innovation. Why, on the theory of Creation, should there be so much variety and so little real novelty? Why should all the parts and organs of many independent beings, each supposed to have been separately created for its proper place in nature, be so commonly linked together by graduated steps? Why should not Nature take a sudden leap from structure to structure? On the theory of natural selection, we can clearly understand why she should not; for natural selection acts only by taking advantage of slight successive variations; she can never take a great and sudden leap, but must advance by short and sure, though slow steps.“ (Darwin 1876, S. 156)

Die Aneignung neuer physiologischer oder verhaltensabhängiger Gewohnheiten spielt im Gradualismus Darwins eine Schlüsselrolle: „As natural selection acts solely by accumulating slight, successive, favourable variations, it can produce no great or sudden modifications; it can act only by short and slow steps. Hence the canon of ‚Natura non facit saltum‘, which every fresh addition to our knowledge tends to confirm, is on this theory intelligible. We can see why

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

throughout nature the same general end is gained by an almost infinite diversity of means, for every peculiarity when once acquired is long inherited, and structures already modified in many different ways have to be adapted for the same general purpose. We can, in short, see why nature is prodigal in variety, though niggard in innovation. But why this should be a law of nature if each species has been independently created, no man can explain.“ (Darwin 1876, S. 413 f.) Gerade weil Darwin gegenüber einem echtem Innovationsdenken skeptisch blieb, spielten die Adaptivität der Organisation und die Erbllichkeit adaptiver Merkmale zum Verständnis allmählichen Wandels eine wichtige Rolle. Der Gradualismus beruht also nicht auf natürlicher Selektion, sondern auf dem graduellen Erwerb und der graduellen Bewahrung erworbener Eigenschaften: Darwin vertritt einen selektionstheoretischen Neolamarckismus. Eine statistische Erklärung evolutionären Wandels ist hingegen das spätere Ergebnis der Übernahme thermodynamischer Konzepte in die Genetik. Eine solche Erklärung liegt außerhalb des Horizontes darwinscher Theoriebildung. Eine echte Synthese statistischer und kausaler Erklärungsansätze zum Verständnis natürlicher Variation ist bis heute nicht erreicht worden. Erst eine solche Synthese könnte zugleich als das Erbe der evolutionsbiologischen Theoriebildung des 19. und des 20. Jahrhunderts angesehen werden.

Die Konzepte von Präformation und Epigenese spielen bei Darwin ebenso wenig eine Rolle wie bei Lamarck. Bei Lamarck ist die Vererbung selbst plastisch, bei Darwin wird ein Teil dieser Plastizität auf die Variabilität übertragen. Darwin differenziert und führt das lamarckistische Programm also fort. Sowohl empirisch als auch theoretisch nehmen die sog. lamarckistischen Theorieelemente bei Darwin einen größeren Raum als bei Lamarck ein. Mit dem Fokus auf Ursachen und Gesetzen der Variation und der Idee der Pangenese war es Darwin möglich, das Verhältnis von natürlicher Selektion und Vererbung erworbener Eigenschaften genauer zu bestimmen. Die Angepasstheit (d. i. biologische „Fitness“ im älteren Sinne) eines Organismus in seine Umwelt lässt sich bei Darwin in vielen Fällen sowohl auf die lang anhaltende, allmähliche Wirkung natürlicher Selektion als auch die schnellere Wirkung von Gebrauch und Vererbung zurückführen. Darwin lässt die Entscheidung in zahlreichen strittigen Fällen offen, trifft sie also nicht a priori. Wie unterscheiden sich davon spätere Behandlungen des Themas, wenn etwa eine theoretische Unmöglichkeit behauptet wird, wo die empirische Evidenz keine Entscheidung zulässt! (siehe 5.1) In Darwins späteren Schriften deutet sich eine Synthese von Variation, lamarckistischer Vererbung und Selektion an: „We need not, however, doubt that under nature new races and new species would become adapted to widely different climates, by variation, aided by habit, and regulated by natural selection.“ (Darwin 1875a, S. 305) Für diese Synthese sucht Darwin nach einer Erklärung, die er über seine Pangenese-Theorie zu geben versuchte. Diese Theorie war als Explanans für evolutionäre Anpassungsprozesse gedacht, die sich aus der gemeinsamen Wirkung von Variation, Gewohnheit und Selektion ergeben. Darwinsche Anpassung

also (wie beispielsweise Dawkins) mit natürlicher Selektion gleichzusetzen, ist in der Sache falsch.

Die neodarwinistische Reduktion fällt hinter den Syntheseversuch Darwins zurück und sucht Halt in einem ursprünglichen Darwin, den es nicht gegeben hat: Je weiter wir in den Schriften Darwins zurückgehen, desto mehr teleologisch begründete Anpassungsleistungen finden wir – je weiter wir zu den späteren Schriften Darwins gehen, desto mehr finden wir eine Ko-aktion von lamarckistischen und selektionstheoretischen Erklärungsversuchen für natürliche Anpassungsleistungen. Neodarwinisten stoßen sich sowohl an teleologischen als auch lamarckistischen Verunreinigungen der reinen Lehre. Für sie gibt es im Werk Darwins kein Vor und kein Zurück. Es ist eine nachweisbare Tatsache, dass es ihren Darwin nicht gegeben hat – der ihre ist ein (überaus lebendiger) Anachronismus des 20. Jahrhundert, ohne welchen der neue Darwinismus in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts keinen Patron gehabt hätte. Diese Theoriebildung hätte sich als das darstellen müssen, was sie war: eine neue Theorie, die mit Darwin manches gemein hat, sich aber auch deutlich von ihm unterscheidet.

Die Ursachen der Variabilität, die Gesetze der Variation und der Vererbung, die adaptive Rolle von Entwicklung und Organisation und die Pangenese-Hypothese waren zentrale Themen in Darwins Werk. Ernst Mayr hat fünf Theorien in Darwins Werk ausgemacht (Mayr u. de Sousa Ferreira 1984, S. 404 ff.): Evolution an sich, gemeinsame Abstammung, Artbildung als Populationsphänomen, Gradualismus, Natürliche Auslese. Der konzeptuelle Pluralismus Darwins war reichhaltiger als Mayrs Unterscheidung nahelegt. Warum hat Mayr Ursachen und Gesetze der Variabilität, Korrelationen des Wachstums und neolamarckistische Konzepte Darwins nicht in die Liste der evolutionären Konzepte aufgenommen? Warum geht Gould (2002) so weit, die Selektionstheorie zum Stamm in der Struktur der Evolutionstheorie zu erklären? Gould erweckt den Eindruck, als wolle er in Dobzhanskys Diktum „Nothing in biology makes sense except in the light of evolution“ das Wort „evolution“ durch „selection“ ersetzen. Die Einigkeit in der Lektüre so unterschiedlicher Leser wie Mary und Gould ist angesichts dessen, was wir in den vorangehenden Abschnitten betrachtet haben, verblüffend. Schlüsselaussagen Darwins zur Direktionalität und Nicht-Zufälligkeit natürlicher Variabilität haben Mayr, Gould u. a. entweder nicht gelesen oder nicht lesen wollen. Der gewaltige Bruch zwischen Darwin und der genetischen Evolutions- und Entwicklungsbiologie ist bis heute unterbelichtet. Weder Genetik noch Evolution sind Bestandteile der darwinschen Terminologie. Die Expansion des neuen Evolutionsverständnisses ist dem Charakter nach postdarwinistisch. Aus den genannten Gründen ist fragwürdig, Darwin als Evolutionsbiologen bzw. Evolutionstheoretiker zu bezeichnen. In Darwins Werk finden sich viele Strukturen, die mit Evolution nicht nur nominal, sondern auch konzeptuell nichts zu tun haben. Die Geschichte der Evolutionstheorie ist das merkwürdige Resultat einer Rezeption, Vereinnahmung und Ignoranz von Darwins Schriften.

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

Mit Darwins Selektionstheorie rückt die Frage der Anpassung und deren Erklärung in den Mittelpunkt der biologischen Debatten. Die Entwicklungstheorien zu Beginn des 19. Jahrhunderts werden in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts durch Anpassungstheorien erweitert. Die Frage der Entwicklung bleibt weiterhin präsent, zumal zellbiologische Grundlagen der Entwicklung erst im letzten Viertel des 19. Jahrhunderts allmählich aufgeklärt werden. Die schon bei Lamarck angedeutete Unterscheidung verschiedener temporaler Skalen der Entwicklung führt bei Haeckel zur expliziten Unterscheidung von Onto- und Phylogenese. Im Anschluss an Darwins Theorien kommt es zur Ausbildung verschiedener Schulen, die George Romanes in Neodarwinismus und Neolamarckismus unterschied. Diese Unterscheidung dient zwar einer ersten Orientierung, erzeugt jedoch eine falsche Opposition zwischen den Theorien Darwins und Lamarcks. Am Beispiel von August Weismanns und Oscar Hertwigs Theoriebildung lässt sich zeigen, dass die Rolle natürlicher Selektion zur Erklärung evolutionärer Veränderungen vor Entstehung der Genetik umstritten war. Ende des 19. Jahrhunderts werden Fragen zum Verhältnis von Entwicklung und Anpassung zunehmend vererbungstheoretisch diskutiert. Die Entstehung der Genetik als Vererbungslehre wird durch die postdarwinschen Debatten also vorbereitet. In den Theorien von organischer Selektion und sozialer Vererbung kamen (teilweise psychologisch motivierte) Weiterentwicklungen im Verhältnis von Entwicklung, Anpassung und Vererbung auf. Die Vielfalt der Theorien zum Verhältnis dieser drei Konzepte wird erst durch die spätere Synthese von Mendelismus und Darwinismus eingeengt (siehe 5.1).

4.3.1 Ontogenese und Phylogenese in Haeckels Morphologie

Für Ernst Haeckel (1834-1919) waren Goethe, Lamarck und Darwin die drei großen Begründer der Deszendenz-Theorie. Seine „Allgemeine Morphologie der Organismen“ (1866) war der erste Versuch einer Synthese der sich diversifizierenden Biologie: Die gerade einmal sieben Jahre veröffentlichte Abstammungslehre Darwins, die physikochemischen Grundlagen der Zellbiologie, die Morphologie, Physiologie und Entwicklungsbiologie bilden die empirischen Säulen in Haeckels zweibändigem Werk. Den naturphilosophischen Hintergrund für Haeckels Weltanschauung stifteten zwei Vertreter dessen, was für Haeckel der Monismus war: „die pantheistische Religion, die Giordano Bruno und Baruch Spinoza gelehrt hatten und die durch unsere moderne Entwicklungslehre erst ihre volle empirische Begründung erlangt hat“ (Haeckel 1909, S. 39). Goethe, Lamarck und Darwin hätten diesem Weltbild ein „einheitliches Entwicklungsgesetz“ gegeben, welches das „Gesamtgebiet der Natur beherrscht“ (Haeckel 1909, S. 39).

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

Haeckel unterschied in seiner allgemeinen Morphologie zwischen allgemeiner Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Diese gliedert sich in individuelle Entwicklungsgeschichte (Ontogenie) und die Entwicklungsgeschichte der Stämme (Phylogenie). Für Haeckel war die „Erklärung der Form-Veränderungen“ (Haeckel 1866a, S. 51) ein ungelöstes Problem: „wenn es ihr [der Morphogenie] gelungen sein wird, mit Hilfe der Physiologie die Entwicklungs-Vorgänge der Organismen - und zwar sowohl diejenigen der Individuen (Ontogenese) als diejenigen der Stämme (Phylogenese) - als die notwendigen Folgen des Zusammenwirkens einer Reihe von physikalischen und chemischen Bedingungen nachzuweisen, so wird sich der Streit der Physiologie und der Morphologie, ob die Entwicklungsgeschichte zur einen oder zur anderen gehöre, einfach durch ein Beiden gerechtes Urteil entscheiden lassen [...] Wir werden dann als zwei koordinierte Hauptzweige der Entwicklungsgeschichte eine dynamische oder physiologische und eine statische oder morphologische Entwicklungsgeschichte zu unterscheiden haben.“ (Haeckel 1866a, S. 52)

Die Synthese von Onto- und Phylogenie wird von Haeckel als entscheidender Schritt zum Verständnis der Entwicklungsgeschichte im Allgemeinen angesehen: „Freilich haben in der ganzen Biologie kaum zwei Wissenschaftszweige so weit von einander entfernt gestanden, als die Ontogenie und die Phylogenie. Wie innig dieselben überall zusammenhängen, [...] wie erst aus der engen Verschmelzung beider sich die eigentliche Entwicklungsgeschichte der Organismen im vollen Sinne des Worts konstruieren lässt, ist bisher von den meisten Biologen entweder nicht richtig gewürdigt oder auch gänzlich übersehen worden.“ (Haeckel 1866b, S. 7) Die Deszendenztheorie liefert Haeckel den Schlüssel für das Verständnis der Entwicklungsgeschichte im Ganzen liefert „zeigt, dass die Ontogenie nichts weiter als eine kurze Rekapitulation der Phylogenie“ (Haeckel 1866b, S. 7) ist.

Aus Sicht Haeckels ist der Streit um Evolution und Epigenese endgültig gelöst: „Unter Entwicklungsgeschichte (Evolutionis historia) der organischen Individuen versteht man heutzutage allgemein einen organischen Bildungsprozess, der gerade das Gegenteil von dem ist, was man bis zu Ende des vorigen Jahrhunderts fast ohne Ausnahme unter diesem Ausdruck verstand.“ (Haeckel 1866b, S. 13) Haeckel skizziert eine Rezeptionslinie von Wolffs „Theoria generatio- nis“ über Goethes „Metamorphose der Pflanzen“ zu den klassischen Arbeiten von Christian Pander und Carl Ernst von Baer: „Alle diese ontogenetischen Werke haben übereinstimmend die Theorie der Epigenese als den allein wirklichen Grundgedanken der Ontogenie festgestellt und wir können daher von einer ‚Entwicklung‘ als Evolution nur noch in einem Sinne sprechen, welcher seinem ursprünglichen geradezu entgegengesetzt ist. Alle Evolution, alle Entwicklung der organischen Individuen ist in Wahrheit Epigenese, d. h. eine Lebenstätigkeit, welche wesentlich auf Vorgängen der Zeugung, des Wachstums und der Differenzierung beruht“ (Haeckel 1866b, S. 15). Noch einmal klingt Schellings Wort nach: „Alle Bildung geschieht daher durch

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

Epigenesis (durch Metamorphose oder dynamische Evolution).“ (Schelling 1858, S. 61)

Die Ontogenese wird im Folgenden in drei Perioden eingeteilt, wo ältere Begriffe eine neue Bedeutung erfahren (Haeckel 1866b, S. 20): *Aufbildung* (Evolution) als die Entwicklung bis zur Reife, *Umbildung* (Transvolution) als der Reifezustand des Individuums und *Rückbildung* (Involution) als Rückbildung bzw. Degeneration. Ein weiteres Mal werden die Begriffe neu bestimmt. Anhand von Haeckels Begriffsänderung ist nachvollziehbar, wie sich der alte Evolutionsbegriff über Haeckel in den neuen Evolutionsbegriff verwandeln konnte. Indem „Evolution“ synonym für „Entwicklung“ gebraucht wird und mit Entwicklungsgeschichte bei Haeckel die *Onto-* und *Phylogene*se bezeichnet sind, ist die heute übliche Unterscheidung von (ontogenetischer) Entwicklung und (phylogenetischer) Evolution bereits in greifbarer Nähe.

Aus Haeckels monistischer Annahme einer Einheit der Entwicklung folgt bei Haeckel eine Unterscheidung von drei Typen der genealogischen Individualität: „Beide Generationskreise zusammen, den ungeschlechtlichen Spaltungskreis und den geschlechtlich differenzierten Eikreis, können wir allgemein als Zeugungsprodukt oder Keimprodukt bezeichnen, besser vielleicht noch als Zeugungskreis. Dieser *Cyclus Generationis* ist unser genealogisches Individuum erster Ordnung. Die organische Spezies oder Art ist nichts als eine Summe von gleichen Zeugungskreisen [...] Hierdurch erhalten wir den Begriff der Spezies als eines genealogischen Individuums zweiter Ordnung. [...] So wenig aber die Spezies und der Zeugungskreis eine unveränderliche und geschlossene Entwicklungseinheit ist, so können wir dieselben doch einer vollkommen abgeschlossenen und natürlichen genealogischen Individualität dritten und höchsten Randes unterordnen. [...] So gelangen wir zum Begriffe des *Phylon* als eines genealogischen Individuums dritter Ordnung.“ (Haeckel 1866b, S. 30) Die Einheit der Entwicklungsgeschichte beruht also auf einer „dreifache[n] Parallele der drei genealogischen Individualitäten“, einer „Übereinstimmung in der Stufenleiter von aufeinander folgenden Formzuständen“ (Haeckel 1866b, S. 31).

Haeckels Rezeption Darwins gibt einen Eindruck vom frühen Darwinismus: Die Selektionstheorie ist in „vollkommener Weise als die eigentlich kausale oder mechanische Basis der gesamten Transmutations-Theorie nachgewiesen worden“ (Haeckel 1866b, S. 166). Haeckel kritisiert aber auch eine Tendenz zur Überhöhung der Leistungen Darwins: „Diese Selektions-Theorie ist es, welche man mit vollem Rechte, ihrem alleinigen Urheber zu Ehren, als Darwinismus bezeichnen kann, während es nicht richtig ist, mit diesem Namen, wie es neuerdings häufig geschieht, die gesamte Deszendenz-Theorie zu belegen, die bereits von Lamarck als eine wissenschaftliche formulierte Theorie in die Biologie eingeführt worden ist, und die man daher entsprechend als Lamarckismus bezeichnen könnte.“ (Haeckel 1866b, S. 166)

Haeckels Darwinismus ist ein morphogenetischer Materialismus, der auf Blumenbachs Bildungstrieb zurückgreift: „Der Grundgedanke von Darwins Selektions-Theorie liegt in der Wech-

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

selwirkung zweier physiologischer Funktionen [...] der Vererbung und der Anpassung, welche nach unserer Ansicht wesentlich den beiden formbildenden Elementen entsprechen, die wir [...] als inneren und äußeren Bildungstrieb einander gegenübergestellt haben“ (Haeckel 1866b, S. 166). Die beiden Typen des Bildungstrieb werden von Haeckel als antagonistische Gestaltungskräfte verstanden: „Bei der Bildung jedes individuellen Naturkörpers treten zwei formbildende Kräfte in Wechselwirkungen, der innere Bildungstrieb, die unmittelbare Wirkung der existierenden Materie des Individuums selbst [...], und ihm gegenüber der äußere Bildungstrieb, die unmittelbare Wirkung der Materie, welche außerhalb des Individuums existiert und dasselbe umgibt, die Summe der bewegend Kräfte aller Moleküle, welche außerhalb des Individuums existieren und auf dasselbe von außen bewegend (anziehend oder abstoßend) einwirken.“ (Haeckel 1866a, S. 155) Haeckel verbindet das Konzept der formbildenden Kräfte mit Vererbung und Anpassung: „Die Erbllichkeit oder der innere Bildungstrieb [...] äußert sich darin, dass jeder Organismus bei der Fortpflanzung seines Gleichen erzeugt, oder, genauer gesagt, einen ihm (nicht gleichen, sondern) ähnlichen Organismus. Die Anpassungsfähigkeit oder der äußere Bildungstrieb dagegen [...] äußert sich darin, dass jeder Organismus durch Wechselwirkung mit seiner Umgebung einen Teil seiner ererbten Eigenschaften aufgibt und dafür neue Eigenschaften aufnimmt, sodass der mithin dem Organismus, der ihn erzeugte, niemals absolut gleich, sondern nur ähnlich ist. [...] Alle Charaktere der Organismen (und zwar sowohl chemische, als morphologische, als physiologische Eigenschaften) sind entweder durch Vererbung, oder durch Anpassung erworben; ein drittes formbildendes Element neben diesen beiden existiert nicht“ (Haeckel 1866b, S. 168). Wie bei Schelling ringen innere und äußere Kräfte und bilden gemeinsam den Organismus. Im Gegensatz zu Schelling sind es bei Haeckel jedoch keine ideellen, sondern materielle Prinzipien. Wie in Schellings Systementwurf führt das Ringen eines Antagonismus auch zur Differenzierung: „Die nächste Folge der Wechselwirkung zwischen der Vererbung und der Anpassung, und insbesondere der Vererbung der durch Anpassung erworbenen Abänderungen, ist die dadurch bewirkte Divergenz ihres Charakters oder die Differenzierung. Indem die Organismen auf ihre Nachkommen durch Vererbung nicht allein die von ihnen ererbten, sondern auch die von ihnen durch Anpassung erst erworbenen Eigenschaften (Abänderungen) übertragen, gehen ihre Nachkommen auseinander, divergieren, und indem diese Divergenz wegen der unbegrenzten Abänderungsfähigkeit oder Variabilität in einem gewissen Sinne keine Schranken hat [...], so können im Laufe zahlreicher Generationen aus einer [...] ursprünglichen Stammform gänzlich verschiedene Nachkommen hervorgehen.“ (Haeckel 1866b, S. 168) Unter dem „Kampf ums Dasein“ versteht Haeckel die Verhältnisse, unter denen die Wechselwirkungen der beiden Kräfte stattfinden (Haeckel 1866b, S. 169). Haeckels unmittelbare Rezeption zeigt auch, dass Darwins neolamarckistische Theorieelemente zunächst selbstverständlich angenommen wurden. Haeckel parallelisiert Darwins Theorien mit dem (deutschen) Entwicklungs-Diskurs.

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

Haeckel unterscheidet konservative und progressive Vererbung: „Jeder Organismus vererbt auf seine Nachkommen nicht bloß die morphologischen und physiologischen Eigenschaften, welche er selbst von seinen Eltern ererbt, sondern auch einen Teil derjenigen, welche er selbst während seiner individuellen Existenz durch Anpassung erworben hat [...] das beständige Schwanken zwischen Erhaltung und Abänderung, zwischen Konstanz und Transmutation [...] erklärt sich uns einfach aus der Tatsache, dass die Vererbung der Charaktere niemals ausschließlich eine konservative, sondern stets zugleich eine progressive ist“ (Haeckel 1866b, S. 178 f.). Ähnlich wie bei Darwin selbst, erklärt eine umweltabhängige Variabilität die Veränderlichkeit der Arten. Die Gesetze der Vererbung und Anpassung (Variabilität) sind laut Haeckel „die beiden einzigen physiologischen Funktionen, welche in ihrer beständigen Wechselwirkung die unendlich mannigfaltigen Unterschiede aller Organismen bedingen“ (Haeckel 1866b, S. 223). Aus deren Wechselwirkung ergibt sich ein „Kausalnexus“ zwischen Selektion und Divergenz: „Die Divergenz des Charakters oder die Differenzierung der Individuen folgt notwendig unmittelbar aus der Wechselwirkung zwischen der Vererbung und der Anpassung, und zwar speziell aus dem [...] Umstände, dass der Kampf ums Dasein zwischen Organismen, die an einem und demselben Orte miteinander um ihre Lebensbedingungen ringen, um so heftiger ist, je gleichartiger sie selbst, je gleichartiger also auch ihre Bedürfnisse sind.“ (Haeckel 1866b, S. 251)

Wir haben bereits gesehen, dass Haeckel drei Typen des genealogischen Individuums unterscheiden hat. Haeckel zieht eine „dreifache genealogische Parallele“ (Haeckel 1866b, S. 371 ff.):

1. „Der Parallelismus zwischen der phyletischen (paläontologischen) und der biontischen (individuellen) Entwicklung erklärt sich einfach mechanisch aus den Vererbungs-Gesetzen und insbesondere aus den Gesetzen der gleichzeitlichen, der gleichörtlichen und der abgekürzten Vererbung. Alle Erscheinungen, welche die individuelle Entwicklung begleiten, erklären sich lediglich, soweit sie nicht unmittelbares Resultat der Anpassung an neue Existenz-Bedingungen sind, aus der paläontologischen Entwicklung der Vorfahren des Individuums. Die gesamte Ontogenie ist eine kurze und schnelle Rekapitulation der langen und langsamen Phylogenie, wie wir [...] für die morphologischen Individuen aller sechs Ordnungen nachgewiesen haben.“
2. „Der Parallelismus zwischen der phyletischen (paläontologischen) und der systematischen (spezifischen) Entwicklung erklärt sich einfach aus der Deszendenz-Theorie und speziell aus den Gesetzen der Divergenz und des Fortschritts, insbesondere aber aus dem Umstände, dass die divergente Entwicklung der verschiedenen Zweige und Äste eines und desselben Stammes so äußerst ungleichmäßig in Bezug auf Grad und Schnelligkeit der

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

Veränderung verläuft. [...] Jeder Blick auf die paläontologische Übersichts-Tabelle irgend einer Organismen-Gruppe lehrt uns die äußerst ungleichmäßige, an Schnelligkeit, Qualität und Quantität der Veränderung äußerst divergente Entwicklung ihrer verschiedenen Formenbüschel, und so erklärt sich vollständig die aufsteigende und baumförmig verästelte Gestalt, welche das natürliche System aller gleichzeitig lebenden Glieder der Gruppe als das anatomische Resultat ihrer phyletischen Entwicklung darbietet und welche der aufsteigenden und baumähnlich verästelten Form entspricht, die ihre gemeinsamen Vorfahren durch ihre paläontologische Entwicklungs-Reihe bilden.“

3. „Der Parallelismus zwischen der biontischen (individuellen) und der systematischen (spezifischen) Entwicklung erklärt sich einfach schon aus der Verbindung der beiden vorigen Parallelen. Wenn zwei Linien (systematische und biontische Entwicklungsreihe) einer dritten (der phyletischen Entwicklungsreihe) parallel sind, so sind sie auch unter einander parallel (so ist auch die systematische der biontischen Entwicklungsreihe parallel). [...] Es muss daher mit Notwendigkeit auch die biontische Entwicklung im Ganzen der systematischen parallel verlaufen.“

Aus den Parallelen ergibt sich, dass nicht nur die individuelle Genese, sondern auch die Genesis der Arten und Stämme in eine Aufblühzeit, eine Blühzeit und eine Verblühzeit unterschieden werden kann (Haeckel 1866b, S. 361 ff. und S. 366 ff.). Entsprechend ist auch die Lebensdauer jeder Gruppe des Systems, jeder Art und jeder phyletischen Entwicklung „Folge der Wechselwirkung von Anpassung und Vererbung im Kampf ums Dasein“ (Haeckel 1866b, S. 420 f.).

Von diesen so vielfach kritisierten Parallelisierungen ist Haeckel nie abgewichen. In seinem populärwissenschaftlichen Buch „Die Welträtsel“ parallelisierte Haeckel Onto- und Phylogenese auch mit der Genese der Seele: „Wie in jedem anderen Gebiete der organischen Entwicklungsgeschichte, so stelle ich auch hier zunächst die beiden Hauptzweige derselben gegenüber, die ich zuerst 1866 unterschieden habe: die Keimesgeschichte (Ontogenie) und die Stammesgeschichte (Phylogenie). Die Keimesgeschichte der Seele, die individuelle oder biontische Psychogenie, untersucht die allmähliche und stufenweise Entwicklung der Seele in der einzelnen Person und strebt nach Erkenntnis der Gesetze, welche dieselbe ursächlich bedingen.“ (Haeckel 1919, S. 112) Vom Begründer des monistischen Bundes würden wir dies nicht unbedingt erwarten: „Der Monismus Haeckels postuliert insoweit eine Parallelisierung von Psychisch/Geistigem und Materiellem. Entsprechend gibt es dann nicht nur ein - dem Hirn eigenes - Gedächtnis, sondern auch ein Cellular-Gedächtnis“ (Breidbach 1998, S. 301). Durch die Parallelisierungen kann Haeckel eine phylo- und ontogenetische Genese psychischer Qualitäten wie „Vorstellung“ und „Gedächtnis“ annehmen, die für alle Lebensformen gilt: „Auf den niedersten Stufen begegnet uns die Vorstellung als eine allgemeine physiologische Funktion des Psychoplasma; schon bei

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

den einfachsten einzelligen Protisten können Empfindungen bleibende Spuren im Psychoplasma hinterlassen, und diese können vom Gedächtnis reproduziert werden. [...] Das elementare Gedächtnis der einzelligen Protisten setzt sich zusammen aus dem molekularen Gedächtnis der Plastidule oder Mizelle, aus welchen ihr lebendiger Zellenleib sich aufbaut.“ (Haeckel 1919, S. 125 ff.) In vielen Hinsichten unterscheidbar von Aristoteles, nimmt auch Haeckel eine stufenweise Psychogenese an. Seine ontogenetische Psychogenese ist u. a. ein Vorläufer für Theorien der epigenetischen Individuation (Erikson 1950, 1959). Die phylogenetische Psychogenese hingegen formiert ein Forschungsfeld, das beispielsweise Fragen zur Ko-Evolution von (Epi-)genom, Nervensystem und kognitiven Fähigkeiten wie assoziativem Lernen betrifft (Ginsburg u. Jablonka 2010).

Haeckels Monismus ist ein Monismus der Entwicklung. Aus dieser Einheit lässt sich eine Reihe von streng parallelisierten Prozessen auf verschiedenen Stufen ableiten. Mit der Aufgabe des Parallelismus aber bräche seine Theoriebildung in sich zusammen und das Verhältnis von Phylo- und Ontogenese müsste neu bestimmt werden. Während der Antagonismus von Vererbung und Anpassung bei Haeckel selbst alle drei Formen der Genese hervorrufen konnte, stellt sich nach Haeckel die Frage, ob nicht Phylo- und Ontogenese selbst in einem Verhältnis der Wechselwirkung stehen. Haeckels Monismus ist in dieser Hinsicht idealistisch; die drei Typen der Genese sind isolierte, abstrakte Entwicklungen des Individuums, der Art und der höheren Taxa der Systematik. Während Haeckel die Prozesse parallelisiert hat, kommt es im Übergang vom Darwinismus zu Neodarwinismus bei Weismann zu einer Isolierung der beiden Prozesse. Haeckels Parallelisierung von Onto- und Phylogenese hat sich nicht durchsetzen können, während Weismanns Isolierung von Onto- und Phylogenese die Geschichte der Biologie des 20. Jahrhunderts entscheidend geprägt haben. Zwischen beiden besteht jedoch eine Gemeinsamkeit: Sie schließen eine wechselseitige Einwirkung onto- und phylogenetischer Prozesse aufeinander aus.

4.3.2 Weismanns Deszendenz- als Entwicklungstheorie

Die Keimplasmatheorie war eine Entwicklungstheorie, die Entstehung und Vielfalt des Lebens erklären sollte. Weismanns Theorien sind ein wichtiges Bindeglied zwischen dem Darwinismus und der genetischen Evolutionstheorie. Manche seiner Ansichten machen ihn eindeutig zum Zeitgenossen Darwins und zeigen, inwiefern er kein Vordenker der klassischen Genetik gewesen ist. So maß Weismann trotz seiner Ablehnung des Neolamarckismus der Umwelt als letzte Ursache für interne Variationen eine große Bedeutung bei (Winther 2001). Andere Ansichten (wie sein Panselektionismus und die Unterscheidung von Keimbahn und Soma) zeigen, inwiefern er als *der* Neodarwinist eine wichtige Referenz der genetischen Evolutionstheoretiker

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

ker werden konnte. Weismanns entwicklungsbiologisches Denken und sein Versuch, Epigenese und Evolution in ein neues Verhältnis zu stellen, macht ihn in mehr als einer Hinsicht zu einem (deutschen) Biologen des 19. Jahrhunderts. Von Darwin und Haeckel unterscheidet er sich durch seinen Glauben an die „Allmacht der Selektion“ und seinen expliziten Anti-Lamarckismus. Während Weismann von der universellen Geltung der Selektionstheorie schon früh überzeugt war, wandte er sich erst nach Darwins Tod gegen den Lamarckismus. Weismanns Opposition zu Lamarck war in Wirklichkeit eher eine Opposition zu den Vertretern der Naturphilosophie, zu Haeckels Entwicklungslehre und Spencers Evolutionstheorie. Immerhin nennt Weismann sowohl Lamarck als auch den Naturphilosophen Oken als Vorläufer evolutionären Denkens. Der Austausch zwischen Weismann und Spencer führte zu einer Polarisierung des evolutionstheoretischen Diskurses, weshalb Gould Weismanns Anti-Lamarckismus auf einen Anti-Spencerismus zurückführt (Gould 2002, S. 197). Aber warum und wie konsequent hat Weismann die Vererbung erworbener Eigenschaften abgelehnt? Was genau hat er darunter verstanden?

Auch bei Weismann haben die Begriffe „Evolution“ und „Epigenese“ noch ihre ältere Bedeutung. Weismann rezipiert Probleme, die schon bei Leibniz und Kant zu finden waren: „Die Evolutionstheorie [...] behauptet, dass die Entwicklung des Eies zum fertigen Tier eigentlich keine Neuschaffung sei, sondern nur eine Entfaltung schon im Ei anwesender, unsichtbar kleiner Teile. Sie nimmt an, dass die Teile des fertigen Organismus vorgebildet seien im Ei, daher sie auch Präformationslehre genannt wird.“ (Weismann 1902a, S. 287) Evolution und Epigenese werden wieder gegenübergestellt: „Wolffs Epigenesis hat die Theorie Bonnets so völlig aus dem Feld geschlagen, dass bis in die neueste Zeit hinein Epigenesis allein als wissenschaftlich berechtigte Theorie betrachtet wurde, und eine Rückkehr zur Evolution als Rückschritt gegolten haben würde.“ (Weismann 1902a, S. 288) Weismann hält den Triumph der Epigenese aber für vorläufig, weil diese noch keine „Entwicklungstheorie“ sei: „Theorie ist nicht die Beobachtung einer Erscheinung oder Erscheinungsreihe, sondern die Erklärung derselben. [...] Wir stehen also der alten Epigenese eben so fremd gegenüber, als der alten Evolution und müssen eine Entwicklungs- und Vererbungstheorie auf neuer Basis aufrichten.“ (Weismann 1902a, S. 288 f.) Weismann spricht noch von Entwicklung, wo wir heute von Evolution sprechen; er spricht von Evolution, wo wir Präformation lesen; und er spricht von Epigenese, wo wir Entwicklung meinen.

Die Grenzen der Epigenese sah Weismann darin, dass ohne die Annahme von Erbanlagen die Naturgeschichte nur durch Umwelteinflüsse zu erklären wäre. Darum muss es eine Beziehung zwischen den chemischen Teilchen im Keimplasma und dem fertigen Organismus geben, auch wenn diese sich (der Form nach) nicht ähneln müssen. Weismann lehnt eine „anlagenlose, oder gar, wie Herbert Spencer will, völlig homogene Keimsubstanz“ (Weismann 1902a, 290) ab und setzt dem unentbehrliche Anlagen entgegen: „Determinanten“. Dennoch wäre es falsch,

4 *Phylo- und ontogenetische Evolution*

Weismann für einen Deterministen zu halten: „gewiss ist das Organ im Keim prädestiniert, aber nicht als solches präformiert.“ (Weismann 1902a, S. 320) Eine wichtige Funktion in Weismanns Theorie erfüllten die Determinanten zur Erklärung einer unabhängigen Veränderlichkeit von einzelnen Aspekten des Organismus: „So viel ist jedenfalls sicher, dass in allen diesen Fällen künstlicher Abänderung einzelner Charaktere das Keimplasma irgendwie verändert wird, [...] nicht aber der ganze Organismus, und das heißt wiederum nichts anderes, als dass nur die Determinanten jener Teile abgeändert haben.“ (Weismann 1902a, S. 292). Mit der Annahme erblicher Determinanten wird auch die Idee erblicher Variation in einer definitiven (tautologischen) Weise festgelegt: „Erblich variabel aber müssen alle Teile sein, die sich selbständig von den Vorfahren her verändert haben.“ (Weismann 1902a, S. 296). Diese hypothetische Selbstständigkeit ist ein entscheidender Punkt in Weismanns Denken.

Besonderen Evidenzcharakter hat für den Entwicklungsbiologen Weismann die Metamorphose, weil sich hier verschiedenen Entwicklungsstadien betrachten lassen (z. B. Raupe, Puppe und Imago), die unabhängig voneinander veränderlich und variabel sind: „Es bedürfte eigentlich gar keiner besonderen Beweise, dass die Raupe und Schmetterling in hohem Grade unabhängig voneinander erblich abändern, da die Tatsache der Metamorphose allein schon hinreicht, um dies zu beweisen. [...] Es müssen also die Teile des Insekts sich in seinen verschiedenen Lebensstadien unabhängig voneinander und erblich verändern können.“ (Weismann 1902a, S. 297).

Die „Widerlegung aller epigenetischen Entwicklungstheorien“ bedeutet bei Weismann die Widerlegung einer „anlagenlosen Keimsubstanz [...] die den komplizierten Körper dadurch hervorbringen soll, dass sie sich lediglich unter dem Einfluss der äußeren (extra- und intrasomatischen) Einwirkungen Schritt für Schritt verändert“ (Weismann 1902a, S. 326). Weismann richtet sich gegen eine epigenetische Erklärung der Entwicklung: „es muss im Keimplasma etwas vorhanden sein, dessen Veränderung nur einen bestimmten Teil eines bestimmten Stadiums verändert“ (Weismann 1902a, S. 327). Weismann sieht also in der Unabhängigkeit und Rekombinatorik variierender Merkmale in physiologischer und ontogenetischer Dimension das schlagende Argument dafür, dass auch in der Keimsubstanz selbst eine analoge Differenziertheit, Unabhängigkeit und Rekombinierbarkeit vorliegen muss. Weismann versucht eine Rückführung der natürlichen Variabilität auf die Variation der Determinanten und geht dadurch in einem wichtigen Punkt über Darwin hinaus. Eine Adaptivität der Organisation selbst ist bei Weismann nicht mitgedacht; darum muss es eine selbstständige Veränderlichkeit der Erbanlagen geben.

Die Determinanten sind weder isoliert noch partikulär und sie sind auch keine Informationsträger: „Leblose Determinanten kann es nicht geben, dieselben müssen Lebenseinheiten sein, fähig, sich zu ernähren, zu wachsen und durch Teilung zu vermehren.“ (Weismann 1902a, S. 302). Erkennbar wird der entwicklungsbiologische Grundcharakter seiner Theorie daran, dass Weismann einer linearen Zuordnung zwischen Determinanten und Eigenschaften eine klare Absage

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

erteilt: „Überhaupt wird man sich vor der Vorstellung hüten müssen, als würden Eigenschaften vererbt. [...] die Determinanten sind nicht Samenkörner einzelner Eigenschaften, sondern Mitbestimmer des Wesens der Teile, welche sie beeinflussen.“ (Weismann 1902a, S. 311). Weismanns Theorie ist nicht durch die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp zu erfassen, eine reduktionistische Erklärung der Ontogenese selbst ist nicht vorgesehen. Die hohe Redundanz der Ontogenese erfordert hingegen: „dass also das Keimplasma nicht ein loser Haufen von Determinanten sei, sondern ein Bau, eine Architektur besitze, in welcher den einzelnen Determinanten bestimmte Stellen angewiesen sind. Die Stellung der Determinanten zueinander kann nicht auf Zufall beruhen, sondern teils auf ihrer historischen Entwicklung aus älteren Vorfahrendeterminanten, teils aber auf inneren Kräften, wie wir sie flüchtig schon für den inneren Zusammenhalt der Determinanten selbst angenommen haben.“ (Weismann 1902a, S. 307). In der Organisation des Keimplasmas erkennt Weismann einen evolutionär geformten Raum, dessen genauere Aufklärung eine naturhistorische Rekonstruktion erlaubt. Weismann eröffnet insofern neue Forschungsfelder für evolutionäre Fragestellungen und postuliert nicht einfach (proto-)genetische Korrelate zur Erklärung bestimmter Eigenschaften.

Weiterhin unterscheidet Weismann die erbgleiche und erbungleiche Teilung von Zellen, um die Zielgerichtetheit der Determinanten erklären zu können. Weismann schlägt (epigenetischen) Mechanismen der Aufteilung von Faktoren vor, die heute für die Expressionsunterschiede in Zellen verantwortlich gemacht werden. „Es gibt keine zwei Tochterzellen einer Mutterzelle, die untereinander ganz gleich wären, die Verschiedenheiten aber [...] können sich [...] in späteren Nachkommen bis zur gänzlichen Verschiedenheit des Baues steigern, und auf einer solchen, von innen kommenden und gesetzmäßig im voraus festgestellten Steigerung der Differenzen der Tochterzellen beruht die ganze Ontogenese“ (Weismann 1902a, S. 309). Ähnlich wie Darwin nimmt Weismann an, dass inaktive Determinanten eine Zeit lang weitergegeben werden können und erst im Laufe der Ontogenese zum Tragen kommen: „Vom Ei an wird also durch die Zellteilungen der Embryogenese eine Masse von Determinanten weitergegeben, welche erst später aktiv zu werden haben.“ (Weismann 1902a, S. 311). Interessanterweise stellt Weismann auch die Determinanten noch als zusammengesetzte Lebenseinheiten vor: „Das Aktivwerden denke ich mir in ähnlicher Weise, wie dies de Vries seinerzeit für seine Pangene angenommen hat, kleinste Teilchen, welche eine ähnliche bestimmende Wirkung in seiner Pangentheorie zu spielen haben, wie in der Keimplasmatheorie die Determinanten; ich denke mir, dass die Determinanten sich zuletzt in die zusammensetzenden kleinsten Lebensteilchen, die Biophoren, auflösen, und dass diese nun durch die Kernmembran hindurch in den Zellkörper auswandern.“ (Weismann 1902a, S. 311). Auch wenn Weismann noch keine verschiedenen Typen von Biomolekülen unterscheiden kann, klingt in seiner Theorie bereits das molekulare Dogma an.

Besondere Beachtung verdient eine Theorie, die Weismann diskutiert, aber verworfen hat:

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

„Ich habe mir deshalb von Anfang an überlegt, ob man nicht etwa besser täte, die Determinantentheorie derart auszubauen, dass man keine Zerlegung des Ids im Laufe der Ontogenese annähme, sondern sich jedes Aktivwerden einer Determinante abhängig dächte von einem spezifischen Reiz, der in vielen Fällen nur von einer bestimmten Zelle ausgeübt werden könne, also von internen Einflüssen, in anderen von äußeren. Das erste hat eigentlich schon Darwin angenommen in seiner [...] Theorie der Pangenesis. Dort erteilt er seinen ‚Keimchen‘ die Fähigkeit, bestimmte Zellen hervorzubringen, was sie aber nur dann vollbringen können, wenn sie in diejenige Zelle gelangen, welche in der Entwicklung derjenigen vorausgeht, welche sie hervorbringen sollen. In die Sprache unserer Theorie übersetzt würde das heißen: in jeder Zelle ist der gesamte Determinantenkomplex enthalten, wie er schon in der Keimzelle enthalten ist, aber auf jedem Stadium der Ontogenese, d. h. in jeder ihrer Zellen wird immer nur diejenige Determinante zur Tätigkeit ausgelöst, welche die folgenden Zellen zu bestimmen hat, und zwar durch den Reiz, welchen die spezifische Natur dieser Zelle auf diese Determinante ausübt. Mir schien dies unwahrscheinlich, und ich verwarf diese Hypothese, schon wegen der ungeheuren Masse spezifischer Reize, die sie erfordert, aber auch noch aus anderen Gründen, die im Verlauf dieser Vorträge noch berührt werden.“ (Weismann 1902a, S. 312).

Weismann setzt seine Determinanten in Bezug zu Darwins Pangenestheorie. Dass die Determinanten (wie Darwins Keimlinge) in jeder Zelle vorhanden sein könnten, lehnt Weismann aufgrund der anzunehmenden Vielzahl spezifischer Reize ab. Erstaunlicherweise hat Darwin in dieser Hinsicht dem Mikrokosmos mehr Potential zugeschrieben als Weismann. Was Weismann *und* Darwin fehlte, waren Konzept und Wissen von der Spezifität der Biomoleküle. Erst die Kenntnis der molekularbiologischen Grundlagen erlaubt heute, Vielzahl und Spezifität des biologischen Mikrokosmos zu verstehen. Am Beispiel Weismanns lässt sich erkennen, wie die Vielzahl spezifischer Reize (oder in der heutigen Sprache: Informationen) in einen Gegensatz zur Theorie genetischer Determinanten (oder eines genetischen Determinismus) geriet. In der Systembiologie wird heute versucht Komplexität *und* Ganzheit der zellulären Dynamik zu beschreiben und erklären. Ebenso wenig sich die Entwicklung des Organismus auf eine Dynamik der Determinanten leisten lässt, ist die Systemdynamik auf eine Klasse von Biomolekülen oder deren Informationsgehalt zurückzuführen.

Weismann schließt eine Plastizität der Determinanten in seine Theorien mit ein und geht davon aus, dass „die Determinanten nicht unter allen Umständen immer nur ein und dasselbe Gebilde hervorbringen, sondern dass sie [...] lebendige Einheiten spezifischer Zusammensetzung sind, die in den Gang der Entwicklung eingreifen, und die bei normalen äußeren Einflüssen den normalen Teil entstehen lassen, bei ungewöhnlichen Einflüssen aber, falls diese nicht jede Entwicklung ausschließen, einen abnorm gestalteten Teil.“ (Weismann 1902a, S. 315). Zugleich erkennt er an, dass die normalen Entwicklungsbedingungen Voraussetzungen der Wirkung der

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

Determinanten sind und Abweichungen von diesen auch auf die Determinanten einwirken können. In dieser Anerkennung einer Abhängigkeit der Determinanten vom ontogenetischen Kontext zeigt sich, wie wenig restriktiv Weismann diesbezüglich gedacht hat. Weismanns Bezüge zu Embryologie und Entwicklungsbiologie erklären, warum seine Determinanten wenig mit den Genen der frühen Genetik zu tun haben und weit mehr eine Synthese von Entwicklungs- und Anpassungstheorie der Naturgeschichte darstellen. Weismann denkt die Determinanten als physikalisch-chemische Entitäten, die selbst lebendig sind, und deren Wirkung nicht apriorisch feststeht, sondern vom Entwicklungskontext abhängig ist. Ein genetischer Determinismus steht in Widerspruch zu Weismanns Theoriebildung.

Für Romanes bestand der große Unterschied zwischen Weismanns Deszendenztheorie und Darwins Pangenestheorie darin, wie die Unterscheidung angeborener und erworbener Eigenschaften fundiert ist und wie (absolut oder relativ) die Kontinuität der Lebewesen im Laufe der Zeit gewährleistet ist (Romanes 1893). In Darwins Pangenese formieren und finden sich die Erbanlagen in den Gameten ein und repräsentieren insofern den Organismus zum Zeitpunkt der Fortpflanzung. Bei Weismann hingegen finden wir eine Kontinuität der Erbanlagen, die bis zum Ursprung des Lebens zurückreicht und seit dieser Zeit isoliert blieb. Beide Theorien versuchen also die naturhistorische Kontinuität vererbungstheoretisch zu erklären. Doch die Herstellung dieser Kontinuität erfolgt bei Darwin im Laufe der Zeit, während sie bei Weismann durch die Isolierung der Keimzellen am Anfang der Phylogenese angelegt ist. Während bei Darwin die Variation der Erbanlagen zu jeder Zeit möglich ist, ist sie bei Weismann im Wesentlichen nur zum Zeitpunkt der sog. Amphimixis, also der Verschmelzung der Erbanlagen, möglich. Die möglichen Quellen der Variation werden bei Weismann also in zwei Hinsichten radikal eingeschränkt: Natürliche Variation ist (1) das Ergebnis der Rekombination von Determinanten (2) zu einem einzigen Zeitpunkt am Beginn der Ontogenese.

Darüber hinaus spielte Weismanns Glaube an die „Allmacht der Selektion“ sicherlich eine Rolle bei der Ablehnung einer Vererbung erworbener Eigenschaften. Weismann konnte in den späteren Schriften Darwins deutlich sehen, wohin die Annahme neolamarckistischer Prozesse führte: zu einer Relativierung des Selektionskonzepts. Zudem machten die zellbiologischen Befunde es Weismann unmöglich, noch einen plausiblen Mechanismus für die Vererbung erworbener Eigenschaften anzunehmen. An die Stelle des neolamarckistischen Szenarios setzt er statt dessen Erweiterungen der Selektionstheorie wie die Intra-Selektion und die Selektion der Determinanten (siehe 4.3.4). Mit der axiomatischen Setzung einer Barriere zog Weismann anschließend eine Grenze, die das Paradigma absicherte. Seit Weismann kann niemand mehr die Vererbung erworbener Eigenschaften unhinterfragt annehmen. Viele der späteren (anerkannten wie auch abgelehnten) Thesen Weismanns schlossen Lücken, die sein Anti-Lamarckismus hinterließ, oder lieferten seinem Anti-Lamarckismus Argumente, welche die Empirie nicht liefern

4 *Phylo- und ontogenetische Evolution*

konnte. Weismanns theoretische Auseinandersetzung trieb die Bildung neuer prüf- und widerlegbarer Hypothesen voran. Seine Annahmen beruhten dennoch auf theoretischen Setzungen und wir sollten ihren hypothetischen Charakter nicht aus den Augen verlieren. In der Evolutionsbiologie kann die Faktizität der Naturgeschichte selbst als gegeben angesehen werden – über alle theoretischen Erklärungen zum Verlauf und den Modi der Naturgeschichte muss es einen fortwährenden, kritischen Austausch geben.

Fragen um die Vererbung erworbener Eigenschaften und Fragen nach der Rolle natürlicher Selektion werden heute oft getrennt behandelt, obwohl sie ein gemeinsames Thema haben: die Frage nach den Modi der Anpassung. In den Debatten zur Zeit Weismanns waren diese Zusammenhänge klarer als heute. Romanes beschrieb beispielsweise, wie sich die Rolle der natürlichen Selektion mit dem Schritt von Darwin zu Weismann änderte: „We may say that natural selection is ever waiting and watching for such combinations of germ-plasm as will give the resulting organisms the best possible chance in their struggle for existing [...] combinations of germ-plasm when once effected are so stable that they would never alter except as a result of entering into new combinations“ (Romanes 1893, S. 22). Die Ablehnung einer Vererbung erworbener Eigenschaften reduziert die Quellen der Variation auf die Rekombination der Determinanten des Keimplasmas und beschränkt gleichzeitig die natürliche Selektion auf die Auswahl der Kombinationen von Determinanten. Diese Einschränkung markiert einen frühen Schritt in der späteren Normierung natürlicher Variation und schon den entscheidenden in der Überhöhung natürlicher Selektion. Der Unterschied zwischen Darwin und Weismann ist also bei weitem nicht nur ein vererbungstheoretischer – die theoretischen Veränderungen sind so folgenschwer, dass davon auch die Konzepte von Variation, Selektion und Kontinuität beeinflusst werden. Bei Weismann fehlt die Möglichkeit einer (qualitativen) Mutation der Determinanten. Weil es nur Rekombinationen und Mengenänderungen von Determinanten gibt, kann Weismanns Vererbungstheorie keine Innovationen erklären. Romanes kritisierte diese explanatorische Schwäche und wies darauf hin, dass natürliche Selektion demzufolge in einem Modus des Wartens und Ausschauhaltens auf neue Kombinationen gefangen sei. Verglichen mit der Rolle der natürlichen Selektion bei Darwin ist dies eine enorme Einschränkung. Die Plausibilität der Selektionstheorie wird durch die Einschränkung der Quellen natürlicher Variation auf die Rekombination erblicher Determinanten ebenfalls beeinträchtigt. Daraus erklärt sich, warum nicht nur Neolamarckisten, sondern auch Darwinisten gegenüber Weismanns Deszendenztheorie ablehnend blieben. Romanes konnte sich nicht damit zufrieden geben, dass die Zahl der Determinanten bei Weismann auf die Welt der Einzeller zurückgeführt wird, sodass seit der Entstehung mehrzelliger Lebewesen in diesen keine neuen Determinanten mehr entstehen konnten. Und bezüglich der Entstehung der Determinanten in der Welt der einzelligen Lebewesen müsste auch Weismann auf eine lamarckistische Theorie zurückgreifen: „All congenital variations which now occur in multicellular

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

organisms, are really the distant results of variations that were aboriginally induced in their unicellular ancestors by the direct action of surrounding conditions of life.“ (Romanes 1893, S. 23). Später ging Weismann auf Romanes' Einwände indirekt ein, indem er neue Typen von Selektion vorschlug (siehe 4.3.4). Er versuchte, die explanatorischen Schwächen seiner Vererbungstheorie also selektionstheoretisch aufzufangen.

Weismann verlagert das Problem der Innovation in die naturhistorische Vergangenheit. Das Keimplasma wird bei Weismann zum eigentlichen Ort der Naturgeschichte. Eigenschaften des ganzen Organismus werden Eigenschaften des erblichen Teiles, des Keimplasmas und der Determinanten: „Das Keimplasma einer Art wird also nie neu erzeugt, sondern es wächst und vermehrt sich nur unaufhörlich, es zieht sich fort von einer Generation zur anderen, wie eine lange in der Erde fortkriechende Wurzel, von der in regelmäßigen Abständen Sprosse emportreiben und zu Pflänzchen werden, zu den Individuen der aufeinanderfolgenden Generationen. Sieht man die Verhältnisse nur von Seite der Fortpflanzung an, erscheinen die Keimzellen als das Wichtigste an dem Individuum, denn sie allein erhalten die Art, und der Körper sinkt fast zu einer bloßen Pflanzstätte der Keimzellen herab, einem Ort, an dem sie sich bilden, unter günstigen Bedingungen ernähren, vermehren und zur Reife gelangen. Aber man kann die Sache auch umgekehrt auffassen, und die unendliche Wurzel des Keimplasmas mit seinen immer wieder aufs neue zu Individuen werdenden Keimzellen als das Mittel betrachten, durch welches allein der Natur die Aufgabe gelingen konnte, vielzellige Organismen zu schaffen, Individuen von hoher und höchster Differenzierung und Leistungsfähigkeit, und geeignet zur Anpassung an alle möglichen Lebensbedingungen, also zur Ausnutzung aller sich darbietenden Lebensmöglichkeiten.“ (Weismann 1902a, S. 339 f.). In dieser bildlichen Beschreibung zeigt sich Weismanns Orientierung an Darwins Bild vom Baum des Lebens – mit dem entscheidenden Unterschied, dass bei Weismann nicht mehr die Lebewesen, sondern ihr Keimplasma die Kontinuität der Lebewesen und damit der Naturgeschichte sichern. Ähnlich wie Darwin und Haeckel spiegelt Weismann die phylogenetische Genealogie in die Ontogenese und Mikrobiologie. So konnte er trotz seiner explizit entwicklungsbiologischen Theoriebildung zu einem Vorläufer für Genetik und genetische Selektionstheorie werden.

Die Rezeption Weismanns war massiven Verzerrungen und Vereinfachungen unterlegen. Insbesondere die neuartige Synthese der Konzepte Variation, Vererbung und Entwicklung macht Weismann zu einem eigenständigen Nachfolger Darwins, der Akzentverschiebungen vornahm, die heute manchmal mit Darwins Ansichten verwechselt werden. Weismann verfolgte eine eigenständige Theoriebildung, in der Entwicklungs- und Vererbungstheorie eng miteinander verzahnt waren. Darum könnten auch evolutionäre Entwicklungsbiologen in ihm einen Vorläufer erkennen. Die Konzeption der Determinanten Weismanns zeigt, dass er einerseits mechanistischer und materialistischer gedacht hat als wir dies von der molekularen Genetik gewohnt

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

sind, andererseits diese Determinanten für Weismann lebendig waren und einer eigenen Selektion unterlegen waren, d. h. Eigenschaften hatten, die wir eigenständigen Organismen zuweisen würden. Obwohl auf den ersten Blick ein Vorläufer einer Theorie der Gene, macht gerade seine Determinantentheorie verständlich, warum Weismann mit dem Mendelismus nicht viel anzufangen wusste. Weismanns Determinanten stehen Darwins Keimlingen in dieser Hinsicht noch sehr nahe, auch wenn er diesen andererseits keine lamarckistischen Eigenschaften mehr zuschreibt und sie stattdessen einer eigenen Selektion unterworfen sieht.

Darwin wollte im Konzept der Vererbung noch eine ganze Reihe von Beobachtungen fassen, in denen der lebende Organismus sowohl Fähigkeiten zur Regeneration und dynamischen Selbstregulation als auch der Reversion zu älteren Erscheinungsformen aufweist. Die große Schwierigkeit einer solchen Vererbungstheorie und der Pangenese-Theorie bestand darin, die makroskopischen Beobachtungen (Phänomene) der Kontinuität des Lebens in einer überzeugenden Weise zu erklären. Eine wirklich fundierte molekularbiologische Erklärung stand Darwin nicht zur Verfügung. Weismann hingegen hatte früh die Vision einer Vererbungstheorie, die eine physikalisch-chemische und mikrobiologische Erklärungsebene wählt, um die Kontinuität und Veränderlichkeit der Lebewesen zu erklären. Weismanns atomistische und reduktionistische Ausrichtung ist paradigmatisch für die Suche nach einem geeigneten Substrat der Vererbung geworden, welche die Forschung nach Darwin beflügelte. Aufgrund einiger materialistischer Grundüberzeugungen führte die Suche nach einer solchen Vererbungs-substanz eine Reihe von Implikationen mit sich, die noch heute (wissenschaftstheoretisch und -historisch) in ihren Konsequenzen und Erfordernissen unterbestimmt geblieben sind:

- Zum einen muss eine physikalisch-chemische Kohärenz des zu suchenden Substrats angenommen werden, d. h. die Vererbungseinheiten bedürfen auch einer einheitlichen materiellen Basis. Diese Annahme kann z. B. dazu führen, Belege für die Vererbung über eine Stoffklasse zugleich als Belege gegen die Vererbung über eine andere Stoffklasse zu lesen, obwohl das eine aus dem anderen nicht notwendig folgt.
- Zum anderen legt die Annahme eines Substrates der Vererbung eine eindeutige Abgrenzbarkeit dieses Substrats von dem, was nicht selbst Substrat der Vererbung sein kann, nahe. Diese Annahme kann z. B. dazu führen, Belege für die Vererbungsrelevanz einer Stoffklasse als Belege für eine generelle Vererbungsrelevanz dieser Stoffklasse zu lesen, obwohl auch dieser Schluss nicht notwendig ist.

Der DNA-Zentrismus ist eine Folge dieser Implikationen. Jede Vererbungstheorie, die diese Annahmen implizit oder explizit mit sich führt, ist zudem auf die Unterscheidbarkeit zwischen dem, was vererbt wird, und dem, was nicht vererbt, sondern neu geformt wird, angewiesen. Die

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

Unterscheidung von Erbllichkeit und Nichterbllichkeit wird erst durch die Annahme einer Erbsubstanz zu einer distinkten Unterscheidung. Mit der Annahme einer bestimmten Erbsubstanz wird die Weismann-Barriere zu einer plausiblen Option. Obwohl wir es zunächst nur mit einer heuristischen Unterscheidung zu tun haben, beruht Weismanns Theoriebildung auf dem expliziten Versuch, diese Unterscheidung ontologisch zu fundieren. Die Unterscheidung funktional getrennter Klassen von Biomolekülen bei Monod ist noch ein Folge dieser Ontologisierungen theoretischer Implikationen (siehe 5.3.1).

Die ontologische Begründung für die Unterscheidbarkeit von Vererbtem und Nicht-Vererbtem lieferte Weismann mit seiner Unterscheidung von Keimbahn und Soma. Diese sog. Weismann-Barriere zieht eine Grenze zwischen Vererbungssubstanz und dem zu formenden Körper. Zunächst hat Weismann seine Unterscheidung noch durch die Unterscheidung zwischen Körper- und Keimzellen fundiert. In einem späteren theoretischen Schritt (von der ersten zur zweiten Auflage seiner Keimplasma-Theorie) relativiert er die Unterscheidung von Körper- und Keimzellen und macht eine elementare Unterscheidung zwischen den Zellkernen von Körper- und Keimzellen (Romanes 1893, S. 28 ff.). Die Barriere wurde also im Laufe der Theoriebildung verschoben; eine Tendenz, die auch nach Weismann anhielt.

Genau genommen müssen wir bei Weismann wenigstens zwei Barrieren unterscheiden: (1) die (frühere) Unterscheidung von Keim- und Körperzellen, aus der auch eine Barriere des Keimplasmas folgt, weil zwar die Keimzellen die Determinanten aller Körperzellen enthalten und diese (durch die Aufteilung während der Zellteilung) weitergeben, nicht aber umgekehrt; und (2) die Unterscheidung von Nucleoplasma (im Kern) und Cytoplasma, in der ebenfalls nur eine Richtung der Beeinflussung möglich ist. In einer Vorform des molekularen Dogmas konnten die Biophoren Weismanns zwar durch Membranporen vom Kern ins Cytoplasma wandern, nicht aber zurückkehren. Die zweite Barriere beruht auf der vermeintlichen Undurchdringlichkeit der Kernmembran.

Erst nach der Fokussierung auf den Nucleus nahm Weismann eine Hierarchisierung der Elemente des Keimplasmas vor. Als die bloße Unterscheidung von Körper- und Keimzellen nicht mehr hinreichend war, benötigte Weismanns Theorie eine Differenzierung des Keimplasmas selbst. So entstand bei Weismann ad hoc auch ein Vorläufer des molekularen Dogmas: Die hypothetischen Biophoren bestehen aus Molekülen und können vom Nucleoplasma ins Cytoplasma gelangen, nicht aber wieder zurückkehren. Weismann stellt sich eine Klasse von Biomolekülen vor, die mittels weiterer Aggregation die Erbdeterminanten bilden, und die selbst nur neu kombiniert, nicht aber verändert werden können. Wie weit wir heute von einer materialistischen Vererbungstheorie entfernt sind, können wir an Weismanns Theoriebildung deutlich erkennen. Der Schritt von Weismanns Vererbungs-Materialismus zur genetischen Information ist beträchtlich. Die molekulare Genetik hat mit dem Dogma vom genetischen Informationsfluss die bei

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

Weismann angelegte Unidirektionalität auf einer anderen Ebene übernommen; das molekulare Dogma als Neoweismannismus. Diese Kontinuität der Unidirektionalitäts-Annahme von Weismanns Vererbungstheorie bis zur modernen Genetik hat eine getrennte Untersuchung von Fragen der Vererbung und Fragen der Entwicklung auf den Weg gebracht und zur Isolation von Onto- und Phylogenese beigetragen.

Hätte sich Weismann seiner alternativen Hypothese zugewandt, dass die Determinanten in allen Zellen vorliegen, wäre es nicht so leicht gewesen, diese von einer Beeinflussung vollständig zu isolieren. Es sind also teils sehr spezifische (heute widerlegte) Annahmen seiner Determinanten-Theorie, die ihn eine theoretische Grenze ziehen ließen. Heute haben beide Hypothesen Weismanns einen festen Stand in der molekularen Entwicklungsbiologie: Die Aktivierung von vererbungsrelevanten Informationen und die Aufteilung von entwicklungsrelevanten Informationen stehen nicht im Widerspruch zueinander. Dieses Nebeneinander von Prozess-typen, die Weismann noch gegeneinander stellte, ist möglich, weil wir mehrere Klassen von „Biophoren“ kennen: DNA, RNA und AA.

Manche Epigenetiker wie Nobelpreisträger Craig Mello sehen in den Biophoren Weismanns sogar Vorläufer von siRNA-Molekülen: „Wenn wir in Weismanns Theorie das Wort ‚Biophor‘ durchgehend mit ‚siRNA‘ ersetzen, haben wir plötzlich eine ganz andere Situation: 1) Für manche Merkmale gibt es ein Teilchen, das siRNAs enthält; 2) diese siRNAs können unabhängig von der Zellteilung wachsen und sich vervielfachen; 3) sowohl der Zellkern als auch das Zellplasma können siRNAs enthalten; 4) eine bestimmte siRNA kann durch viele Kopien vertreten sein; 5) bei der Teilung einer Zelle können die Tochterzellen durch ungleiche Zellteilung siRNAs in unterschiedlicher Art und Zahl erhalten. Mit diesen kleinen Änderungen und in Anbetracht unserer heutigen Kenntnisse über die RNA-Interferenz [...] wird deutlich, dass diese Postulate nicht unbedingt falsch sind. Weismann hatte einige sehr gute Ideen, und wir sollten sie nicht leichtfertig verwerfen.“ (Mello 2007) Diese Parallelisierung ist interessant, greift aber zu weit, weil Weismanns Biophoren keine regulatorische Rolle zukam. Diese ist aber entscheidend, um über ein eindimensionales Bild vom molekularen Informationsfluss hinauszugehen.

Auch wer die Grenzziehungen Weismanns akzeptierte, konnte Weismanns Position zur damaligen Zeit in Frage stellen: „If there is any vital connection whatever between the soma-plasm and the germ-plasm – as the hypothesis itself must admit – then why cannot the soma-plasm directly influence the germ-plasm?“ (Bailey 1894, S. 670 f.). Warum kann das Soma das Keim-plasma nicht beeinflussen? Weismanns Unterscheidung von innen und außen nahm hierbei sicher eine wichtige Rolle ein: „Die Umwandlung der Arten kann nur in zweierlei Weise erklärt werden; entweder beruht sie auf einer besonderen inneren Kraft, die für gewöhnlich nur ruhend in den Organismen vorhanden ist, die aber von Zeit zu Zeit aktiv wird und dann gewissermaßen in neue Formen gießt, - oder sie beruht auf den auch sonst stets wirkenden Kräften, welche das

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

Leben ausmachen, und auf der Beeinflussung derselben durch die wechselnden äußeren Lebensbedingungen.“ (Weismann 1902a, S. 1 f.). Für Weismann ist ein Wechselspiel von Anpassung und Vererbung wie bei Haeckel nicht denkbar. Da sich die Erbsubstanz laut Weismann im Laufe der Entwicklung aufteilt, ist eine Rückwirkung der Umwelt auf die Substanz mechanistisch auch nicht mehr möglich.

Für epigenetische Theorien, die transgenerationale Effekte erklären sollen, sind die beiden Barrieren Weismanns die entscheidenden Ansatzpunkte, um empirische Alternativen aufzuzeigen und die sporadische oder gar systemische Durchlässigkeit dieser beiden Barrieren zu belegen. Erste Hinweise für eine solche epigenetische Widerlegung der Weismann-Barrieren liegen inzwischen vor, doch wir sind noch weit davon entfernt zu verstehen, ob diese Durchlässigkeit der Weismann-Barrieren selten oder häufig, zufällig oder kontrolliert geschieht. Erst in der kritischen Debatte zu Weismanns Barrieren entstehen falsifizierbare Thesen aus einer im Grunde dogmatischen Lehre. Die heutige Theoriebildung bedarf einer Erklärung, warum Vererbungsbarrieren weder einfach geschlossen (naiver Neodarwinismus) noch offen (naiver Neolamarckismus) sind. Dazu müssen Eigenschaften wie Selektivität und Spezifität solcher Barrieren untersucht und erklärt werden.

Weismann war Anti-Lamarckist in dem Sinne, dass er eine direkte Weitergabe erworbener Eigenschaften an die folgenden Generationen ablehnte. Er war auch darum von der Allmacht der Selektion überzeugt, weil er nur die Alternative einer direkten Vererbung von Umwelteinflüssen vor Augen hatte. Dieses Entweder-oder ist für das 20. Jahrhundert paradigmatisch geworden. Weismanns Barriere machte undenkbar, was für Darwin und viele Darwinisten noch evident war: Der Erwerb neuer Eigenschaften ist selbst adaptiver Natur. Die Alternative eines naiven Neolamarckismus und eines naiven anti-lamarckistischen Pan-Selektionismus ist selbst nicht alternativlos, sondern das Ergebnis einer Grenzziehung. Neolamarckismus und Neodarwinismus garieten so in eine explanatorische Konkurrenz, für die kein Kompromiss gefunden wurde, der den Streit empirisch und theoretisch befrieden konnte. Die zunehmende ideologische Aufladung mit ökonomischen Referenzen hat in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts so weit geführt, dass in der Biologie unterschiedliche Weltanschauungen aufeinander prallten. Erst Ende der 80er Jahre wurden im Zuge der jüngeren Epigenetik auch lamarckistische Mechanismen wieder diskutiert (siehe 5.3.3). Auch hier sind die Auswirkungen epochaler, politischer Ereignisse wirksam geworden: Es ist vielleicht kein bloßer Zufall, dass das Ende des politischen Ost-West-Konfliktes und die Öffnung politischer und ökonomischer Grenzen in die gleiche Zeit fiel wie die erneuten Versuche einer theoretischen Öffnung der Weismann-Barriere. Das 20. Jahrhundert verkörpert wie kein Jahrhundert zuvor ein Beispiel für die materielle Realisierung (angeblich unüberwindbarer) ideeller Grenzen bzw. die theoretische Aufladung politisch-ökonomischer Systemunterschiede. Biologische Debatten erlangten in dieser Phase bisweilen eine bedenkliche

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

Stellvertreterfunktion und haben sie bis heute nicht vollständig abstreifen können.

Der kategorische Ausschluss einer Vererbung erworbener Eigenschaften und der Glaube an die Allmacht der Selektion sind zwei wesentliche Motive Weismanns, ohne die wir die doppelte epistemologische Funktion der Barriere nicht verstehen können: Vordergründig schließt Weismann nur aus, dass Einflüsse der Umwelt und Prozesse im Organismus (außerhalb der Gameten oder zumindest außerhalb des Nucleus der Gameten) auf die Vererbungssubstanz wirken können. Dahinter liegt aber eine evolutionstheoretische Beschränkung der Vielfalt auf die Vielfalt der Erbsubstanz. Die Kontinuität der Determinanten ist eindimensional; es gibt keine Möglichkeit der Rückkopplung zwischen verschiedenen Systemebenen.

Theoretische Vorbestimmungen Weismanns haben in eine Sackgasse geführt. Was ist, wenn die Kontinuität der Generationen nicht nur auf *einer* biologischen Ebene bewahrt wird, wenn Veränderungen nicht nur auf *einer* Ebene von Kontinuität stattfinden? Was, wenn die Wechselwirkungen zwischen Ebenen selbst Einfluss auf die Bewahrung oder Veränderung der Lebewesen haben? Was, wenn *verschiedene* Typen von Variation aufeinander Einfluss nehmen? Solche Fragen sind im Rahmen von Weismanns Theorien nicht beantwortbar, weil Kontinuität dort eindimensional gedacht ist. Fragen der Vermittlung stellen sich insofern gar nicht erst.

Obwohl die Undurchlässigkeit der Weismann-Barriere heute umstritten ist, wurde das Konzept der Barriere selbst bislang nicht analysiert. Eine Annahme und Ablehnung der Weismann-Barriere führen gleichermaßen in die eben erwähnte Sackgasse. Wir sind mit Belegen *für* die Existenz von epigenetischen Barrieren *und* mit Belegen *gegen* die Existenz genetischer Barrieren konfrontiert (Audergon u. a. 2015; Heard u. Martienssen 2014; Sabour u. Schöler 2012). Weismanns These hat Verifikationen und Falsifikationen erfahren und es wäre einseitig, sie für existierend oder nicht existierend zu halten. Die empirischen Belege erfordern, dass wir über die Barriere als Konzept selbst nachdenken. Die empirischen Belege lassen keine Ja-Nein-Entscheidung zu. Die Konzepte sind dieser Sachlage anzupassen - nicht umgekehrt.

Die Geschichte des Neolamarckismus und Neodarwinismus lässt sich als eine Geschichte der gegenseitigen Ignoranz empirischer Belege lesen. Die Funktion der Weismann-Barriere war nicht nur theoretischer, sondern auch metatheoretischer Art: Sie hat nicht nur eine These über die biologische Realität formuliert, sondern auch eine Grenze zwischen Denkbarem und Undenkbaarem gezogen. Darwins Schriften belegen, dass diese Grenze weder notwendig noch tradiert war. Sie wurde erst später gezogen und hat selbst Geschichte gemacht. Weismanns Grenzziehungen spielten eine andere Rolle als die cusanischen Grenzen: Nicht die Überwindung derselben, sondern ihre Zementierung war die Folge. Weismanns Abkehr von einem Glauben an die Vererbung erworbener Eigenschaften gegen Ende des 19. Jahrhunderts nahm den Zeitgeist der Genetik vorweg. Seine eigene theoretische Auseinandersetzung mit dem sog. Lamarckismus hat zur Konzeption einer Barriere geführt, die biologischer Natur sein sollte. Das war ein wichtiger Schritt

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

zur Verwissenschaftlichung, selbst wenn er sich als falsch herausstellen sollte. In Weismanns Barriere finden wir einen empirisch prüfbaren Erklärungsversuch für die theoretische Unterscheidung von erblichen und erwerbbaaren Eigenschaften. Diese Unterscheidung ist eine Grundlage der Genetik und kann auch in der Epigenetik nicht einfach aufgehoben werden. Heute stellt sich vielmehr die Frage, welche biologische Funktion die Differenzierung in erblichen und erwerbbaaren Eigenschaften spielen könnte und unter welchen Bedingungen diese Funktion erfüllt werden kann. Systembiologisch könnten Fragen der informationellen Effizienz, der Robustheit und Flexibilität eine wichtige Rolle dabei spielen, ob eine bestimmte Eigenschaft erblich ist oder nicht, ob sie erworben werden kann oder nicht. Wir müssen viel differenzierter über das Für und Wider von informationellen, funktionalen und andersartigen Barrieren diskutieren. Aus heutiger Sicht ist klar, dass Barrieren der Vererbung nicht durch die Abschottung funktionaler Räume begründbar sind. Angesichts der räumlichen Konnotation des Begriffs der „Barriere“ hat dies auch Konsequenzen für unser Denken über Räumlichkeit in der Molekularbiologie. Das Dogma der Molekularbiologie hat diesem Umstand (der Interdependenz molekularer Räume) schon in den 70er Jahren Rechnung getragen. Da die Barriere aber nicht diskutiert, sondern nur angenommen (oder abgelehnt) wird, verdeckt das Konzept in seiner jetzigen Form die eigentliche Problematik der Unterscheidung. In den Köpfen und Lehrbüchern steht die Weismann-Barriere noch und kann auch nicht einfach fallen. Das Konzept der Grenze selbst muss neu bestimmt werden.

4.3.3 Hertwig zum Werden des Organismus

Trotz der mikroskopischen Revolution am Ende des 17. Jahrhunderts dauerte es noch etwa 200 Jahre, bis Oscar Hertwig 1875 den Befruchtungsvorgang am Seeigel-Ei beobachtete (Hertwig 1876). Die Akzeptanz der Präformationslehre im 18. Jahrhundert *und* die spätere Fokussierung der Epigeneselehre auf radikale Neubildung aller Strukturen dürften eine entscheidende Rolle für die späte Entdeckung der Befruchtungsvorgänge gespielt haben: Der Ovist Spallanzani hatte bereits ein ganzes Jahrhundert vor Hertwig herausgefunden, dass die Samenflüssigkeit ohne Spermien nicht mehr befruchtungsfähig ist. Theoretische und metaphysische Oppositionen nahmen lange Einfluss darauf, was in den Strukturen des biologischen Mikrokosmos gesehen wurde und was nicht, welche Fragen gestellt wurden und welche nicht. Den epigenetisch denkenden (Entwicklungs-)biologen galten Zellkern und Chromosomen als neu gebildete Strukturen (Cramer 1985, S. 92 ff.). Erst Hertwig, Strasburger, Boveri und andere klärten in den Jahren nach Hertwigs Entdeckung (1875-1884) mehr und mehr Details zu den Vorgängen bei Mitose, Befruchtung und Meiose auf. Auf diese Entwicklungen ging Darwin selbst nicht mehr ein, bis er 1882 stirbt. Weismann hingegen veröffentlicht auf den neuen Befunden aufbauend 1885 seine These von der Kontinuität der Keimbahn. Als Sutton (1903) schließlich zeigte, wie die men-

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

delschen Regeln auf die Dynamik der Chromosomen zurückzuführen sind, begann bereits eine Epoche der genetischen Theoriebildung, der sich weder Weismann noch Hertwig anschlossen. Nachdem wir Weismanns Ansichten bereits betrachtet haben, lässt sich bei Hertwig eine Weismann entgegengesetzte Theoriebildung beobachten, die sich durch ein epigenetisches Denken und eine Zurückweisung der Selektionstheorie auszeichnet. Diese Zurückweisung handelte ihm die Bezeichnung „Vitalist“ seitens seines Lehrers Haeckel ein, obwohl Hertwig sich explizit gegen rein physikalisch-chemische und vitalistische Theorien aussprach (Penzlin 2010).

Während sich Weismann als Vertreter eines neuen Präformationismus verstand, suchte Hertwig eine mittlere Position zwischen den beiden Extremen, die er folgendermaßen darstellte: „Ist die embryonale Entwicklung Epigenesis oder Evolution? Ist sie Neubildung von Mannigfaltigkeit oder Sichtbarwerden einer vorher uns unsichtbaren Mannigfaltigkeit?“ (Hertwig 1894, S. 8) Hertwig bezeichnet Weismann als einen „neuen Evolutionisten“, womit sowohl Weismanns Darwinismus als auch sein Präformationismus gemeint sein kann: „Wenn zwischen Anlage und Anlageprodukt keine absolute Identität besteht, was nicht der Fall sein kann, dann ist es falsch, die sichtbare Mannigfaltigkeit des Endstadiums des Entwicklungsprozesses in entsprechende, nur unsichtbare Mannigfaltigkeit des Anfangsstadiums einfach zurück zu verwandeln, wie es die alten Evolutionisten getan haben und die neuen Evolutionisten wieder versuchen.“ (Hertwig 1894, S. 83) Mit der Unterscheidung von Anlage und Anlageprodukt wendet Hertwig den Evolutionismus Weismanns epigenetisch: „Bei diesem Verfahren [der neuen Evolutionisten] wird übersehen, dass das Ei ein Organismus ist, der sich durch Teilung in zahlreiche, ihm gleichartige Organismen vermehrt, und dass erst durch die Wechselwirkungen aller dieser zahlreichen Elementarorganismen auf jeder Stufe der Entwicklung sich der Gesamtorganismus allmählich fortschreitend gestaltet.“ (Hertwig 1894, S. 85) Hertwig wirft Weismann vor, dass „die Determinantenlehre [bzgl. der Erklärung der Embryogenese] das Verhältnis von Ursache und Wirkung geradezu umgekehrt“ (Hertwig 1894, S. 95) hat, denn „Weismann verlegt die Ursache für die gesetzmäßige Entfaltung der Anlagen in die Anlagensubstanz selbst hinein; diese ist ihm zugleich Grund und Bedingung für den Verlauf des Entwicklungsprozesses. Nach Weismann muss eine Zelle das werden, was sie ist, weil sie nur mit schon im Keimplasma gegebenem Entwicklungsplan ausgestattet worden ist.“ (Hertwig 1894, S. 98) Hertwig kritisiert eine kausale Projektion von Eigenschaften der Anlagenprodukte auf die Anlagen selbst und kann dadurch die Kritik an der neuen Präformationslehre mit der Kritik an der alten Präformationslehre parallelisieren.

Hertwig betont zudem die Rolle der Außenwelt für die epigenetische Evolution der Anlagen: „Wir dagegen machen die Entfaltung der Anlagen abhängig von Bedingungen und Ursachen, die außerhalb der Anlagensubstanz der Eizelle liegen, aber trotzdem in gesetzmäßiger Folge durch den Entwicklungsprozess produziert werden. Wir erkennen solche erstens in den Wechselbeziehungen, in welche die Zellen eines Organismus, während sie durch Teilung an Zahl zunehmen,

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

in einer sich stetig verändernden Weise zu einander treten, und zweitens in den Einwirkungen der den Organismus umgebenden Außenwelt.“ (Hertwig 1894, S. 99) Hier zeigt sich bereits, dass die heutige Epigenetik auch das Erbe der alten Epigenese-Theorien ist. Dabei überwindet Hertwig einen Antagonismus von inneren und äußeren Ursachen und geht davon aus, „dass sich im Allgemeinen eine scharfe Trennung zwischen inneren und äußeren Ursachen des Entwicklungsprozesse nicht durchführen lässt [...] Äußeres wird fortwährend in Inneres umgewandelt, so dass das Konto der inneren Ursachen sich stetig auf Kosten der äußeren Ursachen vergrößert.“ (Hertwig 1894, S. 99) Das implizite Gleichgewicht zwischen inneren und äußeren Ursachen ist dabei auch als eine Alternative zu Weismanns Barriere(n) zu verstehen.

Der erneuerte Dualismus von Epigenese und Evolution involviert bei Hertwig weitere konzeptuelle Dichotomien: Potentialität vs. Aktualität oder Innen vs. Außen. Diese aufgeladenen Gegenüberstellungen werden in einem zelltheoretischen Kontext thematisiert: „Indem [...] die Zelle ihre selbstständige Individualität im Ganzen verliert, wird die Entwicklungsrichtung, welche sie später einschlägt, und welche zu ihrer besonderen Ausgestaltung führt, nicht durch Ursachen, die in ihr selbst liegen, nicht durch ihr eigentümliche Determinanten im Sinne Weismanns, sondern lediglich durch die Beziehungen determiniert, in welche sie einerseits zum Ganzen und den übrigen Teilen desselben, andererseits zur Außenwelt steht. Diese Beziehungen müssen nun aber naturgemäß verschieden ausfallen, je nach dem Ort oder der Lage, welche die Zellen im Ganzen einnehmen, und dadurch sind wieder unzählige Bedingungen für eine verschiedenartige Entwicklungsrichtung, für Arbeitsteilung und ungleiche histologische Differenzierung gegeben.“ (Hertwig 1894, S. 111) So ersetzt Hertwig Weismanns Determinantentheorie durch eine relationale Theorie von Zellverbänden. Diese relationistische Epigenese ist sowohl von Blumenbach „Bildungstrieb“ als auch von Bergsons gut 10 Jahre später formulierter „schöpferischer Evolution“ unterscheidbar.

Hertwigs Relationismus greift auf Darwins Korrelationen des Wachstums (und mittelbar auch Goethes Kompensationseffekte im Organismus) zurück: „Die Beziehungen des einzelnen Teiles zu anderen Teilen und zum Ganzen bezeichnet man als Korrelation. Eine solche findet auf jeder Stufe der Entwicklung zwischen allen Teilen eines Organismus bald hier, bald dort mehr ausgeprägt jederzeit statt. Auf den korrelativen Charakter aller Veränderungen während des Entwicklungsprozesses ist gerade der Weismannschen Determinantenlehre gegenüber [...] ganz besonders die Aufmerksamkeit zu schenken!“ (Hertwig 1894, S. 114) Hertwigs Ausführungen decken sich mit einigen Überlegungen Darwins zu den „Gesetzen der Variation“ (siehe 4.2.4). Diese epigenetischen Aspekte des 19. Jahrhunderts sind in der genetischen Evolutionstheorie verloren gegangen bzw. statistisch re-interpretiert worden. Exemplarisch hierfür ist die begriffliche Umwertung der „Korrelation“ zu einem statistischen Konzept.

Die Nähe zwischen Darwin und Hertwig in Fragen zur Epigenese steht in Kontrast zu der

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

Opposition zwischen Hertwig und seinen Kollegen Haeckel und Weismann bezüglich natürlicher Selektion. Die Verflechtung dieser Fragen zur Epigenese, der Selektionstheorie und der Vererbung erworbener Eigenschaften wird an einem Beispiel deutlich, das die Evolutionsbiologie seit Darwin immer wieder beschäftigt hat: der Polymorphismus staatenbildender Insekten. Weismann zog das Beispiel der Arbeiterinnen bei Bienen heran, um die Allmacht der Selektionstheorie zu belegen und gegen die Vererbung funktioneller Anpassung zu argumentieren: Weil die Arbeiterinnen unfruchtbar sind, kann die evolutionäre Entstehung der verschiedenen Morphologien von Königin, Drohne und Arbeiterin nur selektionstheoretisch erklärt werden. Hertwig hingegen sieht darin nur einen Mangel alternativer Erklärungen: „Darauf aber gerade, dass keine andere Erklärung denkbar ist, beruht überhaupt die Notwendigkeit für uns, das Prinzip der Naturzüchtung anzunehmen.“ (Hertwig 1894, S. 123)

Gegen das „Entweder, Oder“ Weismanns (Naturzüchtung vs. Vererbung funktioneller Anpassung) bringt Hertwig eine „dritte Richtung“ ins Spiel, die er für den entscheidenden Schritt zur Formulierung seiner eigenen Entwicklungstheorie hält: „Unter verschiedenen äußeren Einflüssen kann sich dieselbe Anlage zu verschiedenen Endprodukten entwickeln.“ (Hertwig 1894, S. 124 f.) Weismann hatte die Annahme verworfen, dass alle Zellen alle Anlagen besitzen könnten (aufgrund der Unvorstellbarkeit einer Vielzahl spezifischer Reize). Folgerichtig blieb Weismann auch die Möglichkeit verschlossen, die Hertwig hier (u.a. mit Verweis auf Spencer) ausgemacht hat. Hertwig sieht in der Potentialität der Erbanlagen und in der epigenetischen Rolle der Umwelteinflüsse auf die Erbanlagen eine Alternative. Dadurch hat die (auch bei Weismann angenommene) Plastizität der Erbanlagen bei Hertwig eine größere explanatorische Reichweite. Aktuelle Untersuchungen bestätigen Hertwigs Position: Die unterschiedliche Ernährung von (potentiellen) Königinnen und Arbeiterinnen macht den entscheidenden Unterschied in der Entwicklung verschiedener Morphologien. Hierbei spielen epigenetische, reversible Rückkopplungsmechanismen eine entscheidende Rolle (Herb u. a. 2012). Die Rede von einer Wiederentdeckung epigenetischer Befunde wäre heute insofern angemessen. Hertwigs Kommentar liest sich nicht nur wie eine Zusammenfassung der wichtigsten heutigen Befunde zur Epigenetik des Bienen-Eies, sondern geht über diese in weiteren Punkten hinaus: „Wie durch Beobachtung und Experiment festgestellt ist, sind die befruchteten Eier der Bienenkönigin fähig, sowohl Arbeiterinnen als wieder Königinnen zu werden. Es hängt dies lediglich davon ab, in welche Zellen des Bienenkorbes die Eier gebracht und in welcher Weise sie ernährt werden. In besonders großen Zellen (Weichselwiegen) und bei reichlicher Ernährung werden sie zu Königinnen, bei knapper Kost in engeren Zellen zu Arbeiterinnen. Es können sogar nachträglich Larven von Arbeiterinnen durch reichlicheres Futter, wenn es noch zeitig genug geboten wird, in Königinnen umgewandelt werden.“ (Hertwig 1894, S. 125)

Es wäre merkwürdig, wenn sich diese Befunde vom Ende des 19. Jahrhundert lediglich in

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

dem zuvor geschilderten Falle bestätigen lassen sollten. Eine weitere Untersuchung älterer „neolamarckistischer“ Befunde könnte weitere Überraschungen zu Tage fördern. Hertwigs Ausführungen geben eine Ahnung von den ungehobenen Schätzen: „In ähnlicher Weise lässt sich die Verschiedenheit bei Termiten und Ameisen, wie sich Emery ausdrückt, als ein Nahrungspolymorphismus erklären. So ist für die Termiten dem italienischen Zoologen Grassi der Nachweis gelungen, dass diese Tiere es in ihrer Macht haben, die Zahlenverhältnisse der Arbeiter und Soldaten zu regulieren und letztere je nach Bedürfnis zu züchten, ebenso wie sie die Geschlechtsreife anderer Individuen durch eine entsprechende Nahrung zur Erzeugung von Ersatzgeschlechtstieren beschleunigen können. [...] Auch den Polymorphismus erklärt Emery aus allgemeinen Wachstumsgesetzen des Insektenorganismus unter dem Einfluss verschiedener Bedingungen. Nach ihm beruht die ‚Arbeiterbildung auf einer besonderen Reaktionsfähigkeit des Keimplasmas, welches auf die Einführung oder auf den Mangel gewisser Nährstoffe durch raschere Ausbildung gewisser Körperteile und Zurückbleiben anderer in ihrer Entwicklung antwortet. Arbeiternahrung muss die Kiefer- und Gehirnentwicklung gegen die der Flügel und der Geschlechtsteile bevorzugen, Königinnennahrung umgekehrt.‘ Zwischen der Verkümmern der Geschlechtsdrüsen und der stärkeren Ausbildung des Kopfes findet eine Korrelation statt, gerade so wie bei den Wirbeltieren zwischen der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen und manchen sekundären Sexualcharakteren. ‚Die Eigenschaften, durch welche sich die Arbeiter von den entsprechenden Geschlechtstieren unterscheiden, sind also nicht angeboren, sondern nachträglich erworben.‘ Genau dieselbe Erklärung, wie Emery, hat gleichzeitig und unabhängig von ihm Herbert Spencer gegeben.“ (Hertwig 1894, S. 125 ff.) Auch diese alten Befunde sollten erneut überprüft werden.

Spencer, Hertwig und andere Kritiker Weismanns behielten Recht, dass (fast) alle Zellen, sowohl Gameten als auch Körperzellen, dieselben Erbanlagen besitzen. Die Responsivität der molekularen Systeme und Kommunikationsprozesse erklärt heute, wie Umwelteinflüsse auf die Zelle einwirken können, ohne sie zu determinieren. Insofern ist Hertwigs Selbst-Einordnung als Vermittler in der Debatte um Epigenese und Evolution nachvollziehbar: „Evolutionistisch kann man die Theorie nennen, weil sie als Grundlage des Entwicklungsprozesses schon eine spezifische und hoch organisierte Anlagesubstanz annimmt, epigenetisch dagegen ist sie, insofern nur durch Erfüllung zahlloser Bedingungen, zu denen ich namentlich auch die mit der ersten Zellteilung beginnenden Prozesse hinzurechne, die Anlage allmählich von Stufe zu Stufe sich umgestaltend wächst, um schließlich zum fertigen Entwicklungsprodukt zu werden, das von seiner ersten Anlage so verschieden ist, wie die ausgebildete Pflanze und das ausgebildete Tier von der sie aufbauenden Zelle.“ (Hertwig 1894, S. 132 f.) Hertwig vertritt eine epigenetische Evolutionstheorie im ontogenetischen Sinne.

Hertwig hatte schon 1894 in Auseinandersetzung mit Weismann und der Opposition von Prä-

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

formation und Epigenese „Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen“ entwickelt. Durch zahlreiche Publikationen trug Hertwig zur Begründung der Allgemeinen Biologie bei, die über entwicklungsbiologische Aspekte hinausging (Penzlin 2010). In seiner letzten Schrift zum „Werden des Organismus“ (1918) hat sich Hertwig aber noch einmal einer Verbindung von epigenetischem und organisationstheoretischem Denken zugewandt und schärfer denn je gegen Weismanns „Allmacht der Selektionstheorie“ argumentiert. Daraus ergibt sich bei Hertwig eine Konsequenz, die uns heute fremder denn je erscheint: „Die Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften betrachte ich in dem von mir näher definierten Sinne als eine unanfechtbare Tatsache. Sie leugnen, hieße nichts weniger, als die Konstanz der Art proklamieren.“ (Hertwig 1918, S. 514) Während Hertwig in diesem Zitat noch zur neolamarckistischen Formel greift, geht er im Folgenden über die begrifflichen Limitationen des Neolamarckismus hinaus und schlägt den Terminus „Vererbung erworbener Anlagen“ vor. Bei dem Versuch, eine solche Art der Vererbung zu denken, nutzt Hertwig Analogien, die zur selben Zeit Richard Semon verwendet hatte: „Die beim Gedächtnis und bei der Erbllichkeit sich abspielenden Vorgänge fallen unter den allgemeinen Begriff der Reproduktion. Insofern zeigen sie eine Reihe von Übereinstimmungen und lassen sich unter eine allgemeine Formel bringen, wenn wir sagen: Äußere Ursachen (Originalreize Semons) üben auf ein zusammengesetztes organisches System Wirkungen aus, die als materielle Veränderungen irgendeiner Art als „Engramme“ (Semon) in ihm aufbewahrt und zu inneren Ursachen werden, die sich in der Folge wieder in abgeleiteten Wirkungen innerhalb des Systems manifestieren und zu ihrer Erklärung herangezogen werden müssen.“ (Hertwig 1918, S. 577) Gleichwohl warnt Hertwig davor, die Analogien weiter zu treiben: Es gibt zum Nervensystem keine Analogie innerhalb der Zelle. Das organische Substrat des Gedächtnisses und der Erbllichkeit sind unterschiedlicher Natur. Erst vor wenigen Jahren sind diese Analogisierungen wieder aufgegriffen und im Rahmen der molekularen Epigenetik weiter entwickelt worden (siehe 5.3.4).

Hertwigs epigenetische Kritik an der Selektionstheorie wird in seiner Definition des Problems markant: „Beim Streit um die Selektionstheorie handelt es sich daher in erster Linie um die Erforschung der Bedingungen und Ursachen, unter denen die Organismen variieren, und um die Beantwortung der Frage, ob die Organismen je nach ihrer spezifischen Natur auf bestimmte und während längerer Dauer einwirkende Reize in ihren Funktionen und in ihrer Organisation in bestimmter oder in beliebiger Richtung reagieren und variieren.“ (Hertwig 1918, S. 612)

Hertwig macht wie Darwin die Frage der Reichweite selektionstheoretischer Erklärungen von der Natur der Variabilität und von der Responsivität des Organismus selbst abhängig. Dabei streift er die aktuell wieder diskutierte Frage, wie ungerichtet oder gerichtet Variation selbst ist. In diesem Punkt decken sich Hertwigs und Darwins Zweifel an der zufälligen Natur der Variation. Darüber hinaus stellt Hertwig die Induktion Darwins von der künstlichen auf die natürliche

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

Zuchtwahl in Frage: „Der Züchter kann durch Selektion nichts Neues produzieren. Seine Kunst besteht ausschließlich im Auffinden und in der geschickten Auswahl für seine Zwecke geeigneter erblicher Abänderungen von Lebewesen, welche die Natur entweder durch Kombination zweier verschiedener Idioplasmen hervorgebracht hat. Wie schon früher erwähnt wurde, ist die ‚erste Bedingung, um eine Neuheit hervorzubringen, sie bereits zu besitzen.‘“ (Hertwig 1918, S. 621) Auch Darwins Gradualismus überzeugt Hertwig insofern nicht, als auch eine lange Reihe von graduellen Selektionsprozessen nur die Varianten selektieren könne, die bereits gegeben sind. Argumente gegen die Kreativität der Selektion werden so zu Argumenten gegen das Grundprinzip aufgebaut. Dabei geht Hertwig so weit wie Spencer, als dieser auf Weismanns These von der „Allmacht der Selektion“ mit der Antithese von der „Ohnmacht der Selektion“ antwortete: Darwins „Theorie krankt von vorneherein an einem inneren logischen Widerspruch. Denn für sich allein betrachtet, kann eine Auswahl von Organismen, bei denen sie vorgenommen wird, keine neuen Eigenschaften hervorrufen. Diese müssen bereits vorhanden sein, ehe eine Auswahl beginnen kann; sie müssen also durch Ursachen bewirkt sein, die ganz außerhalb des Machtbereiches der Selektion liegen.“ (Hertwig 1918, S. 666) Trotz der fundamentalen Kritik gesteht Hertwig der Selektion einen modulierenden Charakter zu. Umgekehrt hatte auch Weismann der Vererbung erworbener Eigenschaften noch einen kleinen Raum bei der Degeneration von funktionslos gewordenen Organen zugeschrieben. Hertwig hält fest: „In einer Theorie der direkten Bewirkungen, wie wir sie auffassen, fällt dem Prinzip der Auslese auch eine regulierende Rolle bei dem Werden der Organismen zu, allerdings von anderer und mehr untergeordneter Bedeutung als beim Darwinismus.“ (Hertwig 1918, S. 671)

Hertwigs Kritik an der Allmacht der Selektion dezentriert das Selektionsprinzip und ordnet es in eine umfassendere Kausalkette ein: „Daher ordnet sich nach unserer Auffassung auch die Selektion als ein Glied der direkten Bewirkung mit in die Kausalzusammenhänge des großen Naturganzen ein.“ (Hertwig 1918, S. 672) Als Hertwig diese Sätze kurz vor seinem Tod schreibt, macht der junge Ronald Fisher gerade die ersten Schritt auf dem Weg zu einer „genetischen Selektionstheorie“. Im selben Jahr wie Hertwigs 2. Auflage zum „Werden des Organismus“ veröffentlicht wird, konzipiert Fisher das Konzept der statistischen Varianz und legt damit einen Grundstein der genetischen Evolutionstheorie im 20. Jahrhundert. Hertwigs Theoriebildung steht nicht nur exemplarisch für die Entstehung der Entwicklungsmechanik (seit etwa 1890) und als Gegenpol zu Weismanns und Haeckels Theoriebildung. Diese belegt auch die Skepsis gegenüber der Selektionstheorie zu Beginn des 20. Jahrhunderts. Neben Hertwig kam es in der Theoriebildung der Entwicklungsmechanik (markant am Beispiel Drieschs) auch noch zu einer von der früheren Naturphilosophie beeinflussten Theoriebildung, wo noch direkte Bezüge zur aristotelischen Seelenlehre gemacht wurden. Über diese (heterogene) Entwicklungsmechanik blieb noch eine (schwächer werdende) Rezeption des epigenetischen Denkens vom Anfang des

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

19. Jahrhunderts bis hin zu den Untersuchungen der Spemann-Schule in Freiburg erhalten. Die Entdeckungen von Mangold und Spemann zur (biochemischen) Induzierbarkeit der räumlichen Achsen in der frühen Entwicklung (Spemann u. Mangold 1924) gehören zu den bedeutendsten Befunden der Entwicklungsbiologie in Zeiten der klassischen Genetik, die empirisch ein Gegengewicht zur Reduktion der Entwicklung auf eine Entfaltung der genetischen Potentiale gab. Kein Zufall, dass einer derjenigen, die in der Spannung zwischen genetischer und entwicklungsbiologischer Theoriebildung arbeiteten, schließlich die Epigenetik begründen sollte: Conrad Waddington (siehe 5.2).

4.3.4 Organische Selektion, Anpassungsfähigkeit und Stabilität

(Neo-)darwinistische Erweiterungen des Selektions-Konzeptes

Mit der von Haeckel gemachten Unterscheidung von Phylogenese und Ontogenese ergibt sich aus evolutionstheoretischer Sicht die Frage, wie sich darwinistische Konzepte zu diesen zwei Typen von Genese verhalten. Da Darwin allgemein so verstanden wurde, dass natürliche Selektion sich auf den Verlauf der Phylogenese bezieht, formulierten Darwinisten und Neodarwinisten Vorschläge für andere Selektionstypen auf ontogenetischer bzw. vererbungstheoretischer Ebene. Der Darwinist George Romanes schlug die Existenz einer physiologischen Selektion vor, um den Artbildungsprozess durch eine Aufspaltung der Population in reproduktiv isolierte Subpopulationen zu erklären (Romanes 1886). Der Darwinist Romanes hielt das Problem des Ursprung der Arten für ungelöst und wollte diese Lücke durch einen neuen Typus von Selektionstheorie schließen. Seine Kritik an Weismann führte dazu, dass auch dieser neue Typen von Selektion erwog.

So erkannte Weismann die Unsichtbarkeit kleiner Unterschiede für natürliche Selektion als ein entscheidendes Problem an, blieb aber bei seiner Ablehnung der Vererbung erworbener Eigenschaften. Stattdessen postulierte Weismann einen Wettbewerb zwischen den Determinanten der Keimbahn um Ressourcen, bei dem eine Selektion der Keime wirkt. Dadurch kann er die qualitativen Unterschiede erblicher und nicht-erblicher Variation auf quantitative Verhältnisse der Determinanten und Moleküle zurückführen (Weismann 1902b, S. 170 f.). Zudem ließ Weismann eine gegenseitige Beeinflussung der Determinanten zu, um die Entstehung spontaner Variation zu ermöglichen: „soviel aber darf wohl als sicher angenommen werden, dass ein ganzes Heer von Beziehungen und Beeinflussungen zwischen den Elementen des Keimplasmas besteht, dass die eine Veränderung eine andere nach sich zieht, und dass so [...] aus rein intragerminalen Gründen gesetzmäßige Veränderungen eintreten, die [...] von sich aus schon eine Art umstempeln, die aber, wenn sie von Personalselektion ergriffen werden, durch Sichtung und Kombinierung der Ide zu noch höherer Ausbildung emporgeführt werden können.“

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

(Weismann 1902b, S. 174) Bei Weismann sind darum sprunghafte Veränderungen durch zunächst unsichtbare, spontane Variationen zu erklären. Werden diese sichtbar, unterliegen sie der natürlichen Selektion. Weismann entwickelte die Thesen Roux' von einem „Kampf der Teile“ weiter. Weismann unterscheidet bereits mehrere Selektionsebenen und formuliert insofern die erste Multi-Level-Selektionstheorie.

Auch die nicht-erblichen Einwirkungen von Umwelteinflüssen und die Plastizität des Organismus im Laufe der Ontogenese erklärte Weismann später selektionstheoretisch. Die sog. Intra- bzw. Histonal-Selektion war ein Erklärungsversuch für den lamarckschen „Erwerb“ neuer Eigenschaften: „wir wissen jetzt, dass die kräftigende Wirkung der Übung, die schwächende des Nichtgebrauchs auf dem Prozess der Histonal-Selektion beruht“ (Weismann 1902a, S. 273). Weismanns Anwendung des Begriffs „Selektion“ für die Anpassungsfähigkeit des Organismus ist nicht mit dem darwinistischen Verständnis von Selektion vereinbar. Die Intra-Selektion Weismanns ersetzt vielmehr Darwins „Ursachen und Gesetze der Variabilität“. Weismanns Postulat von der „Allmacht der Selektion“ beruhte also auch darauf, dass er die Bedeutung des Selektionsbegriffs zur Erklärung ontogenetischer Variation und Plastizität erweiterte. Diese ersten Versuche, das Konzept der Selektion auf Aspekte von Vererbung und Ontogenese anzuwenden, blieben jedoch nicht auf darwinistische und neodarwinistische Theoriebildung beschränkt. In den letzten Jahren vor der sog. „Wiederentdeckung“ Mendels wurde eine Vielzahl von evolutionären Mechanismen vorgeschlagen, die mit dem Gegensatz von Neodarwinismus und Neolamarckismus nur unzureichend erfassbar sind.

Onto- und phylogenetische Variation

Zu der Zeit, als Weismann neue Typen natürlicher Selektion konzipierte, wurden auch alternative Theorien zur Anpassungsfähigkeit der Organismen entwickelt. Hierbei spielten interdisziplinäre Verbindungen zwischen den Anfängen der Entwicklungspsychologie und der Entwicklungsbiologie eine wichtige Rolle; eine Verbindung, die sich bis heute gehalten und intensiviert hat (etwa in der Entwicklungs-Systemtheorie, siehe 5.3.3).

Henry Osborn parallelisierte den Ursprung natürlicher Variation mit der Unterscheidung von Onto- und Phylogenese und behauptete für die Menge von Eigenschaften adulter Organismen einen „doppelten Ursprung“: die Menge ontogenetischer Variation, welche im Laufe der individuellen Entwicklung entsteht, und die Menge phylogenetischer Variation, welche die Variation innerhalb eines Phylum bezeichnet. Phylogenetische Variation begründet zwar die wesentlichen Unterschiede zwischen den Arten, bislang wurden jedoch die Gesetze der individuellen Evolution („individual evolution“) zu wenig beachtet (Osborn 1896, S. 787):

1. Umweltveränderungen rufen individuelle Unterschiede hervor, deren Erblichkeit zunächst

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

irrelevant ist.

2. Ontogenetische Veränderungen können progressiv und regressiv sein.
3. Die Verfügbarkeit von Ressourcen und Umweltreizen führt zu internen Anpassungen des Organismus.
4. Physikochemische Veränderungen fördern nicht notwendig die Fitness des Organismus.
5. Physikochemische Veränderungen können weitere ontogenetischen Anpassungen erwirken.
6. Die bestimmtesten Anpassungen sind das Ergebnis neuer Gewohnheiten und Bewegungsweisen.

Wie wirkt sich die ontogenetische nun auf die phylogenetische Evolution aus? Die Vielzahl von ontogenetischen Anpassungen erzeugt ontogenetische Variation, die über längere Zeiträume den Verlauf der Phylogenese beeinflusst. Die sog. „individuelle Evolution“ hat ebenso wie die darwinistische Evolution graduellen Charakter und antizipiert deren Verlauf. Die Phylogenese folgt also der Ontogenese. Ontogenetische Variation kann selbst als Variation der Erbanlage manifestiert werden. Die Ergebnisse einer solchen Interaktion von ontogenetischen und phylogenetischen Prozessen sehen zunächst aus wie eine direkte Vererbung erworbener Eigenschaften, beruhen aber auf der graduellen Selektion erblicher Prädispositionen (Osborn 1896). Baldwins „organische Selektion“ (siehe unten) ist jedoch laut Osborn nicht der einzig mögliche evolutionäre Mechanismus. Osborn argumentiert dafür, dass nur manche Typen von Anpassungen über organische Selektion erfolgen, aber auch eine direkte Vererbung erworbener Eigenschaften und reine Selektionsprozesse Anpassungen erklären können (Osborn 1897).

Ähnlich wie Osborn schlug auch Lloyd Morgan eine Unterscheidung von zwei Typen der Vielfalt vor, wählte hierfür aber die Ausdrücke Variation (für die in der Eizelle angelegte Vielfalt) und Modifikation (für die im Laufe des Ontogenese auftretenden adaptiven Modifikationen) (Morgan 1896). Morgans Argumentation bezieht sich auf Weismanns Modell der Intra-Selektion und schließt eben so wie Weismann eine direkte Vererbung erworbener Eigenschaften aus. Variation und Modifikation sind nicht unabhängig voneinander, sondern beeinflussen sich gegenseitig. Ähnlich wie Osborn versteht Morgan diese Interaktion als Perspektivwechsel bzgl. der Opposition von Neodarwinismus und Neolamarckismus: „If now it would be shown that, although on selectionist principles there is no transmission of modification due to individual plasticity, yet these modifications afford the conditions under which variations of like nature are afforded an

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

opportunity of occurring and of making themselves felt in race-progress, a further step would be taken in reconciliation of opposing views.“ (Morgan 1896, S. 737)

Zur Erklärung dieser Interaktion greift Morgan auf den Vergleich mit einem Pendelsystem zurück (Morgan 1896, S. 738): Jede erbliche Variation des Organismus wird mit einem schwingenden Pendel verglichen. Der an seine Umwelt angepasste Organismus stellt ein System harmonisch aufeinander abgestimmter Pendel dar, dessen Veränderung zum Nachteil des Organismus wäre: Abweichungen werden nur in geringem Maße toleriert. Verändert sich aber die Umwelt, haben diejenigen Lebewesen einen Vorteil, die plastisch auf die Veränderungen reagieren können. Natürliche Selektion lässt Veränderungen derjenigen Variationen zu, die für die plastische Veränderung relevant sind. Im Bild des Pendelsystems: Einige der Pendel können frei schwingen und sich neu einpendeln. Im Laufe der Zeit werden die Veränderungen im System erblich werden: Die plastische Modifikation wird zu einer Variation.

Die Interaktion von Variation und Modifikation bei Morgan ähnelt Osborns Modell (Morgan 1896, S. 739 f.): Natürliche Selektion bewahrt nicht nur die Bestimmtheit, sondern auch die Plastizität, wenn dies vorteilhaft ist. Sowohl die Erbanlagen als auch die Umwelteinflüsse haben eine verändernde Wirkung auf den Organismus, weil Erbanlagen variieren und Umwelteinflüsse Modifikationen hervorrufen können. Es gibt keine Möglichkeit zur direkten Weitergabe von Modifikationen, aber bei anhaltendem Selektionsdruck in eine bestimmte Richtung können Variationen in den Erbanlagen auftauchen, die adaptiven Modifikationen plastischer Organismen entsprechen: „It is here suggested that the modification *as such* is not inherited, but is the condition under which congenital variations are favored and given time to get a hold on the organism, and are thus enabled by degrees to reach the fully adaptive level. When we remember that plastic modification and germinal variation have been working together all along the line of organic evolution, to reach the common goal of adaptation, it is difficult to believe that they have been all along wholly independent of each other. If the direct dependence advocated by the transmissionists be rejected, perhaps the indirect dependence here suggested may be found worthy of consideration.“ (Morgan 1896, S. 740)

Organische Selektion und soziale Vererbung

Die Synthesevorschläge von Osborn und Morgan sind sich ähnlich, auch wenn Morgan mehr zur neodarwinistischen und Osborn mehr zur neolamarckistischen Seite neigt. Ein dritter Forscher, James Baldwin, hat das Konzept der „organischen Selektion“ eingeführt, um denselben Prozess zu beschreiben, den Osborn und Morgan postuliert hatten. Baldwins Hypothese von „einem neuen Faktor der Evolution“ reicht jedoch über diesen Mechanismus hinaus und zeigt die Ansätze einer lerntheoretischen Perspektive auf evolutionären Wandel.

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

Für den Psychologen und Biologen Baldwin war der Ausgangspunkt die Widerlegung einer direkten Vererbung erworbener Eigenschaften (Baldwin 1896a). Romanes hatte die Möglichkeit einer neolamarckistischen Erklärung der Aneignung von Gewohnheiten und Weitergabe derselben als Instinkt behauptet und damit die darwinsche Argumentation weiterentwickelt. Baldwins wichtigstes Argument gegen diesen Ursprung von Instinkten beruht auf der Vorstellung, dass die Aneignung neuer Verhaltensweisen selbst auf der Basis einer Vielfalt von Bewegungs- bzw. Verhaltensmöglichkeiten beruht. Der Erwerb neuer Verhaltensweisen beruht also auf einem Auswahlprozess durch den Organismus selbst. Bei Baldwin wird eine Wechselwirkung von zwei Vererbungssystemen behauptet: „there are two great kinds of influence, each in a sense hereditary; there is natural heredity by which variations are congenitally transmitted with original endowment, and there is ‚social heredity‘ by which functions socially acquired (i. e., imitatively, covering all the conscious acquisitions made through intercourse with other animals) are also socially transmitted. The one is phylogenetic; the other ontogenetic. But these two lines of hereditary influence are not separate nor uninfluential on each other.“ (Baldwin 1896a, S. 440) Die Existenz einer sozialen Vererbung macht die lamarckistische Vererbung Baldwin zu Folge überflüssig. Das Zeitproblem, das Darwin zur Annahme lamarckscher Vererbung bewogen hatte, wird auch bei Baldwin dadurch gelöst, dass die gesamte Ontogenese Zeit zur Verfügung stellt, neue Verhaltensweisen zu erlernen. Deren Weitergabe erfolgt über Imitation.

Die Rolle der natürlichen Selektion besteht darin, diejenigen Individuen auszuwählen, die sich durch Verhaltensänderungen besser an ihre Umwelt anpassen können; damit wird die soziale Vererbung der Gewohnheitsänderungen ermöglicht. Da das neuronale System bei der Auswahl von Verhaltensweisen selbst beteiligt ist, sind Intelligenz und Bewusstsein relevante Faktoren: „The intelligence holds a remarkable place in each of these categories [natural and social heredity]. It is itself [...] a congenital variation: but it is also the great agent of the individual’s personal adaptation both to the physical and social environment. The emphasis of the first of these two lines of hereditary influence gives prominence to instinct in animal species, and that of the other to the intelligent and social cooperation which goes on to be human.“ (Baldwin 1896a, S.441) Imitation und Instinkt, Intelligenz und Bewusstsein bekommen dadurch eine direktive Bedeutung für den Verlauf evolutionären Wandels: „only those will be supplemented and kept alive which the intelligence ratifies and uses for the animal’s personal adaptations [...] natural selection kills of the others; and the future development of instinct must at each stage of a species’ development be in the direction thus ratified by intelligence [...] So intelligence, and the imitation which copies it, will set the direction of the development of the complex instincts even on the Neodarwinian theory; and in this sense we may say that consciousness is a ‚factor‘ without resorting to the vague postulates of ‚self-adaptation‘, ‚growth-force‘, ‚will-effort‘“ (Baldwin 1896a, S. 441). Die Interaktion von natürlicher Selektion und psychischen Qualitäten (wie Bewusstsein)

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

führt so zu einer Harmonisierung zwischen funktionellen und strukturellen Eigenschaften der Individuen einer Art. Baldwins Ansatz ähnelt insofern dem monistischen Versuch Haeckels, Psyche und Physis auf derselben ontologischen Stufe zu verorten (siehe 4.3.1). Dadurch werden (heute spekulativ erscheinende) Verbindungen zwischen biologischen und psychologischen Konzepten sichtbar, aus denen u. a. auch die Vorstellung einer „organischen Erinnerung“ hervorgehen konnte.

In zwei weiteren Aufsätzen ordnet Baldwin seine Theorie noch einmal im evolutionstheoretischen Kontext ein (Baldwin 1896b, c): Organische Evolution beruht auf den drei Prinzipien von Vererbung, Phylogenese und Ontogenese. Organische Selektion wirkt auf ontogenetischer und natürliche Selektion auf phylogenetischer Ebene. Anpassungen im Laufe des Lebens können physiko-, neuro- oder psychogenetischer Natur sein und werden ermöglicht durch Imitation, das Bedürfnis- und Schmerzsystem bzw. das Denken. Die Anpassungen sind nicht präformiert, weil sie neu entstehen, unterliegen der natürlichen Selektion und werden durch eine extra-organische Transmission weitergegeben. Ohne das soziale Vererbungssystem würde eine Vielzahl von Funktionen des Verhaltens verloren gehen, das System ist also notwendig und ermöglicht eine soziale Evolution: „those congenital or phylogenetic variations are kept in existence, which lend themselves to intelligent, imitative, adaptive, and mechanical modification during the lifetime of the creatures which have them. Other congenital variations are not thus kept in existence.“ (Baldwin 1896c, S. 445) Lebewesen mit erblichen Anpassungs-, Nachahmungs- und Lernfähigkeiten haben also einen selektiven Vorteil. Im Laufe der sozialen Evolution konnte es zu einer Umkehr zwischen angeborener Anpassung und angeborener Anpassungsfähigkeit gekommen. Die Lernfähigkeit erweist sich in vielen Fällen als vorteilhaft gegenüber angeborenen Instinkten. Die Plastizität der (Hirn-)entwicklung wird bewahrt, selbst wenn diese eine längere Zeit des Lernens im Laufe der Ontogenese erfordert.

Auch bei Baldwin gibt also die Ontogenese die Richtung für die Entwicklung der Phylogenese vor: „The mean of phylogenetic variation being thus made more determinate, further phylogenetic variations follow about this mean, and these variations are again utilized by Organic Selection for ontogenetic adaptation. So there is continual phylogenetic progress in the directions set by ontogenetic adaptation [...] this is not Preformism in the old sense; since the adaptations made in ontogenetic development which ‚set‘ the direction of evolution are novelties of function in whole or part (although they utilize congenital variations of structure).“ (Baldwin 1896c, S. 448 f.) Organische Selektion ist ein neuer Faktor, der gerichtete Variation erklären kann: „it gives a method of deriving the determinate gains of phylogeny from the adaptations of ontogeny without holding to either of the two current theories.“ (Baldwin 1896c, S. 451) Zusammen bewahren soziale Vererbung und organische Selektion neue Entwicklungstendenzen: „The two ways of securing development in determinate directions - the purely extra-organic way of Social Heredity, and the

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

way by which Organic Selection in general (both by social and by other ontogenetic adaptations) secures the fixing of phylogenetic variations, as described above - seem to run parallel.“ (Baldwin 1896b, S. 539) Im Laufe der sozialen Evolution ist es zu einer Umkehrung zwischen der Bedeutung von Instinkt und Lernen gekommen: Bei Tieren dient die soziale der biologischen Vererbung, beim Menschen kehrt sich das Verhältnis um: „The child is the animal which inherits the smallest number of congenital co-ordinations, but he is the one that learns the greatest number.“ (Baldwin 1896b, S. 540) Die Hauptfunktion des Bewusstseins für den Menschen ist folglich „to enable him to learn things which natural heredity fails to transmit“ (Baldwin 1896b, S. 540). Die Entstehung des menschlichen Bewusstseins, die im Tierreich einmalige Verlängerung der Entwicklung und damit auch die Entstehung einer jahrelangen Kindheit und Jugend sind das jüngste Ergebnis der sozialen Evolution lernfähiger Organismen.

Am Beispiel des Erlernens neuer Bewegungsabläufe führt Baldwin aus, wie organische Selektion diesen Erwerb erklärt: „If, therefore, we say that here is a type of reaction which all vitality shows, we may give it a general descriptive name, i. e., the ‚Circular Reaction‘, in that its significance for evolution is that it is not a random response in movement to all stimulations alike, but that it distinguishes in its very form and amount between stimulations which are vitally good and those which are vitally bad, tending to retain the good stimulations and to draw away from and so suppress the bad. The term ‚circular‘ is used to emphasize the way such a reaction tends to keep itself going, over and over, by reproducing the conditions of its own stimulation.“ (Baldwin 1896b, S. 546) Baldwin beschreibt die selektive Bedeutung der Aufmerksamkeit zur Steuerung des Verhaltens. Diese führt zur Etablierung neuer selbst-verstärkender Reaktionen. Während neues Verhalten zu Beginn also mit Aufmerksamkeit erlernt wird, wird es im Laufe der Zeit auf neuronaler Ebene internalisiert. Die Aufmerksamkeit spielt auch bei der Auswahl aus einer Reihe möglicher Verhaltensweisen eine wichtige Rolle und wird hierbei als physiologische Hirnfunktion verstanden: „The attention is a function of memories, movements, organic experiences. We do not attend to a thing because we have already selected it, or because the attention selects it; but we select it because we – consciousness and organism – are attending to it.“ (Baldwin 1896b, S. 549) Aus dieser strikt physiologischen Argumentation ergibt sich eine Konsequenz, die im Sinne einer psychischen Evolution eine Nähe zum deutschen Idealismus zeigt: „We thus reach a phylogeny of mind which proceeds in the direction set by the ontogeny of mind, just as on the organic side the phylogeny of the organism gets its determinate direction from the organism’s ontogenetic adaptations. [...] the organism does not wait for chance, but goes right out and effects new adaptations to its environment.“ (Baldwin 1896b, S. 547) Die phylogenetischen Phänomene (Erwerb, Auswahl und Weitergabe des Verhalten) werden auf ontogenetische Phänomene und graduell erworbene Fähigkeiten der Organismen selbst zurückgeführt. Baldwin parallelisiert die Logik von natürlicher und organischer Selektion so weit, dass

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

er auch von einer Überproduktion und einem Wettbewerb zwischen verschiedenen Verhaltensweisen ausgeht: „It is a long and most laborious accumulation of slight Organic Selections from overproduced movements“ (Baldwin 1896b, S. 549). Der darwinistische Mechanismus wird in den Organismus verlagert.

In welchem Verhältnis stehen natürliche und organische Selektion bei Baldwin? Natürliche Selektion wird auch bei Baldwin als „negative agency“ verstanden. Die Unterscheidung von positiver und negativer Seite des Mechanismus beruht auf dem Unterschied zwischen Eliminierung und Überleben von Individuen: „The positive qualifications which the organism has arise as congenital variations of a kind which enable the organism to cope with the conditions of life. This is the positive side of Darwinism, as the principle of Natural Selection is the negative side.“ (Baldwin 1896b, S. 550) Organische Selektion fügt dieser Unterscheidung von positiver und negativer Seite der Selektionstheorie einen neuen Faktor auf der positiven Seite hinzu: „Organic Selection presents a new qualification of a positive kind which enables the organism to meet its environment and cope with it, while natural selection remains exactly what it was, the negative law that if the organism does not succeed in living, then it dies, and as such a qualification on the part of the organism, Organic Selection presents several interesting features.“ (Baldwin 1896b, S. 550) Organische Selektion erweitert die Anpassungsfähigkeit der Organismen und damit auch die Reichweite natürlicher Selektion: „Organisms that did not have some form of selective response to what was beneficial, as opposed to what was damaging in the environment, could not have developed very far; and as soon as such a variation did appear it would have immediate preeminence.“ (Baldwin 1896b, S. 552) In Absetzung zu Romanes erweitert Baldwin die Rolle der Vererbung von einem Prozess, der Variation bewahrt, zu einem Prozess, der auch neue Möglichkeiten eröffnet: „Heredity not only leaves the future free for modifications, it also provides a method of life in the operation of which modifications are bound to come.“ (Baldwin 1896b, S. 552) Natürliche und soziale Vererbung können den Organismus zwar nicht vollkommen auf spezifische Herausforderungen des Lebens vorbereiten, ermöglichen aber eine Überproduktion von neuen Verhaltensweisen, die erneuter organischer und natürlicher Selektion unterliegen können: „Organic Selection is, therefore, a general principle of development which is a direct substitute for the Lamarkian factor in most, if not in all instances.“ (Baldwin 1896b, S. 553)

Zusammengefasst ermöglicht die Evolution der Anpassungsfähigkeit also soziale Evolution und Vererbung, was die Reichweite von organismischer Anpassungsfähigkeit und natürlicher Selektion erweitert. Im Rahmen dieser Entwicklung spielen ontogenetische Entwicklungstendenzen eine direktionale Rolle für die phylogenetische Entwicklung. Die Vererbung erworbener Eigenschaften ist laut Baldwin in der Regel überflüssig.

Organische Stabilität

Auch Francis Galton hielt die Vererbung erworbener Eigenschaften nicht für gänzlich ausgeschlossen, aber einen vernachlässigbaren Faktor der Vererbung. Zu seinen wichtigsten Beiträgen gehört (zusammen mit Karl Pearson) die Einführung statistischer Methoden in die Vererbungslehre. Die Vielzahl der neolamarckistischen Belege zweifelte er an und führte diese u. a. auf intergenerationale Effekte zurück. In mehr als einer Hinsicht war Galtons Theoriebildung ein Vorläufer der Populationsmathematik und ihrer Verbindung mit dem eugenischen Denken (siehe 5.1.6).

In seiner Vererbungstheorie argumentierte Galton für drei Punkte: (1) eine partikuläre Natur der Vererbung, (2) die Vereinbarkeit von Vererbungspartikeln und einer Vielfalt an stabilen Typen und (3) die Möglichkeit diskontinuierlicher Evolution. Seine Theoriebildung basiert auf dem Vergleich des individuellen Erbes mit einem Garten voller Samen: Nur eine kleine Auswahl der möglichen Samen entwickelt sich, nur eine kleine Zahl der möglichen Entwicklungen des Garten werden realisiert. Galtons Anlehnung an Darwins Pangenese-Theorie geht so weit, dass er auch dieses Bild von Darwin übernimmt. Die makrobiologische Variation wird auf einen biologischen Mikrokosmos zurückgeführt, in welchem sich der Makrokosmos widerspiegelt (siehe 4.2.5).

Während Fisher und die modernen Evolutionstheoretiker später einen Gegensatz von partikulärer Vererbung und Mischvererbung behaupteten, waren diese in der Vererbungstheorie Galtons kein Gegensatz. Alle Vererbung basiert auf partikulärer Vererbung: „All living beings are individuals in one aspect and composite in another.“ (Galton 1894, S. 7) Dennoch können sich einzelne Charaktere mischen: „Skin-colour is therefore a good example of what I call blended inheritance. It need be none the less ‚particulate‘ in its origin, but the result may be regarded as a fine mosaic too minute for its elements to be distinguished in a general view.“ (Galton 1894, S. 12) Allerdings kann eine Eigenschaft die andere vollkommen dominieren: „Next as regards heritages that come altogether from one progenitor to the exclusion of the rest. Eye-colour is a fairly good illustration of this, the children of a light-eyed and of a dark-eyed parent being much more apt to take their eye-colours after the one or the other than to have intermediate and blended tints.“ (Galton 1894, S. 12) Beide Formen von Vererbung sind nur Grenzfälle: „There are probably no heritages that perfectly blend or that absolutely exclude one another, but all heritages have a tendency in one or the other direction, and the tendency is often a very strong one.“ (Galton 1894, S. 12)

Obwohl Galton bereits von Vererbung („inheritance“) spricht, betrachtet er das Verhältnis zwischen den Generationen im Sinne einer Familienähnlichkeit: „A conviction that inheritance is mainly particulate and much influenced by chance, greatly affects our idea of kinship and

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

makes us consider the parental and filial relation to be curiously circuitous. It appears that there is no direct hereditary relation between the personal parents and the personal child, except perhaps through little-known channels of secondary importance, but that the main line of hereditary connection unites the set of elements out of which the personal parents had been evolved with the set out of which the personal child was evolved.“ (Galton 1894, S. 19) Galton bezieht sich mit „evolved“ auf die individuelle Entwicklung: ein Beispiel dafür, dass auch im englischsprachigen Raum die ältere Bedeutung von „Evolution“ eine Rolle spielte. Die Entwicklung von Eltern und Kindern beginnt laut Galton also im Wesentlichen mit demselben „Set“ von Elementen. Das Verhältnis zwischen den Generationen wird bei Galton noch ähnlich wie bei Mendel verstanden. Lediglich für die auffälligen Unterschiede ist eine explizite Transmission vorgesehen. Die Entstehung von Abweichungen wird bei Galton ebenfalls mit physikalischen Metaphern erklärt: „The changes in the substance of the newly-fertilised ova of all animals, of which more is annually becoming known, indicate segregations as well as aggregations, and it is reasonable to suppose that repulsions concur with affinities in producing them. We know nothing as yet of the nature of these affinities and repulsions, but we may expect them to act in great numbers and on all sides in a space of three dimensions, just as the personal likings and dislikings of each individual insect in a flying swarm may be supposed to determine the position that he occupies in it.“ (Galton 1894, S. 20 f.) Die Ausbildung eines Systems von Vererbungspartikeln erfolgt epigenetisch und stabilisiert sich durch Erreichen eines Gleichgewichts: „We may therefore feel assured that the particles which are still unfixed must be affected by very numerous influences acting from all sides and varying with slight changes of place, and that they may occupy many positions of temporary and unsteady equilibrium, and be subject to repeated unsettlement, before they finally assume the positions in which they severally remain at rest.“ (Galton 1894, S. 21) Bei Erreichen des finalen Ruhezustandes im „genetischen“ System spielt der Zufall eine Rolle: „The whimsical effects of chance in producing stable results are common enough.“ (Galton 1894, S. 21) Die Unterschiede zwischen Eltern und Kindern sind also bei einem im Wesentlichen identischen Satz von Vererbungspartikeln auf die nachträgliche, epigenetische Ausbildung des Vererbungssystems zurückzuführen.

In diesem epigenetischen Prozess finden sich bestimmte Konstellationen häufiger als andere: „In every congregation of mutually reacting elements, some characteristic groupings are usually recognised that have become familiar through their frequent recurrence and partial persistence. Being less evanescent than other combinations, they may be regarded as temporarily Stable Forms. No demonstration is needed to show that their number must be greatly smaller than that of all the possible combinations of the same elements.“ (Galton 1894, S. 22) Galtons Erklärung stabiler Formen beruht also auf der epigenetischen Entstehung favorisierter Systemzustände, weil unter vielen möglichen Kombinationen der Vererbungseinheiten nur wenige stabile „Ty-

4 Phylo- und ontogenetische Evolution

pen“ häufig wiederkehren. Obwohl Galton teleologische Erklärungen ablehnt, bemerkt er dennoch eine Zielgerichtetheit in der Bildung stabiler Typen: „It tends of itself to become a new and stable variety“ (Galton 1894, S. 25). Dabei sind sowohl Grade der Stabilität als auch Grade an Originalität des Typs unterscheidbar: Es gibt Typen, Subtypen und bloße Ableitungen (wie im Patentwesen) (Galton 1894, S. 25 f.). Galton macht Ansätze zur Klassifikation genetischer Systemzustände und fügt dieser Klassifikation sogar ein genealogisches Element hinzu.

Am geometrischen Beispiel eines Polygons argumentiert und visualisiert er, wie ein Grundtyp modifiziert werden kann, ohne dass die Grundstruktur deswegen zerstört wird. Galton hebt den Widerspruch von Robustheit und Flexibilität im Systems auf. Gerade die Bildung stabiler Systeme gibt auch die Möglichkeit plötzlicher systemweiter Veränderungen: „Consequently the model illustrates how the following conditions may co-exist : (1) Variability within narrow limits without prejudice to the purity of the breed. (2) Partly stable sub-types. (3) Tendency, when much disturbed, to revert from a sub-type to an earlier form. (4) Occasional sports which may give rise to new types.“ (Galton 1894, S. 30) Ähnlich wie Mendel führt Galton die Sterilität gemischter Typen auf die Unvereinbarkeit der Elemente zurück: Die Kombination von Elementen zweier stabiler Systeme muss nicht selbst zu einem stabilen (und damit reproduktionsfähigen) System führen (Galton 1894, S. 31 f.).

Galtons Erklärung evolutionärer Diskontinuität sollte nicht mit Goldschmidts „systemischen Mutationen“ verwechselt werden. Galton beschreibt nicht die abrupte Veränderung vieler Systemelemente, sondern eine kleine Veränderung in den Systemelementen, die große Auswirkungen haben kann. Darum kritisiert Galton das gradualistische Credo: „That the steps *may* be small and that they *must* be small are very different views“ (Galton 1894, S. 32, Hervorhebungen im Original). Implizit schlägt Galton einen neuem Umgang mit Lücken und Übergängen der Arten und Varietäten: „An apparent ground for the common belief is founded on the fact that whenever search is made for intermediate forms between widely divergent varieties, [...] a long and orderly series can usually be made out, each member of which differs in an almost imperceptible degree from the adjacent specimens. But it does not at all follow because these intermediate forms have been found to exist, that they are the very stages that were passed through in the course of evolution.“ (Galton 1894, S. 32) Galton unterscheidet zwischen der Gradualität der Erscheinungsformen und der Gradualität des evolutionären Prozesses und zieht einen Vergleich zur Geschichte der menschlichen Erfindungen: „If, however, all the varieties of any machine that had ever been invented, were collected and arranged in a Museum in the apparent order of their Evolution, each would differ so little from its neighbour as to suggest the fallacious inference that the successive inventors of that machine had progressed by means of a very large number of hardly discernible steps.“ (Galton 1894, S. 33) Das Kontinuum von Varietäten kann auf diskontinuierlichen Veränderungen genetischer Systeme beruhen. Als einige Jahre später Mendels

4.3 Deszendenz und Entwicklung zwischen All- und Ohnmacht der Selektion

Befunde wiederentdeckt werden, deutet William Bateson dies als Bestätigung der Existenz diskontinuierlicher Variation und sprunghafter Veränderungen. Die Entstehung der Genetik führt darum zunächst zu einer Polarisierung zwischen Theorien der Vererbungspartikel und der Kontinuität der Vererbung.

5 Genetische und epigenetische Evolution

Wie schon die Entstehung der Biologie in der Sattelzeit um 1800, so ist auch die Entstehung der Genetik eine merkwürdige Koinzidenz von kalendarischen Zahlen und dem Gang der Wissenschaftsgeschichte. Punktgenau 1900 beginnt das erste biologische Jahrhundert mit der Wiederentdeckung Mendels. 1905 tauft William Bateson die junge Wissenschaft „Genetik“ und 1908 folgt Johannsens Unterscheidung von „Genotypen“ und „Phänotypen“. Aus heutiger Sicht ersetzte die Genetik eine pluralistische Phase der Theoriebildung am Ende des 19. Jahrhunderts (siehe 4.3). Die Entwicklung der Biologie folgte durch alle Phasen hindurch dem genetischen Paradigma. Während zu Beginn des Jahrhunderts Darwins Selektionstheorie in der Krise stand, wird diese in den 20er und 30er Jahren mit der Genetik zusammengeführt. Der Übergang von der mikroskopischen zur biochemischen und molekularbiologischen Zellbiologie ist durch genetische Konzepte und Befunde vorangetrieben. In der Mitte des Jahrhunderts wird die DNA-Struktur aufgeklärt. Die Informationstheorie und Kybernetik kann die Genetik die neuen theoretischen Strömungen mit den Metaphern von genetischer Information und Programm integrieren. Die folgenden technischen und methodischen Innovationen der Grundlagenforschung (in den 70er bis 90er Jahren), von der DNA-Sequenzierung über die Polymerase-Kettenreaktion zu einer Vielzahl von Hochdurchsatztechnologien, führen zu einer leichten Perspektivverschiebung vom Gen zum Genom bzw. von den vermeintlichen Bausteinen der Vererbung zum genetischen System, ändern aber nicht wesentlich das Paradigma der genetischen Evolutionstheorie. 2003 kommt schließlich das Humangenomprojekt zum Abschluss und das Jahrhundert der Genetik scheint an einem ersehnten Ziel angelangt. Die neue Flut an sequentiellen Daten stellt nicht nur neue Herausforderungen an die Datenanalyse, sondern auch an die genetischen Konzepte selbst.

Das Verhältnis von Ontogenese und Phylogenese bleibt im Laufe des 20. Jahrhunderts von großer Bedeutung. Der wesentliche Unterschied zwischen genetischer und epigenetischer Evolution bezieht sich nicht zuletzt auf dieses Verhältnis. Im Zuge der genetischen Evolutionstheorie wird die Ontogenese zum verlängerten Arm der Phylogenese. Die Rezeption des Darwinismus begründet eine neue Evolutionstheorie, die unwissentlich den alten Begriff der Präformationslehre aufgreift. Die Genetik wird in der Person Mendels rückdatiert - mit einer mythologischen Zeitmaschine beugt sich die Genetik über die Biologie des 19. Jahrhunderts und erkennt doch nur ihre eigenen Vorläufer. Mendel, Darwin und Weismann werden verzerrt gelesen, ihre epigeneti-

5 Genetische und epigenetische Evolution

sche Seite gerät in Vergessenheit. Die heute so evidente Einheit von Genetik und Evolution ist ein Produkt des 20. Jahrhunderts. In den Jahren, in denen sich die moderne Evolutionstheorie als „Synthese“ mehrerer biologischer Disziplinen etabliert, begründet Conrad Waddington die Epigenetik. Die genetische Selektionstheorie Fishers und andere Spielarten genetischer Evolution sind mit Embryologie und Entwicklungsmechanik nur schwer vereinbar. Waddington entwickelt bis in die 60er Jahre hinein eine epigenetische Perspektive auf die Evolutionstheorie, ohne dabei genetische Befunde zu marginalisieren.

Nach Aufklärung der DNA-Struktur kommt es zu einer molekulargenetischen Synthese zwischen Informationstheorie, klassischer Genetik, Kybernetik und moderner Evolutionstheorie. Ausgehend von Waddingtons epigenetischer Evolutionsanschauung (insbesondere der „Strategie der Gene“) lässt sich aber auch nachvollziehen, wie sich im letzten Viertel des 20. Jahrhunderts eine Vielzahl von epigenetischen Programmen und Strömungen auftaten: Die Evolutionäre Entwicklungsbiologie, die Theorie der Entwicklungssysteme und die Entstehung der jüngeren Epigenetik sind ohne Waddingtons Wirken kaum denkbar. Insbesondere die ersten Auseinandersetzungen zur Frage, ob es so etwas wie „epigenetisches Lernen“ geben kann, lässt im Übergang zum 21. Jahrhundert erkennen, dass sich die ältere Epigenetik Waddingtons und die jüngere Epigenetik zu einer dritten Synthese finden könnten. In dieser mutmaßlichen Synthese wird das bis heute umstrittene Verhältnis von Onto- und Phylogenese eine erneute Perspektivverschiebung erfahren.

Im Mittelpunkt der folgenden Betrachtung von genetischer und epigenetischer Evolution steht darum weiterhin das Verhältnis onto- und phylogenetischen Denkens. Auch die mytho-, kosmo- und theologischen Referenzen der modernen Biologie bleiben während dieser Transformationen im Hintergrund wirksam. Die Biologie des 20. Jahrhunderts hat sich mit ihrem eigenen Erbe oftmals schwer getan. Geschichte wiederholt sich nicht, aber sie vergeht auch nicht: Der technologische Fortschrittsoptimismus des 19. Jahrhunderts hat sich in einem lebenswissenschaftlichen Forschungsoptimismus des 20. Jahrhunderts übersetzt, für den der Blick in die eigene Geschichte die Ausnahme blieb. Diese Scheu vor der eigenen Geschichte hat auch zu den Verhärtungen der genetischen Evolutionstheorie geführt. Bisweilen zu einer Salzsäule erstarrt, wird bis heute in Schul- und Lehrbüchern und dem öffentlichen Diskurs eine molekulargenetische Evolutionstheorie propagiert, welche die jüngsten Entwicklungen der Genomik, System- und Molekularbiologie und der Epigenetik nur selektiv aufgreift. Jenseits dieser Mumifizierungstendenzen lässt sich in den letzten Jahren jedoch ein fachwissenschaftlicher Paradigmenwechsel beobachten, der die genealogischen Bemühungen dieser Untersuchung motiviert hat. Der genealogische Blick zurück in die Geschichte der Biologie des 20. Jahrhunderts ist insofern bereits von den virulent gewordenen Fragen der jüngeren Epigenetik angesteckt.

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

In 2.1 haben wir gesehen, dass Platons Modell der $\chi\omicron\rho\rho\alpha$ das Verhältnis zwischen Seiendem und Werdendem vermitteln sollte und dabei als mytho-logischer Hybrid fungierte. Der Streit zwischen Präformation und Epigenese in der frühen Moderne war nicht nur, aber auch ein Wiedergänger des ungelösten, antiken Problems. Der Entwicklungsbegriff selbst wurde in dieser Phase hybrid und griff auf das Artkonzept über. Mit der Durchsetzung der genealogischen Perspektive auf die belebte Natur vollzog sich im 19. Jahrhundert eine epochale Verschiebung im Verhältnis von Seiendem und Werdendem. Das antike, mittelalterliche und frühmoderne Denken war stets in der Lage gewesen, das Werdende als Dynamik des Seienden zu verstehen. Die genealogische Fundierung der natürlichen Systematik hat aus einem großen Bereich der täglichen Phänomene Übergangsphänomene gemacht: Der Mensch, die Tiere und Pflanzen, alles Leben gilt als ein fortlaufender Prozess, der nur sporadischen Stillstand kennt. Gegen eine solche (im Sinne des 19. Jahrhunderts) genetische Sichtweise auf das Leben gab es noch zu Beginn des 20. Jahrhunderts erheblichen Widerstand. Der Entwicklungsbiologe Hans Driesch griff noch 1907 das alte Evolutions-Verständnis auf: „The concept of the univocal determination of being and becoming may be called the very starting-point of a philosophy of nature. [...] I do not give the name of „causality“ to this principle of natural necessity or determination. [...] Our principle of necessity or univocal determination relates to everything that may be or happen in the universe, without any reference to the character and nature of the changes in the case of things that happen. [...] And, moreover, any single spatial occurrence induced or modified by entelechy has its previous single correlate in a certain single feature of entelechy, as far as it is an intensive manifoldness. It would be quite inconceivable to assume anything else, though our assumption leads to the consequence strange as it is that nothing really new can happen anywhere in the universe. All happening is ‚evolutio‘ in the deepest meaning of the word.“ (Driesch 1909, S. 154)

Einerseits wurde Drieschs präformationistische Entelechie-Theorie diskutiert und abgelehnt. Andererseits wurde in den selben Jahren mit der Hypothese vom Gen eine Entität postuliert, die in mehr als einer Hinsicht Ähnlichkeiten mit Driesch Entelechie hat: Wie die Entelechie auf die Prozesse des Universums wirken die Gene auf die Prozesse der Ontogenese ein, ohne Teil derselben zu sein. Wie die Entelechie ist das Gen in den physikalischen Strom der Ereignisse nicht eingeordnet, sondern besitzt eine eigene determinierende Wirkung. Drieschs Entelechie und die Gene der modernen Biologie stehen als unbewegte Beweger am Anfang einer Dynamik. Analog zu Cusanus erklärt die „evolutio“ die „revolutio“ der Onto- bzw. Epigenese. Ernst Mayr hat den Vergleich der genetischen Information mit dem unbewegten Beweger Aristoteles' sogar explizit gemacht (Mayr 1974). Driesch hat das Konzept der Evolution auf die gesamte Ontogenese angewandt: „in organic systems diversities are only created on the basis of pre-existing diversities,

5 Genetische und epigenetische Evolution

even if external agents are excluded, for organic systems are governed by entelechy, and therefore contain all possible future perceptible diversities in an imperceptible latent form, but qua diversities; in short, differentiation is ‚evolutio‘ in the ontological sense of the word.“ (Driesch 1909, S. 198) Nicht nur die Annahme eines absoluten Anfangs der Ontogenese, sondern auch die Idee einer Ent-faltung der anfänglichen Anlagen im Laufe der Entwicklung hat auf das Konzept des „genetischen Programms“ einen Einfluss genommen. Dem Begriff nach scheint das alte Evolutionsverständnis bei Driesch ein letztes Mal vertreten worden zu sein. Bergsons zeitgleich erschienene „L'évolution créatrice“ argumentierte gegen beide Formen des Determinismus, gegen Präformation und Finalismus. In der Genetik kam es jedoch zu einer Wiederentdeckung und Neubewertung des Präformationsdenkens, das bei Weismann seinen Anfang genommen hatte. Was bei Darwin noch durch die Pangenese-Hypothese geleistet werden sollte, wird in der Genetik die alleinige Aufgabe der Gene: Als Wiedergänger der platonischen $\chi\omicron\rho\alpha$ stehen sie vor der Aufgabe, Onto- und Phylogenese zu vermitteln. Doch kann das Gen-Konzept diese Aufgabe lösen?

5.1.1 Mendels Erbgang und die chromosomalen Grundlagen

Der Abschnitt 3.5 hat gezeigt, dass Mendels Untersuchungen weder vererbungs- noch evolutionstheoretisch motiviert waren. Wiederentdeckt wurden Mendels Befunde. Rasch zeigte sich, dass diese auf der Kombinatorik der Chromosomen während der Meiose beruhen. Obwohl dies bereits zu Beginn der klassischen Genetik grundsätzlich bekannt war (Sutton 1903), lässt sich die Bedeutung dessen erst im Übergang von der klassischen zur molekularen Genetik richtig einordnen. Julian Huxley hatte 1942 in seiner „modernen Synthese“ bemerkt, dass die Unabhängigkeit der mendelschen Allele auf der Unabhängigkeit der Chromosomen beruht. Dennoch hat auch Huxley daraus noch nicht die letzte Konsequenz gezogen und zugestanden, dass sich aus Mendels Befunden keinerlei Schlüsse auf die Existenz von Vererbungseinheiten ableiten lassen. Die Erwartungen an das Gen haben sich stattdessen mit dem Zuwachs des genetischen Wissens in einen Bereich abstrakter Unzugänglichkeit verschoben.

Johannsen hatte bei der Einführung des Konzeptes erkannt, dass „Gene“ eine hypothetische, womöglich rein mathematische Entität darstellen. Als solche haben sie in der Theoriebildung der Populationsgenetik auch Eingang gefunden. Bis heute ist keine konsensuelle Gendefinition erreicht worden und es hat sie im gesamten 20. Jahrhundert auch nie gegeben. Dennoch hat sich in den zahlreichen Transformationen der Genetik die Annahme gehalten, dass es Gene geben muss, selbst wenn sich deren Verständnis stark veränderte. Die Begriffsklärung bzw. deren Scheitern dauert bis heute an. Inzwischen stellt sich die Frage, wie sich die mendelschen Ergebnisse aus molekular- und systembiologischer Perspektive einordnen lassen. Zur Beantwortung

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

dieser Frage ist eine genealogische Betrachtung der Genetik notwendig, wenn auch nicht ausreichend. Theoretischer Fortschritt erfolgt nicht alleine über das Sammeln neuer Befunde. Gerade im Falle der molekularen Grundlagen der Genetik verspricht eine erneute Beschäftigung mit dem, was wir schon wissen und was wir noch nicht wissen, einen Fortschritt für die genetische, epigenetische und evolutionsbiologische Theoriebildung.

Was also wissen wir, was wissen wir nicht? Die Kombinatorik der sog. Allele in den mendelschen Erbgängen ist durch die Prozesse während der Meiose zu erklären. Dabei dürfen wir nicht die Abweichung übersehen, die zwischen den mendelschen Regeln und der meiotischen Erklärung besteht: In der Aufteilung (Segregation) der Chromosomen während der Meiose ist der zufällige und in deren populationsweiter Beschreibung auch der statistische Charakter der mendelschen Erbgänge erschöpfend erklärt. Die Distinktheit der mendelschen Merkmale beruht auf der Distinktheit der beiden Chromosomen. Das heißt: Wir müssen nicht bis zur Annahme von *distinkten* Erbträgern gehen, um die mendelschen Regeln zu verstehen. Irrtümlicherweise wird bis heute vielfach angenommen, dass wir in den Erbgängen Mendels Hinweise auf die molekulare Grundlage des einzelnen Gens erfahren bzw. dass wir in den Erbgängen die Dynamik einzelner Gene direkt beobachten können. Die molekularen Grundlagen der mendelschen Regeln sind aber auf den Wechsel zwischen Haploidie und Diploidie zurückzuführen. Die meiotische Chromosomendynamik erklärt die Dynamik der mendelschen Allele. Zur Erklärung der mendelschen Vererbungsregeln können wir uns vollständig auf unproblematische Entitäten und Prozesse berufen: Chromosomen, Meiose, den alternierenden Wechsel von Haploidie und Diploidie, und die zufällige Aufteilung der Chromosomen (in Anaphase I). Diese Prozesse erklären Mendels Beobachtungen erschöpfend. Wir können anhand der mendelschen Befunde also nicht bis zur Annahme distinkter Gene gehen, selbst wenn wir der Ansicht sind, dass es distinkte Gene (etwa in Form eines idealisierten DNA-Sequenzabschnitts) gibt. Diese explanatorische Begrenztheit der mendelschen Befunde ist verwirrend, weil in Mendels Untersuchungen nachträglich genetische Erklärungen eingeschrieben wurden. In der Zusammenschau von klassischer und genetischer Genetik müssen wir aber eine klare Unterscheidung zwischen der Distinktheit der Chromosomen und der hypothetischen Existenz von Vererbungseinheiten ziehen.

Die explanatorische Klärung der mendelschen Regeln schließt die Notwendigkeit einer historischen und theoretischen Auseinandersetzung mit Mendel nicht ab. Die molekulare Natur und Dynamik der sequentiellen Informationen auf DNA-, aber auch RNA- und AA-Basis wird nicht einfacher. Die Klärung der mendelschen Regeln eröffnet vielmehr neue explanatorische Horizonte für die Erklärung der mendelschen Erscheinungsmerkmale, die heute als das Ergebnis eines komplexen Expressions-, Regulations- und insofern systemischen Prozesses zu verstehen sind. Mendels Merkmale und ihre evolutionäre Dynamik lassen sich nur als Ausdruck eines umfassenden Systems begreifen, das aus genetischen und epigenetischen Komponenten besteht.

5 Genetische und epigenetische Evolution

Eine zweite wichtige Unterscheidung ist diejenige zwischen (1) den molekularen Grundlagen der mendelschen Regeln und (2) den molekularen Grundlagen der Merkmale, die einem mendelschen Erbgang folgen können, aber nicht folgen müssen. Diese Unterscheidung ist für eine explanatorisch und empirisch konsistente Lesart der Untersuchungen Mendels fundamental. So lassen sich genetische Kurzschlüsse vermeiden und Forschungsfragen wie -lücken klarer formulieren. Die molekularen Grundlagen der mendelschen Merkmale müssen darum nicht im heutigen Sinn rein genetischer Art sein. Tatsächlich können auch Epiallele den mendelschen Regeln folgen, sofern diese mit den Chromosomen assoziiert sind. Haben wir in einem Erbgang zwei verschiedener Chromosomen mit zwei verschiedenen Epiallelen vorliegen, können wir im Idealfall einen klassisch mendelschen Erbgang der beiden epigenetischen Allele erwarten. Abweichungen von den mendelschen Zahlenverhältnissen wären durch weitere molekulare Einflussfaktoren zu erklären, welche das Verhältnis der Epiallele betreffen. Auch die Konzepte von Dominanz und Rezessivität sind in Folge der hier getroffenen Unterscheidung auf epigenetische Vererbung erweiterbar. Mendels Faktoren können also epigenetischer Natur sein. Hieran kann man erkennen, wie problematisch der Terminus des Gens durch seinen mehrfachen Bedeutungswandel geworden ist. Wenn wir uns auf das Gen als Sequenzabschnitt fokussieren, so verlieren wir das mendelsche und morgansche Gen. Bleiben wir beim klassischen Gen hingegen stehen, können wir von dort nicht auf die molekulare Natur der Gene schließen. Dieser konzeptuelle Sprung ist vereinzelt herausgestellt worden (Müller-Wille u. Rheinberger 2009), muss aber klarer formuliert werden, um Missverständnissen und Verwechslungen vorzubeugen.

Die Unterscheidung zwischen der molekularen Natur der mendelschen Erbgänge und der molekularen Natur der mendelschen Erbmerkmale erfordert weitere Forschung. Nicht die Gegenüberstellung genetischer und epigenetischer Erklärungen, sondern eine Zusammenführung des empirischen und explanatorischen Fundus beider Paradigmen hilft weiter. Aus einer solchen Synthese werden neue Konzepte hervorgehen, die manche Versprechen zum Verständnis der Natur biologischer Merkmale einlösen werden, die im genetischen Paradigma nicht verstanden werden konnten, weil hier unter anderem nicht klar genug zwischen Erbgang und Merkmal getrennt wurde. Die Unterscheidung fällt nicht mit der Genotyp und Phänotyp zusammen: Genotyp und Phänotyp werden meist als statische Entitäten behandelt. Die hier stark gemachte Unterscheidung stellt hingegen eine Unterscheidung zwischen zwei dynamischen Prozessen fest: dem Erbgang (vor dem Hintergrund einer idealisierten mendelschen Population und den Prozessen während der Meiose) und dem Erbmerkmal (als dem Ergebnis molekularer Prozesse). Sowohl die molekularen Grundlagen des Erbganges als auch der Merkmale sind selbst evolutionär verändert worden. Die Evolution der Diploidie ist beispielsweise eine notwendige Voraussetzung für die Möglichkeit des mendelschen Erbganges. Darüber hinaus müssen wir von diesen beiden Prozesstypen die Populationsdynamik unterscheiden: Genau genommen sind die Regeln der

mendelschen Erbgänge das Produkt eines Zusammenwirkens von molekularen Prozessen (der Chromosomendynamik) und der Populationsdynamik. Der mendelsche Erbgang selbst ist ein hybrides Phänomen, das über die Grundlagen der molekularen Genetik weniger aussagekräftig ist als allgemein angenommen.

5.1.2 Die mendelsche Population in der Synthese

Die moderne Evolutionstheorie wird in der Regel in zwei Hinsichten als Syntheseleistung verstanden. Zum einen beruht sie nicht auf einem einzigen Werk (wie bei Darwin), sondern auf einer Reihe von Konzepten und Perspektiven, die verschiedene Fragen der Evolutionstheorie abdeckten und im Zeitraum von 1930 bis 1950 veröffentlicht wurden: „The Genetical Theory of Natural Selection“ (Ronald A. Fisher, 1930); „Evolution in Mendelian Populations“ (Sewall Wright, 1931); „The Causes of Evolution“ (John B. S. Haldane, 1932); „Genetics and the Origin of Species“ (Theodosius Dobzhansky, 1937); „Systematics and the Origin of Species“ (Ernst Mayr, 1942); „Tempo and Mode in Evolution“ (George G Simpson, 1944); „Variation and Evolution in Plants“ (George L. Stebbins, 1950) und namensgebend Julian Huxleys „Evolution – the modern synthesis“ (1942). Zum anderen beruht die moderne Synthese auf einer allmählichen und umstrittenen Zusammenführung von Genetik und Selektionstheorie. Über den genauen Verlauf dieser Synthese herrscht bis heute Uneinigkeit. Gerade in den letzten Jahren wird die Geschichtsschreibung der modernen Synthese selbst hinterfragt (Depew u. Weber 2011; Stoltzfus u. Cable 2014): Wie stark war der angebliche Niedergang des Darwinismus zu Beginn des 20. Jahrhunderts wirklich? Gab es wirklich einen grundsätzlichen Dissens zwischen Vertretern der Mischvererbung und der partikulären Vererbung bzw. zwischen kontinuierlicher und diskontinuierlicher Variation? Wie einflussreich waren alternative Evolutionstheorien und wie homogen waren die Ansichten der Begründer der modernen Synthese? Im folgenden können nur einige Aspekte dieses Fragekomplexes betrachtet werden.

Wir haben in vorherigen Abschnitten gesehen, dass sowohl Darwins als auch Mendels Schriften sich von dem unterscheiden, wofür sie heute stehen (siehe 3.4 und 4.2). In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts vollzog sich eine allmähliche Synthese von Mendelismus und Darwinismus, die für die heutige Lesart Mendels und Darwins prägend war und zum Teil verantwortlich für die Irritationen ist, die eine Lektüre Darwins oder Mendels heute auslösen kann. Im Laufe der Synthesephase kam es zu stark veränderten Lesarten Darwins und einer von Beginn an werkuntreuen Interpretation Mendels. Manche Teilnehmer der damaligen Entwicklung fragten, ob die Namensstifter noch zu Recht als solche behandelt werden können. Huxley gab hierauf eine sehr offene Antwort: „Hogben is perfectly right in stressing the fact of the important differences in content and implication between the Darwinism of Darwin or Weismann and that of

5 Genetische und epigenetische Evolution

Fisher or Haldane. We may, however, reflect that the term atom is still in current use and the atomic theory not yet rejected by physicists, in spite of the supposedly indivisible units having been divided. [...] biologists may with a good heart continue to be Darwinians and to employ the term Natural Selection, even if Darwin knew nothing of mendelizing mutations, and if selection is by itself incapable of changing the constitution of a species or a line. It is with thus reborn Darwinism, this mutated phoenix risen from the ashes of the pyre kindled by men so unlike as Bateson and Bergson, that I propose to deal in succeeding chapters of this book.“ (Huxley 2010, S. 28).

Im Zuge der Synthese hat sich durch die Versuche einer mathematischen Grundlegung der Status der zentralen Konzepte Darwins stark verändert. Die Konzepte von biologischer Fitness, natürlicher Selektion, Variation und Vererbung wurden neu bestimmt. Diese teils gravierenden Veränderungen gegenüber dem Darwinismus werden im heutigen Rückblick oft unterschätzt, sodass der Eindruck entstehen kann, dass die moderne Evolutionstheorie nur eine genetisch erweiterte Selektionstheorie sei. Theoretische Veränderungen und die intransparente Argumentation dieser Veränderungen lassen sich gut an Fishers Hauptwerk, der genetischen Selektionstheorie, nachvollziehen, die am schärfsten die Differenz zu Darwin zeigt: Es kommt zu einem nahezu vollständigen Verlust der ontogenetischen Perspektive. Diese Entwicklung soll aus Sicht der heutigen Epigenetik betrachtet werden, weil die Neufassung und mathematische Normierung darwinistischer Konzepte erst jenes Erklärungsvakuum schuf, das bis heute im Zentrum der Evolutionstheorie klafft.

In den Bedingungen des mendelschen Experimentalsystems war die mendelsche Population angelegt; Mendel selbst aber verwendete weder den Begriff „Population“ noch verfolgte er ein echtes Populationsdenken (siehe 3.4). Die aus seiner Publikation rekonstruierbare „vierte Regel“ ergibt sich aus der additiven Betrachtung von Rein- und Mischformen: Die Entwicklung der Hybriden folgt dem Entwicklungsgesetz „ $A + 2Aa + a$ “, die Rekombinatorik von A- und a-Keimzellen ist bei Mendel nicht auf alle Nachkommen der Hybriden ausgeweitet. Seine Extrapolation läuft auf eine Prognose hinaus, die Fisher den Vertretern einer „Mischvererbung“ im 19. Jahrhundert zuschrieb. Da Mendel selbst jene Prognosen aufstellte, die laut Fisher eine Vereinigung von partikulärer Vererbung und Selektionstheorie verhindern, scheint seine Unterscheidung von partikulärer und Mischvererbung nicht ganz ausgereift. Galtons ursprüngliche Unterscheidung war jedenfalls nicht zu derjenigen Polarisierung angelegt, die Fisher damit verfolgt hat.

Nachdem sich die Genetik als neue Wissenschaft zu Beginn des 20. Jahrhunderts etabliert hatte, folgte eine mathematisch motivierte Theoriebildung, für welche die Dynamik der Population selbst eine genetische und eine evolutionäre Bedeutung hatte. In dieser Synthese manifestierte sich eine neue wissenschaftliche Entität, für die selbstverständlich ontologische Annahmen

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

gemacht wurden. Die Vorsicht Johannsen ist eine Ausnahme geblieben. In der Retrospektive lässt man die Entwicklung dieser neuen Entität mit den von Hardy und Weinberg formulierten Grundlagen eines idealen Gleichgewichtes zwischen dominanten (AA), heterozygoten (Aa) und rezessiven (aa) Individuen einer Population beginnen. Von Generation zu Generation bleibt das Verhältnis ($AA : Aa : aa = p : 2q : r$) erhalten, wenn $q^2 = p \cdot r$. Sofern Mutationen rein zufällig, die Verteilung der drei Genotype geschlechtsneutral und alle Individuen gleichermaßen fruchtbar sind, stellt sich ein genetisches Gleichgewicht ein (Hardy 1908). Eine zufällige Kreuzung der Individuen im strengen Sinne ist hingegen nicht notwendig, sondern lediglich ausreichend, wie sich erst Ende 80er Jahre herausgestellt hat (Li 1988; Stark 2006). Die mathematische Bedingung ($q^2 = p \cdot r$) zeigt bereits, dass mit der Mathematisierung neue Probleme entstehen: Hat die sich aus der Abstraktion ergebende mathematische Bedingung eine biologische Grundlage oder ist es ein formales Artefakt?

Bei seiner Beschreibung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts benennt Wright wichtige Einschränkungen der idealen mendelschen Population: (1) das Erreichen des Gleichgewichts erfolgt asymptotisch und stellt nur einen Grenzwert dar, (2) das Erreichen des Gleichgewichts erfährt eine Verzögerung oder Retardierung, weil (anders als in der idealen mendelschen Population) die Generationen zeitlich überlappen. Angesichts dieser Idealisierungen ist klar, dass die sog. mendelsche Population eine mathematische Entität ist, keine biologische. In der Populationsgenetik sind evolutionäre Veränderungen de facto als das Abweichen vom eben genannten Gleichgewicht konzeptualisiert. Durch die Idealität der mendelschen Population kommt es zu einer Unklarheit bzgl. des Verhältnisses von evolvierender und nicht evolvierender Population: Einerseits ist Evolution aus populationsmathematischer Sicht nur möglich als eine Abweichung der realen Populationen von der idealen (mendelschen) Population, sodass jede reale Population als eine evolvierende zu betrachten ist. Andererseits stellt die ideale, nicht evolvierende (mendelsche) Population selbst eine explanatorische Komponente im evolutionären Szenario dar. Evolution ist aus populationsmathematischer Sicht als eine spezifisch genetische Form eines evolutionären Ideal-Realismus zu verstehen, weil die reale („evolutionäre“) Dynamik nicht ohne den Bezug zu einer idealen („stabilen“) Dynamik beschrieben und verstanden werden kann. Mathematischen Setzungen manifestieren *und* verbergen den ideellen Charakter der genetischen Selektionstheorie. Ein Teil der späteren Auseinandersetzungen über Konzepte der Synthetischen Evolutionstheorie sind als Interpretationsstreitigkeiten um das Verhältnis ideeller und realer Population aufzufassen. Die Komplexität des genetischen Systems und die molekularen Grundlagen der Vererbung zeigen die Grenzen der populationsgenetischen Modelle der modernen Synthese. Ideelle Annahmen müssen darum revidiert bzw. konkretisiert werden, aber auch das Verständnis der realen Dynamik wird daraufhin Veränderungen unterworfen sein. Der Chiasmus von ideeller und realer Population ist nicht auflösbar. Auch die mendelsche Population ist ein hybrides

5 Genetische und epigenetische Evolution

Konzept.

Beispielsweise nahm Wright einen einfachen Gegensatz von „direkter“ und „statistischer“ Evolution einfach an und behauptete, Darwin habe bereits eine rein statistische Evolution angenommen, in der das Material der Selektion rein zufälliger Natur sei (Wright 1931, S. 98). Diese Zuschreibung ist nicht nur nachweislich falsch (siehe 4.2.4), sie gibt auch einen Eindruck davon, dass die Unterscheidung direkter und statistischer Evolution in der Populationsgenetik axiomatisch war. Wright hält fest: „any theory of evolution must be based on the properties of Mendelian factors, and beyond this, must be concerned largely with the statistical situation in the species“ (Wright 1931, S. 100). Die gemeinsame Basis des sog. Wright-Fisher-Prozesses ist die von Wright so benannte mendelsche Population: eine abstrahierte mathematische Entität, die auf dem Experimentalsystem Mendels beruht.

Die Kluft zwischen darwinscher und mendelscher Population sollte bereits klarer geworden sein: Die mendelsche Population ist ein ideelles, mathematisches Konstrukt, dem durch realisierende Bedingung eine evolutionäre Dimension zukommt. Die darwinsche Population ist hingegen per se evolutiv. Fishers Bemühen, die Spannung zwischen mendelscher und darwinscher Population zu lösen, führte dazu, dass in seinen Modellen die graduellen Übergänge in der Verteilung von Allelen im Vordergrund des Modells stehen. Natürliche Selektion soll diesen graduellen Wandel erklären.

Dass die mendelsche auch eine genetische Population ist, wird daran erkennbar, dass nicht nur die Mutationsraten, sondern auch Migration im mathematischen Modell die Genfrequenzen *direkt* modifizieren kann. Der Organismus selbst spielt in den Modellen keine deskriptive Rolle. In den Modellannahmen und dem Ausschluss bestimmter Entitäten in den Modellen sind die späteren Verbalisierungen und Popularisierungen einer gen-zentrischen Perspektive bereits angelegt. Während Mutation und Migration im Wright-Fisher-Prozesse Eigenschaften einer genetischen Population sind und der zwischen Genetik und Populationsdynamik zu vermutende Organismus formal verschwunden ist, sind sich Fisher und Wright nicht darüber einig, wo der Selektionsdruck selbst angreift: beim einzelnen Gen (Fisher) oder am gesamten genetischen System (Wright). In dieser Alternative verschwindet der Organismus aus dem Blickfeld. Die nicht-mathematisierenden Vertreter der Synthetischen Evolutionsbiologie (insbesondere Ernst Mayr) haben dem Organismus sehr wohl eine explanatorische Rolle zugestanden. Die Kluft zwischen mathematischen und nicht-mathematischen Zugängen zur Population wird durch den synthetischen Gestus der „Synthetischen Evolutionstheorie“ verdeckt. Auch für die molekulare Populationsmathematik gilt, dass der Organismus keine direkte Rolle in den mathematischen Modellen spielt. Bemerkenswerterweise hat sich der Organismus für eine stark von Fisher motivierte Theoriebildung als interessante Entität herausgestellt (Dawkins 1999). Der Organismus ist den mathematischen Modellen bis heute transzendent geblieben, zugleich aber eine unverzicht-

bare Referenz für evolutionsbiologische Argumentationen. Das Verschwinden des Organismus in der mendelschen Population lässt sich bis zu Mendel selbst zurückverfolgen und wurzelt vermutlich in einer mathematischen Naturphilosophie, die wenigstens bis Pythagoras zurückgeht. Ein gutes Beispiel hierfür gibt das Finetti-Diagramm zur geometrischen Darstellung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts für 2 Allele und dessen selektionstheoretische Erweiterung (Cannings u. Edwards 1968). Der Organismus ist in der Populationsgenetik formal verschwunden und wird nicht als das wiederkehren können, was er einst war. Mit dem Verschwinden des Organismus als Objekt der Epigenese wurde die gesamte Ontogenese zunehmend marginalisiert. Im Gegensatz dazu können andere (genetische) Faktoren den Verlauf der evolutionären Dynamik in den populationsgenetischen Modellen beeinflussen. Ist der Organismus der Quantifizierung zum Opfer gefallen oder folgte die mathematischen Dekonstruktion des Organismus einer Notwendigkeit des evolutionären Denkens selbst? Wie lässt sich der Organismus im Rahmen einer mathematischen Behandlung evolutionärer Prozesse überhaupt verstehen? Diese Fragen stellen die mathematische Theoriebildung der Biologie bis heute vor eine ungelöste Aufgabe. Die Rolle des Organismus für evolutionäre Prozesse kann bislang nur auf konzeptueller Ebene behandelt werden.

5.1.3 Variation und Mutation der Gene

Darwins Verständnis natürlicher Vielfalt war pluralistisch: Darwin diskutierte Variabilität und Variation, erbliche und nicht-erbliche Variation. Er betonte, dass wir über die Ursachen natürlicher Variation noch viel zu wenig wissen. Haldanes Fundierung des Konzeptes genetischer Variation zeigt, wie die moderne Synthese einen Bruch mit Darwins Verständnis von Variation vollzog. Die frühen Populationsgenetiker zogen wenigstens *zwei rote Linien*, um Variation auf genetische Variation zurückzuführen.

Die *erste rote Linie* grenzt die Generationen ab: „We can divide the causes of variation into those which operated before and during the life of the individual. [...] In many plants and a few animals we can study the effects of nurture, i. e. causes operating during the life of the individual, almost apart from those of nature, i. e. causes operating earlier.“ (Haldane 1932, S. 34) Diese Unterscheidung impliziert, dass sich ontogenetische Variation von genetischer Variation ableiten lässt. Dadurch ist die Möglichkeit von epigenetischen Vererbungseffekten im heutigen Sinne ausgeschlossen. Eine evolutionär relevante Epigenese ist nur denkbar, wenn Genotyp und Umwelt nicht zu einem kausalen Gegensatz getrieben werden. Die Unterscheidung von „nature“ und „nurture“ spielt eine entscheidende Rolle bei der Reduktion ontogenetischer Variation: „Now attempts are constantly being made to prove that differences due to different environments are inherited. We shall see that this is true in a few cases. But in vast majority of

5 Genetische und epigenetische Evolution

the experiments (as far as I know, in all but one) on which the neo-Lamarckian case is founded, no attempt has been made to establish a pure line to start with. It is therefore impossible to say whether the variations which are observed are not, at least in part, due to internal causes – that is to say, nature rather than nurture – and therefore determined and inherited according to the laws of ordinary genetics.“ (Haldane 1932, S. 36) Durch begriffliche Abgrenzungen (wie die Unterscheidung zweier Quellen von Variation) ist die populationsgenetische Dichotomisierung natürlicher Variation verankert worden. Huxley hat 10 Jahre später sogar von einer verschobenen Beweislast gesprochen: „it may be legitimately argued that the majority of all inherited characters must rest on a Mendelian basis. Even in the present incomplete state of our knowledge, there are strong presumptive grounds for this assertion, so that the onus of proof now lies on those who would maintain the contrary in any particular case.“ (Huxley 2010, S. 52)

Haldane unterscheidet sechs Klassen bzw. Ursachen („causes“) erblicher Variation, von denen keine Darwin bekannt gewesen ist (Haldane 1932, S. 37-55):

1. extra-nukleäre Faktoren (wie die Vererbung der Blattfarbe durch Chloroplasten)
2. einfache mendelsche Faktoren, die über die zwei Allele eines Gens vererbt werden
3. kontinuierlich variierende Faktoren (wie die Körpergröße), die über eine Vielzahl von Genen vererbt werden
4. chromosomale Umordnungen (bei denen nicht die Qualität, sondern die Reihenfolge der Gene verändert wird)
5. Chromosomenaberrationen (bei denen einzelne aber nicht alle Gene weniger oder häufiger als zweimal vorliegen)
6. Chromosomenaberrationen (bei denen alle Gene häufiger als 2mal vorliegen: Polyploidie)

Alle Fälle erblicher Variation sind laut Haldane in eine oder mehrere dieser sechs Klassen einzuordnen und auf die Rekombination und Mutation von Genen zurückzuführen. Mutationen sind der Innovationsmotor der Populationsgenetik: „The fundamental importance of mutation for any account of evolution is clear. It enables us to escape from the impasse of the pure line. Selection within a pure line will only be ineffective until a mutation arises. Among a few million individuals a mutation of the desired type is not unlikely. Among a few thousand it is most improbable.“ (Haldane 1932, S. 57 f.). Sätze wie diese zeigen, wie sehr der Kanon des heutigen genetischen Basiswissens aus dieser Zeit stammt. Als einziges Beispiel für „mysteriöse“ Fälle erwähnt Haldane Untersuchungen zur nicht-mendelschen Vererbung eines „Schurken“-Phänotyps

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

der Erbse (Bateson u. Pellew 1915), dessen Grundlagen erst vor einigen Jahren aufgeklärt wurden: Die epigenetische Stilllegung eines Transposons ist selbst erblich und verursacht den vor 100 Jahren beobachteten nicht-mendelschen Erbgang (Gross 2006). Mit diesem Beispiel lässt sich belegen, dass Evidenz für eine andere Konzeptualisierung natürlicher Variation grundsätzlich gegeben war. Die Vererbung des von Bateson beschriebenen Erbsen-Phänotyps fügte sich nicht in die fundamentale Unterscheidung der beiden Typen von Variation, die Haldane zu Beginn unterschieden hatte. Eine vermeintlich rein systematisierende Unterscheidung kann auch unbeabsichtigt zu einer Dichotomisierung der Datenauswahl und -interpretation führen.

Die *zweite rote Linie* der frühen Populationsgenetik trennte zufällige und gerichtete Mutation. Diese Unterscheidung diente der selektionstheoretisch motivierten Exklusion der Direktionalität genetischer Mutationen: Fisher unterschied vier Typen von Evolutionstheorien, in denen Frequenz oder Richtung der Mutationen durch hypothetische Kräfte beeinflusst werden könnten (Fisher 1930, S. 12 f.), um sie gleich darauf zu widerlegen:

- Der mentale Zustand nimmt Einfluss auf Mutationen.
- Erhöhte physiologische Aktivitäten in Organen beeinflussen die Mutationen.
- Die Umwelt beeinflusst die Mutationen.
- Ein innerer (erblicher) Antrieb („urge“) beeinflusst Mutationen.

Die bedeutsamste Einschränkung, die Fisher zur Widerlegung evolutionärer Direktionalität vornimmt, bleibt implizit: Fisher diskutiert nur die Frage der Direktionalität *genetischer* Mutationen. Den alternativen Erklärungsansätzen begegnet Fisher mit dem Einwand (Fisher 1930, S. 13), dass diese unter Annahme einer Mischvererbung, nicht aber partikulärer Vererbung denkbar sei. Die Mutationsraten seien zu gering, um selbst Einfluss auf die Richtung der Population zu nehmen: „For mutations to dominate the trend of evolution it is thus to postulate mutation rates immensely greater than those which are known to occur, and of an order of magnitude which, in general, would be incompatible with particulate inheritance. [...] The investigator who faces this fact, as an unavoidable inference from what is now known of the nature of inheritance, will direct his inquiries confidently towards a study of the selective agencies at work throughout the life history of the group in their native habitats, rather than to speculations on the causes which influence their mutations.“ (Fisher 1930, S. 20 f.) Fisher erklärt den Disput für beendet: Mutationen selbst nehmen keinen Einfluss auf die Richtung der Populationsdynamik, Ursachen und Gesetzmäßigkeiten der Variation sind kein adäquates Untersuchungsfeld mehr und die Selektionstheorie bleibt als einziges Explanans der Direktionalität der Populationsdynamik übrig. Im

5 Genetische und epigenetische Evolution

Gegensatz dazu hielt Huxley ähnlich wie Ernst Mayr die Synergie von Mutation und Selektion für direktional (und innovativ): „the statement that selection is a destructive agency is not true, if it is meant to imply that it is merely destructive. It is also directive, and because it is directive, it has a share in evolutionary creation. Neither mutation nor selection alone is creative of anything important in evolution; but the two in conjunction are creative.“ (Huxley 2010, S. 28)

Weismann hatte noch eine verstärkende bzw. abschwächende Rolle von (vorteilhaften) Mutationen diskutiert. Es gab also Veränderungen der Determinanten, die für natürliche Selektion noch nicht oder nicht mehr sichtbar waren. Bei Fisher ist dies undenkbar, weil nicht genug Variabilität zur Verfügung steht, die eine selektiv unsichtbare in eine selektiv sichtbare Mutation umwandeln könnte. Degenerationseffekten gesteht Fisher eine marginale Rolle zu: Diese können bei Abwesenheit natürlicher Selektion wirken und so zum Verschwinden ungebrauchter Organe führen.

Die Möglichkeit einer physiologischen Responsivität weist Fisher insbesondere dahingehend zurück, dass die Annahme adaptiver Antworten unterstelle, diese rufe zugleich Mutationen hervor oder gehe mit diesen einher (Fisher 1930, S. 12 f.). Zudem müssten wir in diesem Falle annehmen, dass ein physiologisches Antwortverhalten eine materielle Eigenschaft sei. Fisher handelt diese theoretischen Optionen denkbar kurz ab; eine wirkliche Diskussion alternativer Modelle physiologischer Responsivität findet nicht statt. Fishers Ausschluss von Lamarckismus und Orthogenese wirft ein rotes Tuch über eine ganze Reihe von Aspekten, unter das bis heute nur sporadisch gesehen wird.

Die genetische Variation, die schon bei Haldane als eine Einschränkung des Konzeptes natürlicher Variation zu erkennen ist, erfährt bei Fisher eine weitere Bedeutungsverschiebung: „The variation in a population of any individual measurement is specified quantitatively by its variance, and of this, taking account of the genetic composition of all possible individuals, a definite amount may be recognized as genetic variance.“ (Fisher 1930, S. 46) An die Stelle der natürlichen Variation Darwins tritt die Varianz einer Zufallsverteilung, von der die genetische Varianz (nicht Variation) die entscheidende Komponente ist. Mutation, Rekombination, Migration und Selektion erklären also die gesetzmäßige Veränderung der Varianz und treten an die explanatorische Stelle der Ursachen und Gesetze der Variabilität bei Darwin. Evolution wird zu einem Prozess der normierten Population und ihrer mathematischen Eigenschaften. Weder sind statistische Methode und Population klar unterschieden, noch machen Fishers Darlegungen den Eindruck, dass er Populationen für etwas anderes hält als das, was die populationsmathematischen Modelle beschreiben. Die Modelle verschließen die Augen vor der phänomenalen Wirklichkeit. Mit der Gleichsetzung von (qualitativer) Variation und (quantitativer) Varianz gehen epigenetische Aspekte natürlicher Variation verloren. Varianz ist eine mathematische Größe, deren Wert sich aus der Frequenz der jeweils betrachteten Gene in einer bestimmten Generation ergibt und

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

sich (im einfachsten Falle) im Laufe der Ontogenese nicht verändern kann. Auch in erweiterten Modellen der klassischen Populationsgenetik ermittelt sich die Dynamik der Population aus der Dynamik der Genfrequenzen.

Doch um was für Gene handelt es sich hierbei eigentlich? Wir befinden uns noch eine Generation vor Entdeckung der DNA-Struktur. Fishers Gene sind in Unkenntnis der molekularen Grundlagen konzipiert. Der dänische Biologe Wilhelm Johannsen hatte Mendels Ergebnisse mit Weismanns Keimplasmatheorie verbunden: Weismann zufolge waren es die Keimzellen, welche die mendelschen Erbfaktoren enthielten. Johannsen (1911) manifestierte mit Hilfe der von Mendel beobachteten regelmäßigen Verhältnisse zwischen ausgewählten Merkmalen mehrerer Generationen eine Unterscheidung von „Genotyp“ und „Phänotyp“, die er in Opposition zu früheren „Transmissions“-Konzepten (bei Lamarck und Darwin) stellte, aber auch von Galtons und Weismanns Theorien abgrenzte. Johannsen verstand unter dem Genotyp keine Entität, sondern die Summe der Potentialitäten der Zygote und die Summe der Gene. Schon bei dem ersten Versuch einer Gendefinition kam es zu einer modaltheoretischen Verdopplung: Johannsens Genotyp ist die Summe der genetischen Möglichkeiten *und* Wirklichkeiten.

Die Untersuchung der „Genotype“ (im Plural) ist laut Johannsen anhand der Qualitäten und Reaktionen des Organismus zu untersuchen. Die dabei zu beachtenden (typologischen) Unterschiede von Individuen einer Population sind dann als die „Phänotype“ (ebenfalls im Plural) zu verstehen. Johannsen verstand die Phänotype zudem als Reaktionen der genotypischen Konstituenten (Johannsen 1911, S. 145), er konzipierte aber keine Gene *für* besondere Eigenschaften (Johannsen 1911, S.147). In Johannsens Ausdruck der „Genodifferenzen“ wird deutlich, dass er die Gene ähnlich wie später Gregory Bateson als Informationen über Unterschiede, also relational verstand. Gegenüber dieser relationalen Genetik Johannsens setzte sich jedoch im Zuge der modernen Synthese die Vorstellung von partikulären Genen als Vererbungseinheiten durch, die über die Keimbahn vererbt werden und die Erscheinungsmerkmale bestimmen. Dennoch haben wir es in der klassischen Populationsgenetik nicht mit Genfrequenzen, sondern der Frequenz der jeweiligen Allelkombinationen zu tun. Die mendelsche Population setzt sich aus „genetischen“ Einheiten zusammen, aber jede Einheit repräsentiert ein Gen, zwei Allele und drei Allelkombinationen. Konzeptuell verkürzt sich das Minimalmodell von drei zu unterscheidenden Quantitäten auf Gene und deren Frequenzen. Am Ende kommt es zu gefährlichen Abstraktionen: Einheiten der Vererbung.

An diesen Zuspitzungen war die Grundlagenforschung nicht unbeteiligt. Einerseits wurde die Analogie zwischen Genen und Atomen so weit getrieben wie möglich: „The essence of Mendelian heredity is that it is particulate. The genetic constitution is composed of discrete units. [...] The units are the Mendelian factors or genes, while their different forms are called allelomorphs or alleles. The particulate nature of inheritance enables calculations to be made as to the propor-

5 Genetische und epigenetische Evolution

tions of offspring of different types in different generations after a cross. Like the atomic theory in chemistry, it is the basis of quantitative treatment. [...] Genes are in many ways as unitary as atoms, although we cannot isolate single genes. They do not grade into each other: but they vary in their action in accordance with their mutual relations. [...] Thus the whole is not merely the sum of its parts: it is also their relation. [...] The discreteness of the genes may prove to be nothing more than the presence of predetermined zones of breakage [...] the independent hereditary behaviour of genes, from which their discreteness is deduced, is due to two facts. When the genes to be tested are in different kinds of chromosomes, their independence is due merely to the independent behaviour of the two chromosomes. But when they are both in the same kind of chromosome, their independence depends on what is known as crossing-over.“ (Huxley 2010, S. 47 ff.) Andererseits zeigt die Diskussion die Grenzen der Analogie klar auf. Aus heutiger Sicht ist die Klarheit in Huxleys Ausführung ein Beleg dafür, dass wenigstens einem der Konstrukteure der modernen Synthese die Begrenztheit des Gen-Konzeptes bewusst war: Huxley lässt keinen Zweifel, dass die Diskretheit des Gens sich nicht auf das Gen selbst, sondern seine chromosomale Lokalisation bezieht. Heute wissen wir, dass Huxleys These „[genes] do not grade into each other“ widerlegt ist. Schon damals betonte Huxley (in Nähe zu Darlington) den systemischen Charakter des Genotyps. Was sich damals auf die emergenten Effekte distinkter Gene bezog, trifft nach heutigem Wissen auch auf die Organisation der sequentiellen Informationen des Genoms selbst zu: Die Vielfalt und Verteilung funktionaler genomischer Elemente, alternatives „Splicing“ und viele weitere Phänomene zeigen (Birney u. a. 2007; Modrek u. Lee 2002), dass die isolierte, einzelne Vererbungseinheit ein Element einfacher genomischer Systeme ist. In den einfacher organisierten, prokaryotischen Genomen befinden sich die genetischen Einheiten in einer Zellen- und Artgrenzen überschreitenden Dynamik (Gogarten u. Townsend 2005; Rogozin u. a. 2002).

Bei Huxley wird der Phänotyp auf die Vererbungspartikel zurückgeführt, ist aber selbst nicht partikulär: „the notion of mendelian characters [...] is in point of fact a false conception. [...] In the first place, a gene may exert a direct effect on two or more distinct processes. [...] Secondly, a gene may exert a direct effect on a single process, but in many different sites and conditions. [...] The most interesting examples for our purpose, however, belong to the third category, of indirect effects. A gene exerts a primary direct effect, and this then causes numerous secondary effects. [...] Such secondary effects are excellent examples of what Darwin called correlated characters which may be of great evolutionary importance“ (Huxley 2010, S. 62 ff.).

Bis heute haben sich eine Reihe von Ambiguitäten in den genetischen Konzepten enthalten: Es gibt ein Gen, aber eine Vielzahl von Allelen. Als Vererbungseinheiten werden aber die Gene und nicht die Allele bezeichnet. Oft ist ein bestimmtes Allel gemeint, wenn von einem Gen die Rede ist. Nicht zuletzt ist unklar, in welchem Verhältnis Gen und Allel nun eigentlich stehen.

Sind Gene die Summe aller realen oder aller potentiellen Allele? Im ersten Falle wären Gene als Oberbegriff für ontologische Entitäten zu behandeln. Im zweiten Falle aber wäre die Existenzbehauptung für das Gen nicht unproblematisch, weil im Raum der genetischen Potentialitäten der Unterschied zwischen Allelen eines Gen und Allelen verschiedener Gene verschwimmt. Das sind keine abstrakten, sondern forschungspraktische Fragen, weil die molekulare Populationsgenetik heute – in Abkehr von dem restriktiven Szenario Fishers – Evolution als Exploration von Sequenzräumen beschreibt (Kondrashov u. Kondrashov 2015; Moreno u. a. 2014; Smith 1970). Experten wissen zwar um die Uneindeutigkeit der Begriffe, im öffentlichen Diskurs wird diese aber selten thematisiert. Durch die Rückwirkung zwischen allgemeinen und fachwissenschaftlichen Diskursen sind begriffliche Ambiguitäten darum auch ein Teil der Wissenschaftspraxis im genetischen Paradigma geworden.

5.1.4 Biologische Fitness und das fundamentale Theorem

Fisher formulierte universelle Erklärungsansprüche für seine mathematischen Theorien: Die genetische Selektionstheorie zeige beispielsweise, wie neue Gene entstehen, sich durchsetzen oder aussterben (Fisher 1930, S. 46). Das ist schlicht unhaltbar. Seine Theorie beschreibt relative Verschiebungen der Allelverteilung innerhalb der Population. Die möglichen Zustände, denen die Individuen der Population zugewiesen werden, sind gesetzt. Evolutionäre Innovationen sind so nicht erklärbar, sondern können nur als gegeben vorausgesetzt werden. Mit der bloßen Annahme einer Mutationsrate ist die Natur evolutionärer Innovationen nicht erklärt, sondern eine axiomatische Grenze der Theorie gezogen. Mit der zufälligen Mutation schließt Fisher Effekte des Systems auf Ort, Spezifität und Rate von Mutation aus. Fishers Annahmen sind aus heutiger Sicht zu restriktiv und leiten kausale Aussagen aus heuristischen Annahmen der statistischen Beschreibung ab.

Angesichts der zentralen Rolle des biologischen Fitnesskonzepts ist erstaunlich, dass dessen Bedeutung oft im Vagen gelassen wurde. Haldane stellte in einer Kapitelüberschrift von „The Causes of Evolution“ die Frage: „What is Fitness?“ Im Laufe des Kapitels behandelt Haldane (1932, S.111-143) eine Vielzahl von Grenzfällen der Selektionstheorie: Altruistisches Verhalten wird als eine Form von darwinscher Fitness dargestellt, die Möglichkeit lamarckscher Vererbung (wie bei Fisher, Huxley und anderen) ausgeschlossen. Die Beantwortung der eingangs gestellten Frage „Was ist Fitness?“ bleibt hingegen aus. Auch bei Huxley (2010) wird Fitness nicht definiert: Das Fitness-Konzept fungierte als exkludierendes Konzept für inkommensurable Phänomene wie transgenerationale Effekte der Vererbung und altruistisches Verhalten. Darüber hinaus wurden mehrere rote Linien gezogen, die das Konzept genetischer Variation selbst isolierten (siehe 5.1.3).

5 Genetische und epigenetische Evolution

Was sind die Folgen der roten Linien, die in der frühen Populationsgenetik gezogen wurden? Zum einen haben erst diese eine mathematische Formulierung möglich gemacht, weil zwei wichtige Typen von Abhängigkeiten ausgeblendet wurden: (1) Mutationen sind zufällig und unterliegen keinerlei Einfluss durch den Organismus oder die Umwelt. (2) Veränderungen der erblichen Variation können nur von Generation zu Generation erfolgen, unterliegen also keinerlei Einfluss durch die Ontogenese. Daraus ergibt sich: Die Population kann als sich aktualisierende Instanz betrachtet werden, die in jeder Runde (Generation für Generation oder Jahr für Jahr) ihre genetische Zusammensetzung verändert. Dadurch wird die Population zu einer iterativen Entität: Das evolutionäre Szenario ist rundenbasiert. Das iterative Moment beruht darauf, dass zwischen genetischer und ontogenetischer Variation unterschieden wird und dass es keine Rückkopplung zwischen diesen beiden Typen von Variation gibt.

Der Zeitpunkt, zu dem eine Auswahl getroffen wird, ist auch der Zeitpunkt, zu dem die aktuellen Bedingungen über Erfolg und Misserfolg entscheiden. In Haldanes Modell ist gleichgültig, zu welchem Zeitpunkt welche Allele welche Effekte zeigen. Die ideelle, diskretisierte Zeit der mendelschen Population reduziert die gesamte Ontogenese auf einen einzigen Tick. Das Zeitkonzept der mendelschen Population ist insofern ideell, als die Ontogenese im phylogenetischen Modell atemporalisiert und auf den rundenbasierten, genetischen Wandel reduziert wird. Diese Transzendenz der phylogenetischen Zeit über der ontogenetischen Zeit führt zu einem temporalen Dualismus, der ohne das Gen nicht denkbar wäre. Die abstrakte Entität steht zwischen Ontogenese und Phylogenese und spielt insofern eine vermittelnde und abgrenzende Rolle.

Die Rolle natürlicher Selektion beruht ebenfalls auf der Diskretion zwischen den Generationen, weil bei jeder Aktualisierung der Population und des entsprechenden Genpools eine Auswahl getroffen werden kann, die mathematisch durch die biologische Fitness spezifiziert ist. Die Populationsgenetik arbeitet insofern mit einem rekursivem Algorithmus, für den biologische Fitness das quantitative Maß für die Auswahlfunktion der Selektion selbst ist. Nicht Selektion, sondern der Fitness-Parameter selbst bestimmt die Auswahl. Der Selektionsvorgang basiert modelltheoretisch also auf dem Fitness-Parameter. Aus explanatorischer Sicht sind die Variablen der Populationsdynamik, insbesondere die biologische Fitness, von abstrakten Charakter, weil die biologischen Gründe für die Überlebens- und Reproduktionsraten gar nicht integriert sind. Sollen wir den Fitness-Parameter bzw. dessen konkrete Werte nur modelltheoretisch verstehen? Welche ontologische Bedeutung hat er? Im einfachsten Falle ist die Fitness eines Lebewesens wird zu einer quantitativen und fixen Größe. Darüber hinaus sind trans- und intergenerationale Finesseffekte ebenso ausgeschlossen wie eine Veränderung der Fitness im Laufe der Ontogenese. Das Modell blendet aus, dass Verhalten, Physiologie und Umwelt Auswirkungen auf die Fitness im Laufe der Ontogenese und die Fitness der Nachkommen hat. Die Kluft zwischen darwinischer Fitness und der populationsgenetischen Fitness ist beträchtlich: Biologische Fitness

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

wurde in der Populationsgenetik als Reproduktionserfolg des Individuums verstanden, das reziproke Verhältnis einer Passung von Organismus und Umwelt gerät aus dem Blickfeld. Diese konzeptuelle Spannung des Fitness-Konzeptes wird später auch bei Waddington zum Thema (siehe 5.2.4).

Das rundenbasierte (diskrete) Modell wurde bei Fisher auf ein Modell ausgeweitet, bei dem Überlebens- und Reproduktionsraten über die gesamte Lebensdauer integriert sind. Hierbei handelt es sich um statistische Erwartungswerte, sodass Sterbens- und Reproduktionsraten des Individuums sich aus der statistischen Population ableiten. Leben und Tod der Individuen werden dadurch in ein ökonomisches Kalkül integriert: „In view of the close analogy between the growth of a population supposed to follow the law of geometric increase, and the growth of capital invested at compound interest, it is worth that if we regard the birth of a child as the loaning to him of a life, and the birth of his offspring as a subsequent repayment of the debt, the method by which [the malthusian parameter] m is calculated shows that it is equivalent to answering the question - At what rate of interest are the repayments the just equivalent of the loan?“ (Fisher 1930, S. 26 f.) Die Erweiterung des Modells führt bei Fisher zu einer altersabhängigen Entwicklung der Reproduktionsrate. In seinem Beispiel sinkt die Reproduktionsrate einer australischen Frau ab einem Alter von ca. 18 Jahren (Fisher 1930, S. 28). Die Interpretation derartiger Funktionen ist nicht trivial, weil der Kurvenverlauf prinzipiell durch alle Faktoren beeinflussbar ist, die Einfluss auf die der Funktion zugrunde liegenden Parameter nehmen (also die Sterbens- und Reproduktionsraten aller Individuen). Von der mathematischen Beschreibung kann nicht auf biologische Notwendigkeiten oder evolutionäre Gesetzmäßigkeiten geschlossen werden.

Die bislang beschriebenen Normierungen (von Population, Variation, Selektion und Fitness) führen bei Fisher zum sog. „fundamentalen Theorem natürlicher Selektion“ (FTNS), der ultima ratio der Populationsgenetik Fishers: „The rate of increase of fitness of any species is equal to the genetic variance in fitness, and the standard error of this rate of progress even over a single generation, will [...] be small compared to the rate of progress.“ (Fisher 1930, S. 46) Dieses Theorem scheint einen evolutionsbiologischen Identitätssatz aufzustellen, der genetische Varianz mit der Zunahme der Fitness der Art gleichsetzt. Diesen Satz haben Wright und Haldane abgelehnt. Bei Fisher werden Fitnessveränderungen mit der genetischen Varianz der Fitness gleichgesetzt und Fitness selbst (in Analogie zur physikalischen Entropie) als eine statistische Größe verstanden (Fisher 1930, S. 36). Den physikalischen Analogien folgend muss darum die Fitness einer Population ebenso ansteigen wie die Entropie eines geschlossenen physikalischen Systems: „It will be noticed that the fundamental theorem proved above bears some remarkable resemblances to the second law of thermodynamics. Both are properties of populations, or aggregates, true irrespective of the nature of the units which compose them; both are statistical laws; each requires the constant increase of a measurable quantity, in the one case the entropy of a physical system

5 Genetische und epigenetische Evolution

and in the other the fitness, measured by m , of a biological population.“ (Fisher 1930, S. 36) Sowohl die Analogien als auch die Gültigkeit des Theorems hat Fisher selbst auf idealisierte Fälle beschränkt, dem Theorem hat er dennoch eine universelle Bedeutung zugeschrieben. Den idealisierten Gültigkeitsbedingungen des Theorems begegnete Fisher (gemäß dem statistischen Ansatz) mit der Kalkulation eines Standardfehlers: „Since the theorem is exact for idealized populations, in which fortuitous fluctuations in genetic composition have been excluded, it is important to obtain an estimate of the magnitude of the effect of these fluctuations, or in other words to obtain a standard error appropriate to the calculated, or expected, rate of increase in fitness.“ (Fisher 1930, S. 35) Doch ist eine rein statistische Behandlung der Abweichung zwischen ideellen Annahmen und realer Populationsdynamik ausreichend? Welche Prozesse und Effekte verbergen sich hinter dem Standardfehler?

Fisher hat die Bedeutung seines Theorems später noch einmal spezifiziert (bzw. nach alternativer Lesart auch modifiziert): Es geht nicht um die Fitnesszunahme der gesamten Population, sondern nur um den Anteil dieser Veränderung, der mit einem Wandel der Genfrequenzen assoziiert ist (Okasha 2008, S. 312). George R. Price hatte Anfang der 70er Jahre anhand seiner Herleitung des Theorems und einer Rekonstruktion der (fehlerhaften) Argumentation Fishers zeigen können, dass die eigentliche Bedeutung von Fishers Theorem sich auf denjenigen Anteil der Fitnessveränderungen zurückführen lässt, der auf natürlicher Selektion beruht (Price 1972). Diese veränderte Lesart schwächt Fishers fundamentale Behauptung ab, weil nicht mehr der gesamte Fitnessanteil betroffen ist, sondern nur ein Faktor desselben: „one feels disappointed that it does not say more“ (Price 1972). Dennoch bleibt eine bedeutende Aussage stehen: „Since the variance of any variable is by definition non-negative, and since the ‚genetic‘ variance in fitness is part of the total variance in fitness [...], the FTNS *seems* to imply that the average fitness of a population can only be driven up by natural selection.“ (Okasha 2008, S. 321, Hervorhebung im Original). Fishers Theorem scheint einen Beitrag für die Richtung des biologischen Zeitpfeils zu liefern: Die auf natürlicher Selektion basierende Fitnesszunahme wirkt gegen die auf den Umweltveränderungen beruhende Fitnessabnahme. Für den Fall, dass sich die Umwelt nicht verändert, sollte die Fitness der Population also ansteigen. Natürliche Selektion kann die negativen Umwelteffekte ausgleichen.

Fisher beschreibt das Verhältnis von Selektion und Umwelt als ein dynamisches Verhältnis: „Against the action of Natural Selection in constantly increasing the fitness of every organism, at a rate equal to the genetic variance in fitness which that population maintains, is to be set off the very considerable item of the deterioration of its inorganic and organic environment. It is only if the former of these agencies exceeds the latter that there can be any actual increase in population, while in the reverse case the population will certainly decrease.“ (Fisher 1930, S. 42) Fishers Modell hat Ähnlichkeiten mit den antagonistischen Wechselspielen von Evolution

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

und Involution bei Schelling bzw. von Vererbung und Anpassung bei Haeckel. Die Antagonisten sind ebenso verschieden wie die Entität, deren Verhalten als Resultat der beiden Wirkungen verstanden wird. Bei Schelling ist es die Art, bei Haeckel der Organismus, bei Fisher die Population. Schellings Antagonismus beruht auf ideellen Entitäten, Haeckels Antagonismus auf einer inneren und äußeren Lebenskraft, Fishers Antagonismus auf den Fitnesseffekten von Selektion und Umwelt. Allen Modellen ist gemeinsam, dass das Seiende sich aus mehreren Typen des Werdenden ergibt. Fishers Gene ermöglichen die Vermittlung der gegensätzlichen Fitnesseffekte. Es gilt ähnlich wie für Platons $\chi\rho\rho\alpha$: Nichts an ihnen - weder Selektion noch Umwelt - ist im Gleichgewicht. Gleichwohl heben sich Selektion und Umwelt in der Regel auf: „Any net advantage by an organism will be conserved in the form of an increase in population, rather than in an increase in the average Malthusian parameter, which is kept by this adjustment always near to zero.“ (Fisher 1930, S. 47) Angesichts der dynamischen Grundlagen der Gleichgewichte scheint das unvergänglich Seiende hinter mathematischen Theoremen verschwunden zu sein. Der Anspruch in Fishers Theorem hat jedoch den Charakter einer ontologischen Aussage und soll als ein mathematisches Naturgesetz der Populationsdynamik verstanden werden.

Okasha hat die Bedeutung des Theorems folgendermaßen interpretiert: „The precise mathematical content of the FTNS, under the modern interpretation, can now be stated. If the average effects of all alleles are held constant, and if natural selection is the only force affecting allele frequencies in the population (i.e. mutation, migration and drift are absent), then the average fitness will increase at a rate equal to the additive genetic variance.“ (Okasha 2008, S. 331) Die Vielzahl der Einschränkungen (Abwesenheit von Mutationen, Migration und Drift und Umweltveränderungen) rücken Fishers fundamentales Theorem in die Nähe einer rein ideellen Aussage über die mendelsche Population. Statt eines dynamischen Gleichgewichtes der mendelschen Population bei Hardy und Weinberg formuliert Fisher ein dynamisches Beinahe-Gleichgewicht der evolutionstheoretisch erweiterten mendelschen Population (mit Standardfehler). Unter realistischen Bedingungen kann die Fitness einer Population sehr wohl sinken: Mutationen, Migration, Drift, Umweltveränderungen und nicht-additive Effekte zwischen Allelen stellen eine Reihe von möglichen Gründen für Abweichungen von Fishers Theorem dar. Je nach Lesart schränken diese Effekte die Gültigkeit des Theorems ein oder zeigen die wahre Bedeutung des Theorems. Gerade vor dem Hintergrund des Fisher-Modells stellt sich die Frage, ob Selektion alleine in der Lage ist, die Fitnesszunahmen zu erklären.

Insbesondere der Einfluss der Gen-Umwelt-Interaktionen auf die biologische Fitness eröffnet die Möglichkeit, dass intra-, inter- und transgenerationale Effekte epigenetischer Mechanismen Einfluss auf die Fitness der Population nehmen. Wir werden später bei Waddington sehen, dass das Verständnis von „Umwelt“ und der Interaktion von Genen und Umwelt wenigstens auf zwei verschiedene Weisen interpretiert werden kann: statistisch und entwicklungsbiologisch (siehe

5 Genetische und epigenetische Evolution

5.2.3). In Fishers statistischer Lesart der „Umwelt“ sind laut Okasha verschiedene Effekte zusammengebracht, deren Differenzierung aus heutiger Sicht von großem Interesse ist. Hinter Fishers Umwelteffekten könnten sich also merkwürdigerweise auch epigenetische Effekte verbergen. Diese seltsame Aussage ist das Resultat einer nicht weniger seltsamen Definition von Umwelt: Was nicht auf der additiven Wirkung einzelner Gene beruht, wird bei Fisher zu einem Amalgam namens „Umwelt“ verschmolzen. Der Gegensatz von Selektions- und Umwelteffekten auf die Fitness der Population ist insofern schon auf statistischer Ebene künstlich. Um so unhaltbarer wird er, wenn wir die tatsächlichen Wechselwirkungen von Systemkomponenten, zwischen Organismen und zwischen Organismen und Umwelten bedenken. Okasha (2008) hat darüber hinaus argumentiert, dass die Isolierung reiner Selektionseffekte aufgrund des Umwelt-Konzeptes Fishers keiner realen Populationsdynamik entsprechen kann. Fishers fundamentales Theorem beschreibt nur eine Komponente der Populationsdynamik, die wir nicht isoliert beobachten können. Das könnte bedeuten, dass sich biologische Anpassungen nur theoretisch in selektions-, organisations- und umweltabhängige Effekte auftrennen lassen. Kausale Aussagen über die Wirkung natürlicher Selektion werden dadurch nicht leichter: „Natural selection does indeed continually drive populations up the nearest peak in the adaptive landscape, in the direction of higher mean fitness, but it simultaneously causes the landscape itself to change, and nothing general can be said about what the combined effect of these two causes will be, on either the magnitude or direction of the change in mean fitness.“ (Okasha 2008, S. 347) Die Direktionalität der Populationsdynamik beruht auf einem komplexen System von Wechselwirkungen, die sich nur unter ideellen Annahmen in additive Komponenten zerlegen lassen. Aus diesen ideellen Annahmen lassen sich ohne weiteres keine haltbaren kausalen Aussagen ableiten.

Waddington scheint Aspekte der späteren Klarstellungen zu Fishers Theorem bereits früher erkannt zu haben als allgemein angenommen wird: „This theorem, of course, can only be regarded as an abstract statement of one of the elements in a normal situation. It takes no account of new mutations or migration. It is a statement of the relation between natural selection and variance, the other factors being disregarded in a population which is not in equilibrium with its environment.“ (Waddington 1939, S. 292) Prices spätere mathematische Behandlung gibt Waddingtons Bemerkung ein mathematisches Fundament, dem Prinzip nach hat aber Waddington schon erkannt, dass das Theorem sich nur auf die selektions- und nicht die umweltbedingten Fitnesseffekte bezieht.

Fishers Theorem negiert zentrale Elemente der Selektionstheorie Darwins, weil Natur und Veränderlichkeit der Variation selbst darin keine Rolle spielen. Die sog. „Blindheit“ der Selektion ist in Fishers Theorem auf eine mathematisch eindeutige Sprache gebracht worden. Die Annahme einer Allmacht der Selektion führt zu einem populationsgenetischen Determinismus, bei dem zahlreiche Einflussfaktoren der natürlichen Variabilität geleugnet oder marginalisiert

werden. Darwins Interesse für Ursachen und Gesetze derselben wurde in Fishers hermetischem Ansatz zur sinnlosen Spekulation herabgestuft. Mit seinem Theorem prägte Fisher einen thermodynamisch motivierten Ausdruck für ein selektionstheoretisches Credo; eine faszinierende, aber nur sehr begrenzt haltbare Analogie.

5.1.5 Fishers Problem: Evolution der Dominanz

Mendels Terminologie bzgl. der Dominanz und Rezessivität der Merkmale ruft bis heute Verwirrung hervor und motiviert falsche Intuitionen. Ein einzelnes Allel kann nicht per se dominant oder rezessiv sein, ein Allel kann nicht direkt über ein anderes Allel dominieren. Huxley hätte die Begriffe gerne abgeschafft: „because it is in many ways unsatisfactory to have positive and negative terms like dominant and recessive, to denote gradations in what is really a single scale of positive effects“ (Huxley 2010, S. 72). Erstaunlicherweise haben sich die Termini der klassischen Genetik bis heute gehalten und wecken irreführende Intuitionen.

Ein Grund hierfür könnte ein Problem sein, welches Fisher bereits Ende der 20er Jahre entdeckt hatte und das bis heute nicht gelöst worden ist. Fisher glaubte zwar nicht, dass bestimmte Eigenschaften oder mendelsche Allele an sich dominant oder rezessiv seien, postulierte aber eine evolutionstheoretischen Erklärung zur Dominanz der Wildtyp-Allele. Die folgende Argumentation lässt sich bei Fisher rekonstruieren:

- Durch Mutation entstandene Allele sind rezessiv.
- Die meisten Wildtyp-Allele sind dominant.
- Folge: Neu entstandene Allele müssen im Laufe der Evolution dominant werden.

Fisher zieht einen abduktiven Schluss, der aus logischen Gründen keine Sicherheit bietet, aber eine plausible Ausgangshypothese liefert. Die Lösung des Problems war für Fishers Modell der Populationsdynamik von entscheidender Bedeutung, weil die mendelsche Population die Grundlage der evolutionären Dynamik lieferte. Innerhalb dieses Modells musste also gezeigt werden, wie rezessive Allele dominant werden können. Zur Erklärung kam nur natürliche Selektion in Frage.

Vor Fisher hatte niemand das Problem bemerkt. Fisher stieß darauf, weil er in wesentlichen Punkten von Annahmen der frühen Genetiker abwich: Fisher widersprach der These von William Bateson und Reginald Punnett, dass der rezessive Genotyp durch das bloße Fehlen eines Gens erklärt werden könne, dass also Rezessivität mit der Abwesenheit und Dominanz mit der Anwesenheit eines Gens gleichzusetzen ist. In der Debatte mit Wright und Haldane lehnte Fisher aber auch ab, dass Rezessivität durch die Inaktivierung eines Gens erklärt werden könne oder dass

5 Genetische und epigenetische Evolution

Rezessivität einfach auf einer geringeren physiologischen oder biochemischen Aktivität eines Gens beruht. Nicht zuletzt wies Fisher auch Punnetts Hypothese von einer Inhibition dominanter Faktoren im Falle rezessiver Erscheinungsmerkmale zurück: „The fact that some mutations were at least partially dominant was met by the ingenious, but dangerous, hypothesis that they were due to the loss of ‚inhibitors‘.“ (Fisher 1931) Punnetts „gefährliche Hypothese“ hat Fisher mutmaßlich am meisten Sorgen bereitet und vielleicht auch zu seinem eigenen Lösungsansatz motiviert. Beiden Thesen ist die Annahme einer regulativen Wechselwirkung zwischen zwei Genen gemeinsam; sie können insofern als Vorläufer der Genregulation gelesen werden.

Das in Fishers Ansatz paradigmatisch gewordene mendelsche Szenario schließt Erklärungen aus, die nicht in mendelschen Termini zu fassen sind: „It should be emphasized at the outset that dominance is an observational fact, involving a comparison of the somatic characters of three different genotypes, two homozygotes and the heterozygote formed by crossing them. In such a comparison it is evident that the three genotypes compared should, properly, differ only in the one factor under consideration, otherwise the effects of other factors, or of dominance in other factors, will be involved.“ (Fisher 1931). Die paradigmatischen Annahmen der Populationsgenetik Fishers ließen nur eine Erklärung zu: Die abweichenden Effekte innerhalb eines bestimmten mendelschen Szenarios werden bei Fisher zu Seiteneffekten eines weiteren mendelschen Szenarios. Darum versuchte Fisher Verschiebungen des Dominanzgrades eines Allels über selektionstheoretisch erklärte Veränderungen von modifizierenden Genen zu erklären. Das reduktionistische Programm Fishers führte ihn erstaunlicherweise zu einer Erweiterung des Ansatzes, der selbst wieder mit den Mitteln des Paradigmas gelöst werden sollte. Fishers Ansatz ist exemplarisch für normalwissenschaftliche Hypothesenbildung und doch bereitet gerade diese später den Paradigmenwechsel vor.

Aus Befunden zu multiplen Allelomorphen leitet Fisher eine evolutionäre Erklärung der Dominanz ab: „if we are to assume that in the course of evolutionary change individual genes have been replaced, for whatever reasons, by mutant allelomorphs, it is evident that the member of an allelomorphic series which was prevalent in the wild population at one stage must have been in the past, and, by reverse mutation, might come to be in the future a mutant member of the same series. The rule that the wild-type gene must be dominant to all its competitors could only continue to hold if, in the course of evolutionary change, it became dominant to them. The cause of dominance should on this view be sought as a by-product of the causes which lead one gene rather than its allelomorphs to prevail in the wild population. It becomes necessary at this point to enquire into the possibility of the modification of dominance by selective agencies.“ (Fisher 1931) Fisher geht davon aus, dass der Dominanzgrad eines Allels ontogenetisch nicht veränderlich ist, ein rezessives Allel im Laufe der Evolution aber dominant werden kann. Dominanz ist selbst das Ergebnis natürlicher Selektion. Mendels Hybride werden zu den eigent-

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

lichen Selektionsobjekten, damit die Veränderlichkeit der Dominanz bzw. Rezessivität zwischen den beiden mendelschen Faktoren im Hybriden evolutionär erklärt werden kann. Ein selektionstheoretisches Modell soll also die Entstehung (und Erhaltung) dominanter Merkmale erklären. Damit geht Fisher an die Grenzen seiner genetischen Selektionstheorie und schließt das paradigmatische Feld genetischer und selektionstheoretischer Szenarien ab. Fishers Theoriebildung führt rekursiv zu den ursprünglichen Annahmen zurück: Der hermetische Ansatz bildet eine in sich geschlossene Erklärung. Fishers Lösungsvorschlag für das Dominanz-Problem schließt jegliche Rolle physiologischer und ontogenetischer Dynamiken aus. Die Allele sind reines Rohmaterial, ihr Dominanzgrad unterliegt dem ausschließlichen Zugriff natürlicher Selektionsprozesse. Goulds These von der „Verhärtung“ der modernen Synthese ist also nicht ganz zutreffend. Schon Fishers genetische Selektionstheorie stellt den paradigmatischen Höhepunkt seiner Zeit dar. Alles, was auf Fisher folgte, muss insofern als eine Aufweichung verstanden werden. Fishers abwertender Umgang mit den alternativen Theorien von Haldane und Wright legt nahe, dass er selbst dies auch so gesehen hat. Für Fisher war der hermetische Ansatz seiner Populationsgenetik unhintergebar. Dieses hermetische Denken Fishers hat bis heute Einfluss auf die Theoriebildung und den öffentlichen Diskurs. Die Schärpen späterer Debatten wurzeln in der paradigmatischen Geschlossenheit der genetischen Selektionstheorie. Ausgehend von Fisher ist die weitere Etablierung der modernen Evolutionstheorie als Aufweichung und nicht Verhärtung zu beschreiben.

Die Geschlossenheit in Fishers Ansatz lässt sich auch an einer erstaunlichen Schlussfolgerung bzgl. des Verhältnisses von genetischen Mutationen, selektivem Nach- bzw. Vorteil und Dominanz/Rezessivität belegen: „One inference that may fairly be drawn from the foregoing considerations is that the widely observed fact that mutations are usually recessive should not lead us to assume that this is true of mutations of a beneficial or neutral character.“ (Fisher 1931, S. 65) Fishers Szenario ist aus molekulargenetischer Sicht unplausibel: Selbst in dem unwahrscheinlichen Fall, dass eine (natürlich oder künstlich entstandene) zufällige genetische Mutation eine Allelvariante erzeugt, die nicht zum Ausfall eines entsprechenden Transkriptes oder Translates, sondern zu einer Gewinnmutation, führt, wird kein dominantes Allel hervorgerufen. Stattdessen wäre in einem solchen Fall ein kodominanter Erbgang im Verhältnis des normalen und des mutierten Allels zu erwarten, weil wir im Falle eines vorteilhaften Effekts davon ausgehen müssen, dass das mutierte Expressionsprodukt einen neuen bzw. zweiten Effekt zeigt. Wir hätten es also mit einem Erbgang zu tun, bei dem von den beiden Chromosomen zwei verschiedene funktionale Transkripte/Translate exprimiert werden. Der Phänotyp selbst ist Produkt beider Expressionsprodukte. Wie sollte ein mutiertes Allel dominant werden? Für einen solchen Fall wären weitere Hypothesen über regulative und/oder epistatische Effekte des mutierten Allels anzunehmen. Ohne weitere Annahmen müsste das unveränderte Allel ebenso

5 Genetische und epigenetische Evolution

exprimiert werden (kann also nicht im klassischen Sinne „rezessiv“ sein) wie das veränderte Allel (das also nicht im klassischen Sinne „dominant“ sein könnte). Dennoch ist denkbar, dass die Expression mutierter Allele unterdrückt wird; dies wäre jedoch auf molekulare Prozesse der Expressionskontrolle zurückzuführen. Hierbei könnte die epigenetische Kontrolle mittels DNA-Methylierung eine wichtige Rolle spielen.

Fisher favorisierte eine *rein* evolutionäre, also selektionstheoretische Erklärung für das Dominantwerden eines Allels, während Wright und Haldane zu einer *rein* physiologischen Erklärung griffen. Dieser Dissens riss eine bemerkenswerte Kluft in die frühe populationsgenetische Theoriebildung (Wright 1934) und ist bis heute nicht geschlossen worden (Bagheri u. Wagner 2004; Bourguet 1999). Am Beispiel von Fishers Problem lässt sich erkennen, dass die idealisierten Grundlagen der Populationsgenetik bzw. das Konzept der mendelschen Population einen Keil zwischen verschiedene Typen von Erklärungen treibt. Es lässt sich leicht plausibel machen, dass weder eine rein evolutionäre noch eine rein physiologische Erklärung Fishers Problem lösen kann: (1) In einer rein evolutionären Lösung bleiben die molekularen Grundlagen schon deshalb ungeklärt, weil deren Basis zur Zeit Fishers unzureichend bekannt war. Fishers Ansatz folgt einer evolutionären Phänomenologie, in welcher die ontogenetischen, physiologischen und molekularen Erklärungen unsichtbar bleiben. (2) In einer rein physiologischen Erklärung hingegen bleibt ungeklärt, wie sich Verschiebungen des Dominanzgrades von Allelen phylogenetisch erklären lassen.

Als später die molekularen Grundlagen der Genetik aufgeklärt wurden, vertiefte sich mit der Unterscheidung von proximalen und ultimativen Ursachen die eben beschriebene Kluft (siehe 5.3.1). Mit einer metabolischen Kontrolltheorie setzte sich zu Beginn der 80er Jahre eine Erklärung durch, die weiterhin im Rahmen der eben genannten kausalen Dichotomie zu verorten ist: Veränderungen der Dominanz sind nun als Eigenschaften des molekularen Systems zu verstehen und werden im Rahmen einer genetischen Systemtheorie begründet (Kacser u. Burns 1981). Eine Generation später hat es den Versuch gegeben, die Evolution der Dominanz als Evolution des genetischen Systems zu verstehen (Bagheri u. Wagner 2004). Am Beispiel der Lösungsvorschläge zu Fishers Problemen lässt sich ein steter Wandel im Verhältnis von Evolution und Genetik nachvollziehen.

Erst jüngst gab es Hinweise für eine Beteiligung epigenetischer Effekte auf den Dominanzgrad: Womöglich spielen DNA-Methylierungen und RNA-Moleküle eine entscheidende Rolle, um die Veränderungen im Dominanzgrad von Allelen zu erklären (Shiba u. a. 2006; Tarutani u. a. 2010). Im Zuge einer epigenetischen Systemtheorie könnte jene Kluft geschlossen werden, die seit der ersten Formulierung von Fishers Problem bestanden hatte: Vielleicht erfüllt ein System aus genetischen und epigenetischen Komponenten jene Eigenschaften, die eine plausible Synthese der beiden Erklärungsansätze für die Evolution der Dominanz liefert. Die *epigenetische*

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

Evolution der Dominanz bietet einen neuen Lösungsansatz für Fishers Problem und hat zugleich Auswirkungen auf die Formulierung des Problems. Die unterdrückte Expression mutierter Allele durch epigenetische Markierungen könnte ebenso eine Rolle spielen wie Veränderungen epigenetischer Markierungen. Derartige Veränderungen würden die Kluft zwischen physiologischen und evolutionären Ansätzen schließen. Der Grundintention nach würde es sich hierbei auch um eine Bestätigung für die „gefährliche Hypothese“ Punnetts handeln, weil eine epigenetische (In-)aktivierung von Allelen den Dominanzgrad derselben beeinflussen könnte.

Wir können a priori nicht entscheiden, ob wir es bei einem dominant-rezessiven Erbgang mit zwei Allelen oder zwei Epiallelen zu tun haben - eine erstaunliche Wendung! Angesichts der Bedeutung epigenetischer Markierungen für die Kontrolle genetischer Mutationen stellt sich die Frage nach einer Koevolution von Diploidie und DNA-Methylierung. Die Evolution der Dominanz wäre dann selbst Produkt der Evolution des molekularen Systems (bestehend aus genetischen *und* epigenetischen Komponenten). Sollte sich dieses Szenario (oder eine Variante desselben) bewahrheiten, wäre auch die mendelsche Population ein späteres Produkt der Evolution mehrzelliger, genetisch-epigenetischer Systeme. Eine weitere Verbindung zwischen der Evolution der Dominanz und der Kanalisierung der Epigenese werden wir bei Waddington kennenlernen (siehe 5.2.2 und 5.2.3). Wie auch immer die Lösung von Fishers Problem aussehen wird: Diese liegt außerhalb des Paradigmas, in welchem das Problem formuliert wurde. Wittgenstein könnte Recht behalten: Die Lösung merken wir am Verschwinden des Problems. Vermutlich beruht Fishers Problem nicht nur, aber auch auf den gefährlichen Abstraktionen der Genetik: „Verhexungen des Verstandes“ mit den Mitteln der (mathematischen) Sprache.

Dominanz und Rezessivität werden heute allgemein als Maximum und Minimum des Dominanzgrades betrachtet. Der Dominanzgrad ist weder eine Eigenschaft der mendelschen Faktoren noch des mendelschen Erbganges, bleibt also für die Konzeption der mendelschen Population selbst ein explanatorisch unzugänglicher Faktor. Weder natürliche Selektion noch das molekulare System können den Dominanzgrad eines Allels unmittelbar bestimmen. Dennoch unterliegt der Dominanzgrad dem indirekten Einfluss von Populations- und molekularer Systemdynamik. Strikt gesprochen, erweist sich Fishers Problem als ein Pseudoproblem, weil es auf idealisierten Annahmen beruht. Dennoch steht Fishers Problem in den weiterentwickelten Spielarten im Zentrum des Verhältnisses von Evolutions- und Systembiologie, von Selektion und Organisation. Wir haben noch immer nicht verstanden, „why the deleterious mutations commonly occurring in wild species, and the fancy novelties favoured by man in his domesticated animals and plants, should generally be recessive, while at the same time the variant forms of species polymorphic in nature should generally be dominant“ (Fisher 1931).

Zuletzt sei auf eine häretische Antwort auf Fishers Frage verwiesen: Fishers Problem kann theoretisch auch daher rühren, dass Rezessivität das phänotypische Ergebnis einer dysfunktio-

5 Genetische und epigenetische Evolution

nen Mutation ist *und* diese Art von Abweichungen nicht das Rohmaterial zur Verfügung stellt, mit dem wir die evolutionäre Veränderung der Population erklären können. Die wenigen „dominanten“ Mutationen sind sehr wohl durch eine Aktualisierung der „gefährlichen Hypothese“ Punnetts erklärbar: Die Dominanz von mutierten Allelen könnte auf einem indirekten (inhibitorischen) Einfluss auf das entsprechende Wildtyp-Allel zurückzuführen sein. Mit unserem heutigen Wissen der Genregulation ist Punnetts These weitaus leichter vereinbar als mit dem Wissen zur Zeit der klassischen Genetik. Dieser häretischen Erklärung folgend wären im Hintergrund der explanatorischen Überforderung des Dominanz-Konzeptes Kategorienfehler zu vermuten: Vielleicht sind genetische Mutationen ein geeignetes Mittel, um die genetischen Grundlagen zu erforschen, nicht aber um evolutionäre Veränderungen zu erklären.

Fakt ist: Das Konzept genetischer Mutation wurde lange aus der Systemdynamik herausgehoben, eine kausale Verursachung derselben ausgeblendet. Weil epigenetische Effekte innerhalb des Systems eine Relevanz für die Ursachen und Folgen genetischer Mutationen haben, könnte sich der kausale Status genetischer Mutationen grundlegend ändern. Wie zentral die Evolution der Dominanz wirklich ist, muss empirisch geprüft werden und kann nicht auf Basis von Modellannahmen entschieden werden. In Fishers Ansatz müssen Allele dominant werden. In einem anderen Paradigma könnte sich die Evolution der Dominanz als ein Randphänomen herausstellen. Sicher scheint nur: Fishers Problem ist noch nicht gelöst. Eine epigenetisch erweiterte Reformulierung des Problems würde die Basis der klassischen Populationsgenetik unterspülen. Von einem „festen“ Kern der modernen Synthese könnte keine Rede mehr sein. Fishers Problem ist auch unser Problem, lässt sich aber nicht mit den Mitteln der klassischen Populationsgenetik lösen, auch wenn diese zu dessen Entdeckung geführt haben. Die genetische Evolutionstheorie zerlegt sich in ihre Einzelteile - setzen wir sie neu zusammen.

5.1.6 Eugenik: Unterbau und Basis

Die zentralen Aussagen der genetischen Selektionstheorie stehen in einem direkten Verhältnis zu Fishers eugenischem Weltbild: Die Gegenüberstellung von Mischvererbung und partikulärer Vererbung, die Gleichsetzung natürlicher Variation mit statistischer Varianz, das rein evolutionäre Verständnis genetischer Dominanz und die Reduktion genetischer Variation auf die Effekte von Mutation und Selektion. Das fundamentale Theorem spielte bei Fisher ebenso wie andere grundsätzliche Annahmen eine entscheidende Rolle, um aus seiner genetischen Selektionstheorie Schlüsse für eine eugenische Biopolitik zu ziehen. Lässt sich Fishers genetische Selektionstheorie „chirurgisch“ aus seinem Werk herausoperieren oder ist die Theorie mit den eugenischen Ansichten Fishers verwoben? Die zahlreichen Referenzen der mathematischen Modelle Fishers zu eugenischen Hypothesen lassen erkennen, dass Theoriebildung und biopolitische Perspektive

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

in Wechselwirkung standen. Etwa die Hälfte der genetischen Selektionstheorie beschäftigt sich mit den Konsequenzen der Theorie für die Gesellschaft: Fisher vertrat den Ansatz einer positiven Eugenik. Es muss dafür Sorge getragen werden, dass die guten, genetischen Eigenschaften sich häufiger reproduzieren als die schlechten. Wo liegen die guten Eigenschaften? Bei den oberen Klassen, die sich zu wenig reproduzieren und dadurch das Wohl der Nation und der Menschheit gefährden. Das ist keine Polemik, es ist Fishers Weltbild. Mit Julian Huxley und Ronald Fisher haben sich gleich zwei Gründer der modernen Synthese für die Eugenik eingesetzt; sie standen im damaligen Kontext aber alles andere als allein da. Fishers theoretische Arbeiten zur genetischen Statistik selbst wurden in Zeitschriften wie den „Annals of Eugenics“ und „The Eugenics Review“ publiziert; die entsprechenden Zeitschriften wurden später umbenannt. Es wäre naiv anzunehmen, dass eine derart weltanschaulich motivierte Theoriebildung ihren eigenen Abstraktionen und Verkürzungen nicht unterworfen wäre.

Schon in den frühen Schriften Fishers findet sich der Geist eines Denkens, von dem er sich bis zu seinem Tod 1962 nicht distanziert hat. In Darwins Evolutionstheorie sieht er einen Schlüssel für die Zukunft, wie er in einem frühen Aufsatz „Hoffnungen eines Eugenikers“ ausführt: „Darwinism is not content to reveal the possible, perhaps the necessary, destiny of our race [...] the best are to become better by survival.“ (Fisher 1914, S. 310) Anders als Huxley bezieht Fisher auch die Rasse in das eugenische Denken ein. Selbst die Nation wird zu einer genetischen Entität: „Eugenics is not inherently associated with nationalism; but in the world of nations, as we see it, nationalism may perform a valuable eugenic function. The modern nation is a genetic, a territorial, and an economic organism, and the modern tendency is to emphasise its essential unity.“ (Fisher 1914, S. 310) Folgegrichtig war die Eugenik für Fisher selbst ein evolutionäres Projekt: „We are the agents of a new phase of evolution. Eugenists will, on the whole, marry better than other people, higher ability, richer health, greater beauty. They will, on the whole, have more children than other people.“ (Fisher 1914, S. 314) Im Vordergrund stand dabei eine Erhöhung der Reproduktionsraten: „At the present time in this country the evidence appears to be conclusive that we are breeding more from the worse than from the better stocks“ (Fisher 1914, S. 312). Der natürliche Selektions- wird zum Aufreinigungs- und Veredelungsprozess: „Many will fail; many will forget; that is how we shall become more steadfast and more successful. And those that remain, an ever increasing number, absorbing more and more the best qualities of our race, will become fitted to spread abroad, not by precept only, but by example, the doctrine of a new, natural nobility of worth and birth.“ (Fisher 1914, S. 314) Fisher vertrat einen eugenischen Klassismus und Nationalismus. Es wirft kein gutes Licht auf die Biologie, dass sich eine Tradition diskreten Schweigens um die eugenischen Anteile im Werk eines einflussreichen Theoretikers der genetischen Evolutionstheorie hüllte (Gould 2002, S. 512). Dieses Schweigen ist umso bedenklicher, als eugenische Praktiken in zahlreichen Ländern jahrzehntelang betrieben

5 Genetische und epigenetische Evolution

wurden; insbesondere in Deutschland, England und den USA. Die Populationsgenetik lieferte Theorie für die Praxis. Wissenschaftsethisch stellt dies ein Novum dar. Gemeinhin konzentrieren sich Fragen zur ethischen Verantwortung der Naturwissenschaften auf Fragen der Umsetzung technischer Möglichkeiten, der Technikfolgeabschätzung oder dem verantwortungsvollen Umgang mit brisanten Daten. Im Falle der eugenischen Bewegung muss aber auch die Schuldfrage der Theorien selbst gestellt werden. Wir müssen uns damit auseinandersetzen, dass die Theorie niemals rein ist und noch in den praxisentferntesten Konzepten die Sprengkraft des Handelns liegt.

Fishers eugenische Ansichten waren kein Einzelfall. Nicht wenige Biologen in den USA, England und Deutschland waren im ersten Drittel des 20. Jahrhunderts aktive Unterstützer der eugenischen Bewegung (Kevles 1985). Ernst Mayr schrieb noch 1983 in seinem großen Werk über die Geschichte der Biologie: „Wenn man die Schriften dieser frühen Anhänger der Eugenik liest, so ist man von ihrem Idealismus und ihrer Menschlichkeit beeindruckt.“ (Mayr u. de Sousa Ferreira 1984, S. 501) Nicht etwa das eugenische Denken selbst, sondern die politische „Instrumentalisierung“ der Eugenik im Nationalsozialismus bereitet Mayr Sorgen und er stellt bedauernd fest: „Die Folge ist, dass es seit 1933 fast unmöglich geworden ist, das Thema Eugenik objektiv zu erörtern. Dies entkräftet jedoch nicht die Tatsache, dass der Mensch sein Menschsein auf dem Weg der natürlichen Auslese erreicht hat, und es ist ebenso wahr, dass wir keine andere Methode zur Verbesserung des menschlichen Genotyps haben als die Selektion.“ (Mayr u. de Sousa Ferreira 1984, S. 501) Aus Mayrs Sicht ist das Thema offenbar nicht erledigt: „Gegenwärtig ist die Eugenik eine überlebte Frage und wird das solange bleiben, bis sich das Populationsdenken weiter durchgesetzt hat.“ (Mayr u. de Sousa Ferreira 1984, S. 501) Mayrs Position changiert zwischen Naivität und Geschichtsklitterung – in einem Standardwerk der Biologiegeschichte.

Unterschiedliche Theoretiker wie Fisher, Huxley und Mayr erkannten nicht die tiefe Widersprüchlichkeit, die zwischen einem fatalistischen Glauben an natürliche Selektion als einzigem Ursprung für die Direktionalität der humanen Populationsdynamik und der Eugenik als einer politischen Bewegung zur Steuerung der humanen Populationsdynamik besteht. Diesen Widerspruch kann niemand ausräumen, ohne nicht entweder die Unmöglichkeit einer eugenischen Manipulation der Populationsdynamik einzugestehen oder anzuerkennen, dass die bloße Denkmöglichkeit einer Beeinflussung der humanen Populationsdynamik eine nicht-natürliche Selektion einschließt. Die Annahme einer eugenischen Selektion ist nur denkbar, wenn eine solche nicht-natürliche Selektion selbst Einfluss auf die Population nehmen kann. Wenn wir aber eine eugenische Selektion für denkbar erachten, dann müssen auch andere Formen von kultureller Selektion als evolutionäre Faktoren bedacht und untersucht werden. Die Geschichte der Eugenik hat womöglich zu einer Ausblendung dieser Einflussfaktoren geführt. Gerade aus wissenschafts-

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

kritischer Perspektive ist diese Ausblendung nicht weniger bedenklich als deren Propagierung. Die Eugenik war das biopolitische Programm zur Kontrolle der Humanpopulation. An dessen Stelle muss eine Reflexion auf die natürliche Rückkopplung zwischen biologischem Verhalten und der Populationsdynamik treten. Derartige Effekte als Teil der natürlichen Dynamik zu begreifen, war nicht die Sache der Eugenik. Die Rückwirkung der Organismen auf ihre eigene Evolution sollte betrieben, aber theoretisch nicht thematisiert werden. Dies gehört zu den unerhörten Beispielen für die blinden Flecke der Wissenschaften.

Die Abstraktionen der Populationsgenetik haben diesbezüglich dem Panselektionismus einen großen Dienst erwiesen. Der Übergang zu einer abstrakt-mathematischen Darstellung der Populationsdynamik macht es leichter, derartige Widersprüchlichkeiten zu übersehen. In Folge dessen geriet die nicht-mathematische Kritik der Populationsgenetik in einen prinzipiellen Nachteil. Um Huxleys Redeweise aufzugreifen: Die Beweislast wurde umgekehrt. Aus den Überlegungen Darwins wurden Argumente für ein tatsächliches Zuchtprogramm geschmiedet, das gerade in einem witzig gemeinten Schlusswort Fishers zum 100jährigen Jubiläum des „Ursprung des Arten“ noch einmal zum Ausdruck kommt: „It would not be easy to find a formula for producing a Charles Darwin, or his equivalent, every two hundred years or so.“ (Fisher 1959) Fishers Rückgriff auf eine solche „eugenische Formel des Genies“ spielt nur dem Anschein nach mit der Ironie - dahinter verbirgt sich das dunkle, biopolitische Erbe Fishers und seiner Zeit.

5.1.7 Heterogenität, Grenzen und Wandel der modernen Synthese

Die moderne Evolutionstheorie wird trotz ihres synthetischen Charakters heute oft als eine konzeptuelle Einheit dargestellt und wahrgenommen. Der Begriff „Synthese“ ist irreführend, weil der Eindruck erweckt wird, es habe sich um eine ausschließlich inkludierende Theoriebildung gehandelt. Darüber hinaus lässt sich innerhalb der Theoriebildung ein erhebliches Maß an Dissens zu grundsätzlichen Fragen nachweisen. Die moderne Synthese selbst war zu keinem Zeitpunkt der hegemoniale Block, als den ihn Verteidiger und Kritiker bisweilen behandelt haben. Heterogenität und Wandel der genetischen Evolutionstheorie sind bislang wenig untersucht worden. Der historische Mythos von der modernen Synthese hat sowohl die Kontinuität von der frühen Genetik zur modernen Synthese als auch die Weiterentwicklung der modernen Synthese verschleiert. Anhand konkreter Teilprobleme (bspw. der Evolution der Dominanz, dem Verhältnis von Onto- und Phylogenese, der Rolle genetischer Drift oder dem Verhältnis von mendelscher und darwinscher Population) lässt sich die moderne Evolutionstheorie als das herausstellen, was für alle guten Theorien gilt: Sie war voller Widersprüche und unterlag einer Eigendynamik, deren Effekte bis heute anhalten und teilweise zum Verständnis epigenetischer Aspekte von Evolution und Vererbung beigetragen haben.

5 Genetische und epigenetische Evolution

Eine Lektüre von Julian Huxleys „*Evolution – the modern synthesis*“ (1942) zeigt beispielsweise eine Theorie im Wandel, die sich nicht auf die populationsmathematischen Idealisierungen Fishers reduzieren lässt. Gerade Huxleys Zusammenschau vereinte die Befunde von Evolutionsbiologen, die heute zum Teil als Figuren und Kritiker der modernen Synthese wahrgenommen werden. Huxleys „moderne Synthese“ zeigte sich informiert von Populationsmathematik (Fisher, Wright, Haldane), Entwicklungsbiologie (De Beer, Needham), Evolutionsbiologie (Chapman, Turrill, Mayr, Dobzhansky, Rensch, Lack, Hubbs) und Genetik (W. Bateson, Punnett, Timofejew-Ressowski, Morgan, Goldschmidt, Sturtevant, Muller, Morgan, Ford). Frühe Vertreter einer genetischen, evolutionären Systemtheorie (Darlington), der Begründer der Epigenetik (Waddington) und der Begründer des Gen-Umwelt-Interaktionismus (Hogben) fanden Aufmerksamkeit.

Die Grundüberzeugungen der modernen Synthese werden noch immer als Kern der heutigen Evolutionstheorie wahrgenommen. In der Forschungspraxis und auch in den Konzeptualisierungen aktueller Veröffentlichungen wird dieser Kern entweder als konsensueller (und unhinterfragter) Hintergrund oder als Bezugspunkt für Erweiterungen der Evolutionstheorie angesehen. Gould hat die moderne Synthese seit ihrer erfolgreichen Gründungsphase (in den 30er bis 50er Jahren) als eine sich verhärtende Theorie beschrieben (Gould 1983). Diese Verhärtung hat auch dazu geführt, dass selbst Begründer der modernen Synthese wie Wright (bzgl. der Rolle natürlicher Selektion) oder Simpson (bzgl. der Rolle erblicher Umwelteinflüsse) in ihren abweichenden Ansichten heute nicht mit dem nachträglich konstruierten Konsens vereinbar sind. Die verstärkende Wirkung durch die Bücher Huxleys und (eine Generation später) Dawkins' haben insbesondere Fishers Perspektive auf Evolution zum Fixpunkt der öffentlichen und Teilen der wissenschaftlichen Wahrnehmung werden lassen, obwohl sich gerade in Fishers genetischer Selektionstheorie eine Reihe von unhaltbaren Annahmen, Idealisierungen und Verallgemeinerungen finden lassen.

Die theoretische Essenz der modernen Synthese ist unbestimmt und kann daher nicht in toto als sicheres Fundament begriffen werden. Die moderne Synthese zerfällt bei genauerer Betrachtung in eine Pluralität von heterogenen Ansichten und ungeklärten Begriffen, die in der öffentlichen Wahrnehmung und Lehre auf vage Kernbegriffe, vielsagende Diskurse und paradigmatische Schlüsselbefunde projiziert wird. Der Konsens verdeckt den anarchischen Zustand der Theoriebildung selbst wie ein Feigenblatt. Das Feigenblatt wurde zum Verstärker soziobiologischer Thesen wie den Jäger-und-Sammler-Stereotypen zur Erklärung der Evolution des Menschen und der Ausrufung einzelner Gene für hochkomplexe Fähigkeiten wie den Spracherwerb. Die Grenzen der Populationsgenetik sind nicht die Grenzen der Evolutionstheorie. Die Konzepte der klassischen Populationsgenetik verstellen theoretische Alternativen.

In heutigen Debatten um die Notwendigkeit einer Erweiterung der modernen Synthese ent-

5.1 Mendels Wiederentdeckung und Darwins Normierung

steht daher der Eindruck, die Synthetische Evolutionstheorie selbst sei ein hermetischer Block. Dieser Eindruck ist das Produkt (a) historiographischer Tendenzen, die Entstehung der heutigen Evolutionstheorie auf die Phase der 30er bis 50er Jahre zu reduzieren; (b) historiographischer Tendenzen, die moderne Synthese als homogene Theorie mit einem klar bestimmbar Satz von Grundaussagen und Konzepten darzustellen; (c) theoretischer Auseinandersetzungen der post-synthetischen Phase, die zu einer Polarisierung zwischen Verteidigern und Kritikern der modernen Synthese geführt hat; (d) heutiger Auseinandersetzungen um die Frage, welchen Typus von Wandel die heutige Theoriebildung in evolutionären Fragen durchläuft (Ergänzung, Erweiterung, Revolution).

Diese und weitere Effekte haben dazu geführt, dass die moderne Synthese selbst als eine einheitliche Theorie wahrgenommen wird. Theoretischer Wandel gerät dadurch in den Modus der wissenschaftlichen Revolution, was den graduellen Wandel erschweren und den Diskurs zäh werden lassen kann. Die Verhärtung, die Gould der modernen Synthese unterstellt hat, beschreibt diesen Effekt eines Zäherwerdens im Diskurs. Diese Verhärtung ist aber ein Phänomen der diskursiven Uneinigkeit darüber, welche Fragen zentral sind und welcher Theoriestand den status quo widerspiegelt.

Die konzeptuellen Grenzen der Populationsgenetik sind die Konzepte der Population und des Gens selbst. Mayr hat dem Übergang vom typo- zum populationslogischen Denken sehr viel Bedeutung beigemessen. Dabei verkennt Mayr aber, dass Lamarck, Darwin und andere Biologen des 19. Jahrhunderts „Arten“ meist als heuristische Begriffe verstanden und aus methodo- und ontologischen Gründen zu einer nominalistischen Lesart des Art-Konzeptes neigten. Ohne irgendeine Spielart eines solchen Nominalismus hätten weder Lamarck noch Darwin über die Entstehung von Organen und Arten nachdenken können. Darwins Rede vom „Ursprung der Arten“ war der letzte Schritt in einer Dekonstruktion des ontologischen Artkonzepts. Die heute anerkannte Kopplung des Artkonzepts an die Reproduktion (die Zeugung fortpflanzungsfähiger Nachkommen) war schon bei Buffon ausgedrückt. Das von Mayr propagierte Populationsdenken ist ein konzeptueller Hybrid aus darwinscher und mendelscher Population, betrachtet durch eine genetische Brille.

Es ist weiter zu untersuchen, in welchen Hinsichten die moderne Evolutionstheorie *keine* Syntheseleistung war. Wir haben gesehen, dass die Ontogenese von der Phylogenese konzeptuell und modelltheoretisch entkoppelt worden ist. Das Verhältnis von Organismus und Evolution geriet in eine entsprechende Schiefelage. Die Synthese von darwinscher und mendelscher Population verkürzte Darwins multikausales Verständnis von Entwicklung, Vererbung und Variation.

Die wechselvolle Geschichte der Genetik hat sich in die Konzepte selbst eingeschrieben. Sowohl in der Vermittlung genetischer Grundlagen als auch in den Standardkonzeptionen des molekularen Gens sind Annahmen aus der klassischen Genetik eingeflossen, die bis heute Proble-

5 Genetische und epigenetische Evolution

me bereiten: Die Annahme distinkter Gene steht in einem Konflikt mit der Organisation und Expression genomischer Informationen in eukaryotischen Zellen. Die informationstheoretische Bestimmung des molekularen Gens erzeugt ein weiteres Spannungsverhältnis zur Materialität der DNA. Die metaphorische Rede vom „Informationsträger“ suggeriert einen Dualismus von Materie und Information, der bei Betrachtung der molekularen Prozesse und Zusammenhänge selbst nicht zu finden ist. Begriffe aus der klassischen Genetik wurden in der molekularen Genetik oft übernommen und begründen bis heute falsche Intuitionen. Wie der Übergang von der klassischen zur molekularen Genetik erklärt werden soll, ist nicht nur ein didaktisches Problem, sondern betrifft auch die Selbstwahrnehmung der heutigen Evolutionsbiologie. Evolution und Genetik der Population stehen bis heute in einem ungeklärten Verhältnis. Die Entstehung der Epigenetik ist ein Zeichen dieses Klärungsbedarfs.

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

Die Konzepte der epigenetischen Evolutionstheorie wurzeln in mehreren Hinsichten in Debatten des ausgehenden 19. Jahrhunderts. In den letzten Jahren vor der sog. Wiederentdeckung Mendels hatte sich der evolutionstheoretische Diskurs enorm aufgefächert (siehe 4.3). Die Konzepte aus den Jahren vor der Wiederentdeckung der mendelschen Befunde sind mit der modernen Evolutionstheorie schwer vereinbar, weil sie eine Rückkopplung zwischen onto- und phylogenetischer Evolution behaupten. Wir haben in 5.1 gesehen, dass die moderne Synthese zwar paradigmatischen Status erreichte, aber nicht so homogen war wie heute bisweilen der Eindruck entsteht. So wurden auch in Zeiten der modernen Synthese ältere Konzepte wie diskontinuierliche Variation, organische Stabilität und Selektion, die adaptive Rolle des Organismus und der Einfluss ontogenetischer Effekte auf die Phylogenese diskutiert. Hier sind unter anderem Darlington (1939), Goldschmidt (1940), Huxley (2010), Simpson (1944) und Schmalhausen (1949) zu nennen.

Schon in jungen Jahren hatte Conrad Waddington (teilweise gemeinsam mit Joseph Needham) zur Induktion der Gastrulation geforscht, die erstmals von Spemann u. Mangold (1924) gezeigt und 1935 mit dem Nobelpreis ausgezeichnet worden war. Für die Entwicklungsbiologie hatte die Entdeckung des Organisator-Effekts laut Waddington eine ähnliche Bedeutung wie die Entdeckung der mendelschen Befunde für die Genetik (Waddington 1961, S. 55). Im Laufe der nächsten Jahrzehnte hatte Waddington sein Forschungsgebiet im Spannungsfeld von genetischen und entwicklungsbiologischen Fragen ausgeweitet. 1957 veröffentlichte Waddington mit der „Strategie der Gene“ einen detaillierten Überblick seiner Thesen und repräsentiert den bis heute einflussreichsten Entwurf einer epigenetischen Evolutionstheorie. Aufgrund der besonderen Stellung soll dieser Entwurf im Folgenden ausführlich dargestellt und die Bedeutung Waddingtons für die epigenetische Theoriebildung in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

illustriert werden.

Waddington gelang die Ausbildung neuer Begriffe durch die Abwandlung und Anpassung älterer Konzepte an die neue Faktenlage der klassischen Genetik. So lässt sich beispielsweise die „epigenetische Landschaft“, auf die wir gleich eingehen werden, als eine Verschmelzung von Aspekten der „adaptiven Landschaft“ Wrights, des Organisator-Effekts (Spemann, Mangold), organischer Stabilität (Bateson, Galton) und genetischer Dominanz (Fisher u. a.) verstehen. Sein Syntheseversuch stellt (aus heutiger Sicht) einen Wendepunkt für die Biologie des 20. Jahrhunderts dar: Die Rolle der Gene wird epigenetisch erweitert. An die Stelle von genetischen Atomen rückt ein epigenetischer Zeit-Raum. Das Bild von der epigenetischen Landschaft spielt eine ähnlich zentrale Rolle wie Darwins Bild vom Baum des Lebens. Bezeichnenderweise beschreiben beide Bilder die Entwicklung als einen sich verzweigenden Prozess: Bei Darwin ist das Bild eines (divergent) entwickelten Organismus (des Baumes) paradigmatisch für die Genealogie der Arten, bei Waddington hingegen ist das Bild eines (divergent) gebildeten Flussdeltas paradigmatisch für die Epigenese des einzelnen Organismus. Dabei kam es zu einer Bedeutungsverschiebung zwischen Bild und Bebildertem. Während bei Darwin die verzweigende Tendenz der Ontogenese die Phylogenese bebildert, wird bei Waddington die verzweigende Tendenz der Ontogenese selbst zum Bild für den Einfluss der Ontogenese auf die Phylogenese. Für beide Bilder gilt, dass sie ihrer Theorie paradigmatisch vorauslaufen. Es scheint fast, als gelte für Darwin und Waddington gleichermaßen eine Abwandlung eines wittgensteinschen Satzes: Worüber sich nicht reden lässt, das kann man schematisch darstellen. Einfachheit und Vieldeutigkeit der sich verzweigenden Figur haben beiden Bildern der Entwicklung zum Durchbruch verholfen. Gegenüber den Niederungen der theoretischen Feinheiten verkörpern sie das große Ganze, die eine Idee, ohne sich absolut festlegen zu müssen. Die bildhafte Darstellung kommt der ursprünglichen Bedeutung des „Paradigma“ näher - und ein wenig Spiel scheint dem Paradigma nicht zu schaden.

5.2.1 Der Organismus als ein integriertes Ganzes von Form, Zeit und Telos

Waddingtons Blick auf die Biologie wirkt bis heute inspirierend. Um so merkwürdiger ist, dass die großen Begriffe in denen Waddington denkt, heute hoffnungslos veraltet erscheinen: Organismen unterscheiden sich von leblosen Dingen durch Geist („mind“), Form und „end“ (Endlichkeit, Zielgerichtetheit, Zweckhaftigkeit). Liegt gerade im Festhalten an den älteren Konzepten seine Aktualität? Betreibt er eine Re- oder Dekonstruktion der klassischen Begriffe? Die Konzepte, die Waddington ins Zentrum seiner Diskussion zur „Strategie der Gene“ stellt, unterliegen heute dem Verdacht, unwissenschaftlich, metaphysisch oder esoterisch zu sein: Geist hat in der Natur nichts verloren, Form soll nach Möglichkeit immer als Produkt kleinerer Einheiten

5 Genetische und epigenetische Evolution

dargestellt werden, das Ende von Prozessen kann nicht intendiert, darf aber determiniert sein. Die Abwertung und Verdrängung dieser Kategorien ist ein *Movens* der modernen Biologie. Die Lebenswissenschaften verfolgen seit Jahrhunderten ein Dekonstruktionsprogramm mit Eigendynamik: Auch der Organismus gilt inzwischen als fragwürdige Entität. Es scheint immer noch das cusanische Programm der Grenzziehung und Grenzverschiebung zu sein; die Grenzen haben sich jedoch ins Innere der Lebewesen verlagert. Es gehört zu den wenig diskutierten Merkwürdigkeiten, dass wissenschaftlicher Fortschritt mit dieser Dekonstruktion der Begriffe einhergeht. Die Frage nach dem Ziel dieses Prozesses ist selbst fragwürdig und wird in Forschung und Theoriebildung selten gestellt.

Bei Waddington sind die Kategorien von „form“ und „end“ Eigenschaften bzw. Aspekte des Organismus. Waddington greift also auf die beiden Typen von *αἴτια* zurück, die Aristoteles in Absetzung von der ionischen Naturphilosophie eingeführt hatte: *λόγος* und *τέλος*. Eigenschaften und Dynamik von Materie und Energie können den Organismus nicht erklären (Waddington 1957, S. 3). Die Begriffe „Organisation“ und „Organismus“ verweisen auf die Kohärenz einer Entität, „that is to say, they are concerned with the relation between the thing and its parts.“ (Waddington 1957, S. 3) Eine Theorie der „Organisation“ tritt an die Stelle, die bei Aristoteles durch mythologische Metaphern (wie das Netzknüpfen) und kosmologische Prinzipien (wie die Psyche) gefüllt war (siehe 2.2). Der Organisationsgrad bestimmt das Ausmaß der internen Kohärenz, „in the sense that the properties of its parts are essentially dependent on the relations between the parts and the whole“ (Waddington 1957, S. 3). Der Funktionsbegriff wird entsprechend relational gedeutet: „The relation between the part and the whole is spoken of as the function of the part.“ (Waddington 1957, S. 3) Laut Waddington ist „Organisation“ kein rein naturwissenschaftlicher Begriff, sondern steht selbst vermittelnd zwischen Philosophie und Wissenschaft. Lebende Systeme lassen sich von verschiedenen Gesichtspunkten und auf verschiedenen Ebenen betrachten, die Organisation ist darum ein relatives Konzept.

Waddington verwendet das Beispiel des Motors um zu zeigen, welche methodologischen Schlüsse wir von künstlich hergestellten auf natürliche Systeme ziehen können und welche nicht. Waddington bedient sich einer Argumentationsstrategie, mit der schon Darwin von künstlicher auf natürliche Selektion schloss. Zugleich weist Waddington auf die Grenzen dieser Schlussweise hin: Kennen wir die Teile, in die wir natürliche Organismen (gedanklich) zerlegen müssen? Im Falle künstlicher Systeme können wir (erfolgreich) von dem fertigen System auf die Gesichtspunkte schließen, von denen aus das System konstruiert wurde. Waddington glaubt, dass dies auch für natürlich organisierte Systeme möglich sein müsse, ohne gleich eine teleologische Organisationstheorie vertreten zu müssen. Waddington argumentiert für eine nicht-teleologische Analyse der Organisation und mahnt zur Vorsicht. Gerade weil Organismen nicht teleologisch konstruiert sind, könnten wir uns analytisch auf die falschen Teile der Organisation beziehen

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

(Waddington 1957, S. 5). Waddingtons etwas vage Argumentation lässt sich vielleicht heute besser verständlich machen als zu seiner eigenen Zeit. Wir können heute deutlicher als damals zwischen verschiedenen Betrachtungsweisen des Organismus unterscheiden: Die Konstruktion des Organismus kann bis zur quantenphysikalischen Beschreibung reichen (bspw. beim Verständnis der Photosynthese), lässt mehrere Ebenen (bio-) chemischer Komplexität unterscheiden und bedarf der Beachtung von verschiedenen informationellen und systemischen Ebenen der Organisation. Auch die sequentielle Information des Genoms und der Chromosomen weist mehrere Ebenen der Organisation auf. Die Größe des nicht-kodierenden Bereichs des Humangenoms (ca. 98 Prozent) hat viele neue Fragen aufgeworfen: Kennen wir alle Gesichtspunkte, von denen aus das Genom als organisiert zu beschreiben ist? Wir sind noch immer mit der Bestimmung der Regeln beschäftigt, die zum Verständnis der Bedeutung sequentieller Informationen unentbehrlich sind. Wir kennen weder alle semantischen Einheiten des Genoms, noch sind die syntaktischen Regeln aufgeschlüsselt. Auch die pragmatische Dimension der genomischen Information ist durch die große Bedeutung des nicht-translatierten Bereichs des Transkriptomts erheblich erweitert worden. Es hat sich gezeigt, dass epigenetische Markierungen eine entscheidende Rolle beim Verständnis aller drei Sphären der genomischen Information spielen. Inwiefern die linguistische Dreiteilung von Semantik, Syntax und Pragmatik bloß deskriptiver Natur ist bzw. oder ob dieser auch eine molekulare Aufgabenteilung entspricht, gehört zu den großen Fragen der Genomik. Waddingtons relativistisches Verständnis von Organisation kann zur Beantwortung dieser Fragen ein Ausgangspunkt sein.

Zeitlichkeit ist ein weiterer essentieller Bestandteil der Organisation und nicht nur ein deskriptiver Parameter, mit dem wir das Verhalten des Systems beschreiben bzw. vermessen. Waddington unterscheidet drei verschiedene Typen bzw. Skalen von zeitlichem Wandel, deren Betrachtung je nach Disziplin vernachlässigt wird: „all three time scales are essential for the understanding of a living creature. One might compare an animal with a piece of music. Its short-scale physiology is like the vibrations of the individual notes; its medium-scale life-history is like the melodic phrases into which the notes build themselves; and its long-scale evolution is like the structure of the whole musical composition, in which the melodies are repeated and varied.“ (Waddington 1957, S. 7) Bei der Kritik am Genozentrismus wurden musikalische Metaphern erst jüngst wieder aufgegriffen (Noble 2008) und in systembiologischen Zugängen zu Organisation und Vererbung spielt die Unterscheidung temporaler Skalen eine wichtiger werdende Rolle (Rando u. Verstrepen 2007).

Waddington unterscheidet sog. taktische und strategische Fragen, um das Verhältnis von Genen und Entwicklung zu bestimmen. Die taktischen Fragen, die er isoliert, lassen sich noch heute den Forschungsfeldern der Entwicklungs- und Populationsgenetik zuordnen: Wie operieren einzelne Gene während der Entwicklung? Welche genetischen Unterschiede bestehen zwischen

5 Genetische und epigenetische Evolution

nahe verwandten Populationen? Darüber hinaus hält Waddington es für notwendig, strategische Fragen zu stellen: Wie ruft die Entwicklung *integrierte* Form hervor? Wie entstehen im Laufe der Evolution Organismen, die ein Ende haben, „in the sense of goal-seeking or directiveness“? (Waddington 1957, S. 9) Waddington macht also die aristotelischen *αἰτία* von „Form“ (*λογος*) und „Ziel“ (*τελος*) als die entscheidenden Prinzipien zum Verständnis der „Strategie der Gene“ aus. Zu seiner Zeit wirkte dieser Versuch noch nicht ganz so skandalös wie heute. Nur wenige Jahre später gerieten u. a. durch Ernst Mayrs strikte Unterscheidung von proximat und ultimaten Gründen und dem Konzept der „Teleonomie“ diese Fragestellungen in den Verdacht der Unwissenschaftlichkeit. Außergewöhnlich sind Eigenschaften wie „form“ und „end“ laut Waddington nur solange wir sie von der falschen Zeitskala aus betrachten: Die strategischen Fragen der Genetik sollten nicht innerhalb der physiologischen, sondern vor dem Hintergrund der onto- und phylogenetischen Zeitskala beantwortet werden (Waddington 1957, S. 9).

Strategische Fragen lassen sich nach Waddingtons Einschätzung auch unabhängig von den technischen Fragen beantworten: „It is not necessary, in fact, to await a full understanding of the chemistry of single genes before trying to form some theoretical picture of how gene-systems produce integrated patterns of developmental change.“ (Waddington 1957, S. 9) Die damals gerade erst aufgeklärte Struktur der DNA zeigt aber auch, dass Antworten auf die technischen Fragen auf die strategischen Aspekte rückwirken: „Recently Watson and Crick have suggested that the nucleic acid of the genes is more probably in the form of two intertwining spirals. This model does not provide quite so simple a picture of the gene, since we are confronted with the difficulty of seeing how two intertwined threads can not only reproduce themselves but then succeed in separating from one another.“ (Waddington 1957, S. 10) Heute wissen wir, dass in Folge der Aufklärung der Prozesse, welche die DNA-Replikation und -Auftrennung (bei der Transkription) erklären, auch neue Ebenen der (Selbst-)kontrolle aufgedeckt wurden, bei denen die gesamte molekulare Triade (DNA, RNA, AA) und epigenetische Markierungen Einfluss darauf nehmen, ob, wann und wie es zur DNA-Replikation und DNA-Transkription kommt. Das dialektische Verhältnis von technischen und strategischen Fragen der Genetik hat Waddington unterschätzt. Eine strikt getrennte Behandlung der taktischen und strategischen Fragen ist weder möglich (da vom aktuellen Wissenshorizont abhängig) noch notwendig. Letzteres lässt sich daran erkennen, dass sich Waddingtons strategische Überlegungen bis heute als fruchtbar für die Suche nach epigenetischen Mechanismen erweisen.

5.2.2 Eine kybernetische Theorie der Epigenese

Die embryologische Entwicklung ist nicht einfach als Prozess der „Differenzierung“ zu beschreiben. Waddington unterscheidet Prozesse der Regionalisierung (der Entstehung von räumli-

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

chen Unterschieden ehemals homogener Bereiche), der Histo- und Physiogenese (des zeitlichen Wandels von Eigenschaften dieser Bereiche) und der Morphogenese (der Formbildung dieser Bereiche, bei der auch physikalische Kräfte eine Rolle spielen) (Waddington 1957, S. 11 f.). In der Regel treten diese Prozesse gemeinsam auf: Individuation (Waddington 1957, S. 13). An die Stelle eines logizistischen Terminus der Differenzierung setzt Waddington den entwicklungspsychologischen Terminus der Individuation, den Waddington vermutlich der Entwicklungspsychologie entlehnte. In letzterer wiederum entwickelte Erikson ab Anfang der 50er Jahre ein epigenetisches Stufenmodell des Menschen (Erikson 1950, 1959). Die Wechselwirkung zwischen Psychologie und Biologie reichen weiter zurück (etwa zu Baldwin und Morgan) und haben bis heute Wirkung (etwa bei der Entstehung der Entwicklungssystemtheorie, siehe 5.3.3).

Waddingtons begriffliche Auseinandersetzung ist grundsätzlicher als er dies explizit macht: Der Begriff „Differenzierung“ betont im epigenetischen Wandel den Trend zur Divergenz der Strukturen und Substrukturen und damit auch zur funktionellen (Arbeits-)teilung im multizellulären Organismus. „Individuation“ meint hingegen sowohl die Entstehung einer wortwörtlich individuellen (unteilbaren) Einheit von Struktur und Funktion als auch der Dividierbarkeit (Teilbarkeit) von Strukturen und Funktionen. Differenzierung und Integrierung sind die beiden Seiten, mit der wir Waddington Medaille der „Individuation“ prägen können.

Der Begriff „Differenzierung“ ist auch darum einseitig, weil er den Unterschied von kontinuierlicher und diskontinuierlicher Variation unkenntlich macht. Hier greift Waddington auf in der modernen Synthese verdrängte Fragen nach der Diskontinuität zurück. Das gradualistische Credo droht zum Dogma zu werden. Dagegen hält Waddington: Die Endprodukte der Entwicklung zeigen eine auffallend diskontinuierliche Variation, während die Variation einzelner Endprodukte selbst kontinuierlich variiert. Davon zu unterscheiden ist außerdem die prozessuale Kontinuität der Entwicklung. Die Kontinuität der phylogenetischen Genealogie und die Kontinuität der Ontogenese sind mit einer Diskontinuität der phylo- und ontogenetischen Produkte vereinbar. In der ontogenetischen Entstehung von Diskontinuität identifiziert Waddington auch eine Determiniertheit der Entwicklung und greift hierbei auf Galtons Konzept der organischen Stabilität zurück (siehe 4.3.4). Wie es zur Entstehung epigenetischer Diskontinuität kommt, ist eine Kardinalfrage der Epigenetik: „The question of how this [the discontinuities between tissues and organs] comes about is, for epigenetics, no less crucial than the problem of the origin of species for evolution; and equally, no more the whole story.“ (Waddington 1957, S. 14) Bei der Beantwortung dieser Frage spielt die differentielle Aktivierung von Genen für Waddington eine entscheidende Rolle (Waddington 1957, S. 15). Bei der Individuation sind also genetische und epigenetische Kontinuität sowie genetische und epigenetische Diskontinuität zu unterscheiden.

Zum Verständnis der Individuation verwendet Waddington kybernetische Konzepte und verbindet sie mit dem epigenetischen Denken. Diese Synthese wird heute von verschiedenen Dis-

5 Genetische und epigenetische Evolution

ziplinen wie Systembiologie, evolutionärer Entwicklungsbiologie und der heutigen Epigenetik fortgesetzt. Waddingtons strategische Fragen haben für die Entwicklung epigenetischer Erweiterungen der Evolutionstheorie eine wichtige Rolle gespielt, während in der heutigen Epigenetik die technischen Aspekte nicht-genetischer Vererbung im Vordergrund stehen (siehe 5.3.3).

Die Rolle positiven und negativen Feedbacks bei der Entstehung epigenetischer Unterschiede

Schon bei einfachen biochemischen Reaktionen lässt sich zeigen, wie ein kleiner anfänglicher Unterschied (etwa in der Konzentration eines Ausgangsproduktes) durch die Integriertheit des Systems rasch zu einem großen Unterschied wird, der einen qualitativen Unterschied macht. Waddington zeigt dies am Beispiel eines einfachen dynamischen Gleichgewichts im offenen biochemischen System. Im mathematischen Modell wirkt die positive Rückkopplung von der Menge eines Endproduktes einer biochemischen Reaktion auf den Faktor zurück, welcher die Zugänglichkeit (also z. B. den Transport in den entsprechenden Reaktionsraum) der Ausgangsprodukte bestimmt. Die Rückkopplung des Systems eröffnet einen Wettbewerb zwischen zwei biochemischen Reaktionen, wenn diese ein gemeinsames Ausgangsprodukt besitzen: „If two autocatalytic processes compete for raw materials, we may under some conditions find that an initial change in the supply of the material produces an exaggerated effect on the steady-state concentrations of the synthesized products, and thus on the rates at which these products can be made available outside the system.“ (Waddington 1957, S. 18) Erst durch die Einführung eines Feedback-Mechanismus von den Endprodukten der beiden kompetitiven Prozesse ist eine solche Systemdynamik möglich. Wettbewerbssituationen sind ein integrierter Teil des Systems. Obwohl dieser Vergleich bei Waddington nicht direkt gezogen wird, handelt es sich *auch* um ein Beispiel für *selektive Prozesse innerhalb des Systems*. So wie Systeme im Wettbewerb stehen können, kann auch Wettbewerb ein Teil des Systems sein. Hierfür sind Rückkopplungen im System unerlässlich.

An diesem Modell zeigt sich ein genereller Zug in Waddingtons Theoriebildung: Phylogenetische Konzepte (des Wettbewerbs, der Auswahl, etc.) werden in die ontogenetischen Prozesse übertragen. Dieser Ideentransfer gehört zu den wichtigsten Strategien, mit denen sich die Embryologie Mitte des 20. Jahrhunderts modernisiert. Wir haben gesehen, dass diese Übertragungsversuche auch schon bei Baldwin gemacht wurden (siehe 4.3.4). Die mythologische Korrespondenz von Embryologie und Kosmologie hat sich in eine Korrespondenz von Onto- und Phylogenese gewandelt. Die Bio-ökonomie, die Darwin zum Verständnis der Naturgeschichte eingeführt hatte, greift im 20. Jahrhundert auf die Entwicklungsbiologie über. Die Suche nach Parallelen und Unterschieden zwischen verschiedenen Typen von Entwicklungsgeschichten er-

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

weist sich weiterhin als produktiv. Ein weiteres Beispiel gibt Waddingtons Verwendung populationsdynamischer Gleichungen (u. a. von Lotka) zur Beschreibung einer Wettbewerbssituation zwischen zwei biochemischen Substanzen (statt zweier Populationen) (Waddington 1957, S. 20 f.). Neben einer positiven Rückkopplung (wie im vorherigen Abschnitt beschrieben) zeigt Waddington hier, wie sich die Synthese von Produkten durch wechselseitiges negatives Feedback kontrollieren lässt. Analog zur Lotka-Volterra-Gleichung im Verhältnis der Räuber- und Beute-Populationen kommt es innerhalb des Systems zu einer vergleichbaren Dynamik zwischen molekularen Prozessen. Schon Überlegungen von Romanes (physiologische Selektion) und Weismann (Intra-Selektion) hatten diese Verschiebung angedeutet (siehe 4.3.4).

An der Integration kybernetischer Logik in die Epigenese des Organismus lässt sich nachvollziehen, wie sich das Verständnis biologischer Kausalität seit den Anfängen der Biologie gewandelt hat. Während bei Kant noch ein realer und idealer Kausalnexus unterschieden wurden, um das Dilemma zwischen physikalischer und biologischer Kausalität zu lösen (siehe 3.2.3), beschreibt Waddington einen einzigen epigenetischen Kausalnexus. Die Transformation von Kant bis Waddington besteht darin, dass der Kausalnexus bei Kant noch linear gedacht war. Die teleologische Erweiterung erfolgte über die Öffnung der Kausalkette in zwei Richtungen: Anfang und Ende wurden bei Kant offen und erlaubten dadurch den hypothetischen Schluss der Kausalkette zum Kausalzirkel. Der Schluss der Kausalkette zum Ring wurde jedoch bei Kant aus dem Bereich des mit der Vernunft Erfassbaren herausgehalten. Bei Waddington hingegen bilden nun intra- und interkausale Relationen zwischen mehreren Kausalketten eine Grundlage der Organisation (Waddington 1961): Rückkopplung kann sowohl zwischen Gliedern einer (biochemischen) Kausalkette als auch zwischen zwei Kausalketten erfolgen und dadurch die Dynamik des Systems verändern. Durch die Einführung derartiger Relationen zwischen den Kausalketten entsteht ein viel-dimensionaler Kausalnexus, dessen Verhalten nicht notwendig deterministischer Natur ist. Das bessere Verständnis dynamischer Systeme in der Physik erlaubt auch der Biologie ein besseres Verständnis der Organisation. Waddington hat diese konzeptuellen Möglichkeiten früh erkannt und auf die Epigenese übertragen. Dadurch wird es möglich, ökonomische Aspekte auf ontogenetischer Ebene zu verorten. Derartige Konzepte bilden die Grundlage für die heutige Systembiologie. Bei Waddington ersetzt insofern eine epigenetische Systemdynamik die generische Präformation bei Kant. Der genetische Determinismus hingegen basiert auf einem Kausaldenken von Epigenese, das sogar noch hinter den Ansatz Kants zurückfällt. Aus wissenschaftshistorischer Perspektive ist erstaunlich, dass sich ein vollkommen veraltetes Verständnis von Kausalität bis heute in der Biologie halten konnte. Waddington erteilt diesem auch evoluti-onstheoretisch eine endgültige Absage: „We have learnt how to construct mechanisms, operated by means of processes none of which are brought about by final causes, but which combine to give a piece of equipment which results in attainment of some pre-designed end. [...] One might

5 Genetische und epigenetische Evolution

call such mechanisms ‚quasi-finalistic‘. [...] We are dealing with a feed-back or cybernetic system in which there is nothing that is simply cause oder simply effect.“ (Waddington 1961, S. 88 f.) Während Kant das kausale Verhältnis von Ursache und Wirkung im Organismus zirkularisiert hatte (siehe 3.2.3), ersetzt die Kybernetik bei Waddington den linearen Kausalnexus.

Die epigenetische Landschaft

Zwei Grundprinzipien, mit denen Waddington das Erreichen alternativer Endpunkte von sich entwickelnden Systemen beschreibt, sind Kanalisierung (Pufferung) und genetische Kontrolle. Weil das Erreichen eines bestimmten Endpunkt nicht sicher, sondern nur wahrscheinlich ist, spricht Waddington vom „most favoured path“ (Waddington 1957, S. 19). Schon bei Aristoteles war das Erreichen von Endpunkten der Genese nicht sicher. Einer der größten Unterschiede zwischen dieser und der modernen Lesart der Entwicklung ist die statistische Auslegung dieser Ungewissheit. Bei Waddington ist diese auch ein Ansatzpunkt für die Pufferung (Kanalisierung) von Entwicklungspfaden: Das Entwicklungssystem kann durch natürlich auftretende oder experimentell herbeigeführte Störungen kurzfristig zwar abgelenkt werden, wird gleichwohl aber denselben Endpunkt erreichen. Waddington zieht also (Auto-)regulationsprozesse zur Erklärung einer (störungs-)robusten Systementwicklung zu Rate. Diese Prozesse können genetischer Natur sein, wenn etwa der Grad der Kanalisierung selbst unter genetischer Kontrolle steht (Waddington 1957, S. 20). Die Dominanz in mendelschen Erbgängen ist hierfür ein wichtiges Beispiel: „the developmental processes affected by it are able to compensate for the initial abnormality caused by having one recessive allele and to get into the canalised path which would lead to the normal dominant end result“ (Waddington 1957, S. 20). Dominanz und Kanalisierung sind zwei Perspektiven auf das selbe Phänomen, Robustheit *und* Flexibilität des genetischen Systems müssen epigenetisch austariert werden.

Mathematisch drückt Waddington den Systemcharakter in Form einer Summe von Differentialgleichungen aus: „In the most general case, when there are many interacting processes (e. g. the processes started by each gene in the genotype) we shall have to consider systems of simultaneous differential equations of the kind $dx_i/dt = f(x_{i,j})$ with $i, j = 1 \rightarrow n$. Any such system of n equations will lead to p_n final or steady states where p is the order of the functions $f(x_{i,j})$ above.“ (Waddington 1957, S. 22) Zwischen der Komplexität des Systems und der Anzahl möglicher Entwicklungspfade und -endpunkte besteht also ein Zusammenhang.

Waddingtons (in den technischen Details nicht mehr haltbarer) Argumentation zufolge können Replikation und katalytische Aktivität der Gene eine partielle Kontrolle auf die Systemdynamik ausüben (Waddington 1957, S. 24 ff.). Die beiden biochemischen bzw. enzymkinetischen Prinzipien können sowohl ergänzender als auch antagonistischer Natur sein: In ausdifferenzierten

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

Zellen sei nur noch selten Zellteilung (und damit auch keine Gen-Replikation) mehr zu beobachten. Damit legt Waddington nahe, dass es im Laufe der Entwicklung eine Verschiebung von der Proliferation zur Homöostase der Zellen gibt und führt diese auf die Inaktivierung von Genen zurück. Das protomolekulare Genverständnis Waddingtons ist heute durch eine Vielzahl von genetischen und epigenetischen Prozessen zu ersetzen, mit denen DNA-, RNA- und AA-Moleküle produziert und kontrolliert werden. Die Kontrolle dieser Prozesse (also u. a. DNA-Replikation, -Transkription und -Translation) ist mit der Kontrolle der Produktion, Verfügbarkeit und Aktivität der gebildeten Moleküle verflochten. Die beiden von Waddington unterschiedenen Prozesse sind aus heutiger Sicht idealisierte Grenzfälle der kausalen Rollen von Biomolekülen (und ihrer Kontrolle). Die Eigenschaften der protomolekularen, klassischen Gene Waddingtons sind also Eigenschaften der gesamten molekularen Dynamik.

Mit den Konzepten von Kanalisierung und genetischer Kontrolle hat Waddington zwei Prinzipien zur Verfügung, um die Gestalt und Dynamik der sog. epigenetischen Landschaft zu erklären. Waddingtons epigenetische Landschaft wird heute in mehreren Hinsichten anders rezipiert als Waddington sie selbst dargestellt hat. Das Bild eines sich in zahlreiche Arme aufspaltenden Flussdeltas soll nicht den Prozess der Zelldifferenzierung, sondern nur einen spezifischen Aspekt der Entwicklung der Eizelle visualisieren: „The path followed by the ball corresponds to the developmental history of a particular part of the egg. [...] There are, of course, not enough dimensions available along the bottom edge to specify all the components in these end states.“ (Waddington 1957, S. 29) Die Entwicklung des Systems wird in einem multidimensionalen Phasenraum repräsentiert (Waddington 1957, S. 27 ff.): Jede Dimension des Systems ist durch eine relevante messbare Variable vertreten. Veränderungen von Variablen entsprechen Veränderungen der systemrepräsentierenden Punkte im Phasenraum. Die Kanalisierung der Entwicklungspfade lässt sich so verstehen, dass nur wenige der möglichen Punkte im Phasenraum durch das System wirklich erreicht werden können. Ein bestimmter Entwicklungspfad ist also durch eine Trajektorie im Phasenraum bezeichnet. Die Distinktheit der Entwicklungsendpunkte korrespondiert damit, dass diese im Phasenraum weit voneinander entfernt liegen. Die Pufferung besteht darin, dass wir uns eine ganze Reihe von Trajektorien vorstellen können, die trotz Störungen alle auf denselben Endpunkt zielen. Mit dieser kurzen Skizze ist die „epigenetische Landschaft“ Waddingtons beschrieben: Bild eines mathematischen Konzepts. Die Darstellung beschreibt eine vereinfachte Projektion der epigenetischen Landschaft. Zwischen dem mathematischen Konzept und seiner bildlichen Darstellung wird im Allgemeinen nicht unterschieden. Darüber hinaus fällt eine Ähnlichkeit der epigenetischen Landschaft Waddingtons zu Wrights adaptiver Landschaft auf. Waddington überträgt auch hier Konzepte zur Beschreibung populationsdynamischer Prozesse auf die Beschreibung ontogenetischer Prozesse; eine erstaunliche Umkehrung zu Darwin, wo die Phylogenese durch die verzweigende Eigenschaft eines Baumes beschrieben wird. Dass

5 Genetische und epigenetische Evolution

beide Metaphern miteinander korrespondieren, spiegelt die alte Verwandtschaft von Epigenese und Evolution wieder, die sich auch im genetischen Zeitalter gehalten hat.

Die Entwicklungslandschaft Waddingtons ist nicht auf Täler beschränkt. In einer Reihe von Beispielen diskutiert er, wie unterschiedlich diese Landschaft in verschiedenen Organismen geformt sein kann, sodass zum Beispiel Täler eng oder breit sein können. Die epigenetische Landschaft von Organismen, in denen wir weniger Spezialisierung finden, lässt sich weit mehr als verzweigter See, denn als Flussdelta vorstellen. Unterschiede in Anfangspunkten der Entwicklung hängen unter anderem davon ab, ob diese bereits in einem Tal oder einer flachen Ebene liegen. Die Form der epigenetischen Landschaft gibt also Auskunft über eine Reihe von Eigenschaften der Organisation und Entwicklung.

Die Fähigkeit des Entwicklungssystems, zurück zu einem Entwicklungspfad zu kehren, nennt Waddington (in Anlehnung an die Homeostase) „Homeorhese“. Für den Pfad selbst, zu dem das System bei Störungen zurückkehren kann, wählt er den Ausdruck „Creode“ („notwendiger Pfad“). Dies ist Waddingtons epigenetische Erklärung für die Determination eines Entwicklungssystems. Diese epigenetische Determination ist von der Idee einer genetischen Präformation deutlich unterscheidbar: Die Determination des Pfades ist ein Explanandum, die genetische Determination fungiert hingegen als Explanans. Creoden haben Eigenschaften, die nicht auf genetische Aspekte zurückgeführt werden können. Mit anderen Worten: Der genetische Determinismus nimmt keine Erklärung vor, während Waddington die Determiniertheit eines Pfades als evolutionäres Produkt versteht. Das ist aus explanatorischer Sicht ein Fortschritt, der durch die Temporalisierung der genetischen Determination selbst ermöglicht wird. Dabei wird eine Parallelisierung zwischen Dominanz und Kanalisierung vorgenommen: „The concept of a creode brings together considerations which had previously been placed in two separate bodies of theory, one of which dealt with the effects of genes on development and the other with the effects of the environment in modifying the characters of the organism. [...] As the geneticists put it, the degree of dominance is influenced by the whole set of genes; as the developmentalist would say, the degree of canalization of the creode is a function of the whole set of genes.“ (Waddington 1961, S. 64 f.). Genetische Veränderungen verändern die Form der Creoden nicht notwendig, weil eine Creode von einer Vielzahl genetischer Faktoren abhängt. Dominanz eines Allels in heterozygoten Organismen wird darauf zurückgeführt, dass das gesamte genetische System gegen den Verlust eines Alleles im diploiden Organismus gepuffert ist. Der Übergang von Fishers Problem der Dominanz zur epigenetischen Landschaft macht den Paradigmenwechsel von der Genetik zur Epigenetik greifbar. Waddingtons Diskussion geht aus der Kontroverse zwischen Fisher, Wright und Haldane hervor. Waddington nimmt eine ontogenetische Erweiterung der Fragestellung vor, die eine Synthese von physiologischer und evolutionärer Erklärung der Dominanz ermöglicht.

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

Wie schon bei der Einführung des platonischen Raum des Werdens ist auch bei Waddington zu fragen: Wie hängt der eingeführte Raum des Werdens mit dem bereits vorhandenen Modell zusammen? Konkret: Wie hängen die epigenetische Landschaft und die Genetik zusammen? Waddington betont den Unterschied zwischen der (vergleichsweise) niedrigen Komplexität der Entwicklungslandschaft und der (vergleichsweise) hohen Komplexität des genetischen Systems. Die der Entwicklungslandschaft zugrunde liegenden Interaktionen visualisiert Waddington in einem zweiten Bild, bei dem die Form der Landschaft durch eine Vielzahl von anliegenden Streben gehalten wird, welche die Landschaft in ihre Form bringen und selbst an einer (nur angedeuteten) zweiten genetischen Ebene vertaut sind. Die epigenetische Landschaft ist durch das genetische System geformt, aber nicht determiniert. Statt eines gendeterministischen soll ein interaktionistischer Ansatz das Verhältnis von Genetik und Entwicklungslandschaft erhellen. Die explanatorische Rolle der Genetik ist bei Waddington bildlich in die Entwicklungslandschaft eingeschrieben: Von einem Punkt (=Gen) können mehrere Streben ausgehen und mehrere Streben können an einem Punkt der epigenetischen Landschaft fixiert sein. Die Haupt- und Grenzphänomene der modernen Synthese (Dominanz, Epistase, multiple Allelie, Polygenie, etc.) bilden ein neues Explanandum und Phänomen *sui generis*. Dieses stellt den epistemischen Ort dar, an dem Genotyp und Phänotyp vermittelt sind. Aus dem Konzept einer Interaktion von Genotyp und Phänotyp wird ein eigenes Phänomen synthetisiert: Das Konzept des Epigenotyp wird durch die epigenetische Landschaft bzw. eine Systemtheorie der Epigenese konkretisiert. Schon in den 40er Jahren hatte Waddington Schritte zu Temporalisierung der Entwicklung unternommen. Das Verhältnis von Genotyp und Phänotyp war bei Johannsen abstrakt und atemporal angelegt gewesen, auch wenn diesem eine Zeitlichkeit sekundär zugeschrieben werden konnte. Der Ablauf der Prozesse selbst blieb aber ausgeblendet. Die Ausblendung der ontogenetischen Dimension(en) in der Populationsgenetik macht dies deutlich. Mit der schrittweisen Aufklärung einer ontogenetischen Genealogie wird klar, dass das gesamte genetische System Voraussetzung, nicht aber Determinante der Ontogenese sein kann.

Es fällt auf, dass das genetische System in Waddingtons Darstellung selbst nur nebulös bleibt. Diese Unklarheit ist auch den fehlenden molekularen Grundlagen der Genetik zur Zeit Waddingtons geschuldet. Waddingtons bildliche Darstellungen deuten die Überwindung des Genzentrismus an, lassen jedoch offen, in welcher Weise wir genetische Information selbst konzeptualisieren sollen; eine große Herausforderung der heutigen Genomik. Dass sich das Problem der genomischen Komplexität durch die Postulierung einer extrem großen Zahl an Genen jedenfalls *nicht* lösen lässt, wurde schon zwei Generationen vor Abschluss des Humangenomprojekts antizipiert: „It seems clear that it is ultimately in terms of genes that these developmental processes must be controlled. Many people, however, for instance Goldschmidt and ‘Espinasse, have pointed out that we are in grave danger of having to postulate a quite unreasonably large

5 Genetische und epigenetische Evolution

number of genes to provide modifiers which can affect all the normal and aberrant developmental processes which might be encountered.“ (Waddington 1957, S. 37) Das Humangenomprojekt hatte schließlich eine erstaunlich kleine Zahl von klassischen Genen identifiziert, die weit unter den meisten Schätzungen lag (Claverie 2001). Die Entwicklung eukaryotischer Systeme scheint von einer Vielzahl funktionaler, nicht für Proteine kodierender Informationen abzuhängen. Wir wissen heute genau genommen immer noch nicht, *was* die klassisch kodierenden Gene der Ontogenese zur Verfügung stellen und was nicht. Die molekulare Genetik ist auf die Feststellung zurückgeworfen, dass das Genom die Vorlage für ein großes Potential von biochemischen Strukturen der RNA- und AA-Sphäre zur Verfügung stellt; eine neue Bescheidenheit der Genomik ist geboten. Angesichts der zahlreichen Rückkopplungen der Genexpression involviert die Entwicklungslandschaft das gesamte genomische System und dessen Dynamik. Die hohe Zahl der „modifier“ lässt sich nur durch eine Integration genetischer und epigenetischer Faktoren der Genomexpression verstehen.

Ansätze einer epigenetischen Informationstheorie

Neben genetischen Faktoren und Umweltbedingungen diskutiert Waddington auch weitere Quellen interner Variation, die insbesondere die Unterschiede zwischen einzelnen Zellen, aber auch die Ungenauigkeit in Systemkomponenten mit einer großen Zahl involvierter Zellen erklären sollten. „This kind of looseness or play in the epigenetic machine might be referred to as developmental noise, using that word in the sense given to it in information theory.“ (Waddington 1957, S. 39) Waddington betont, dass wir das Maß an Ungenauigkeit von Entwicklungspfaden nicht mit dem Grad an Kanalisierung verwechseln dürfen oder gleichsetzen können, weil beide verschiedene Ursachen haben. Wir haben mit verschiedenen Typen von epigenetischer Variabilität zu tun: Kanalisierung muss laut Waddington auf Eigenschaften der Landschaft selbst zurückgeführt werden, während interne und externe Quellen von Variation (also auch der Umwelt) darüber hinaus eine andere Art von Ungenauigkeit (bzw. ein höheres Maß an Variabilität) erzeugen können, die nicht unter Kontrolle des Entwicklungssystems steht. Diese Unterscheidung ist auch deshalb sehr bedeutsam, weil die Möglichkeit von Anpassungsprozessen nur dann denkbar ist, wenn wir darin eine (evolutionäre) Veränderung der Entwicklungslandschaft betrachten, bei der Variabilität, die für das Entwicklungssystem externer Natur ist (was nicht heißt, dass diese sich nicht innerhalb der Systemdynamik zeigen kann!), selbst *internalisiert* wird. Dieser Prozess der genetischen Assimilation von epigenetischer Variabilität stellt eine evolutionstheoretische Perspektive in Waddingtons Ansatz dar (siehe 5.2.5). Variation wird dabei weder als eine einfach gegebene noch als eine zufällig entstehende Systemeigenschaft betrachtet, sondern unterliegt einer systemischen Dynamik. Waddington greift hier auf Aspekte der organischen Se-

lektion zurück und geht über die genetische Selektionstheorie hinaus. Damit deutet sich eine Erklärung für Entstehung neuer (genetischer wie auch epigenetischer) Informationen an, der anders als die Informationstheorie nach Shannon eine aktuelle Störung als potentielle Information identifiziert. Während bei Shannon die Störung nur ein statistischer Aspekt ist, der die Sicherheit der genetischen Informationsübertragung (und damit die Güte der genetischen Information selbst) beeinträchtigt, wird sie bei Waddington zu einem Aspekt der epigenetischen Systemdynamik selbst.

Der Unterschied zwischen genetischer und epigenetischer Systemdynamik

Gleichgewichte können von unterschiedlichem Typ sein: Statische und dynamische Gleichgewichte sind grundverschieden. Die Bahnen der Planetenbewegung lassen sich schon als Produkt eines dynamischen Kräfte-Gleichgewicht verstehen. Dynamische Gleichgewichte in offenen, chemischen Systemen stellen ein dynamisches Gleichgewicht dar, das auf dem kontinuierlichen Transport und Umsatz von Molekülen beruht. Waddington kritisiert den Terminus der genetischen Homeostase, weil in diesem der Unterschied zwischen der Rückkehr zu einem statischen Punkt und zu einem dynamischen Entwicklungspfad nicht deutlich wird. Es ist also zu unterscheiden, ob im System ein physiologischer Zustand, eine Entwicklungstendenz oder ein Zielpunkt der Entwicklung stabilisiert wird. Die Unterscheidung verschiedener Typen von Gleichgewichten und Gleichgewichtsprozessen ist also entscheidend, um den Unterschied zwischen einer genetischen und einer epigenetischen Systemdynamik zu verstehen. Nicht zuletzt basiert die epigenetische Dynamik aber auch auf der Existenz von Ungleichgewichten.

Waddington setzt sich mit einer ganzen Reihe von Entwicklungskonzepten seiner Zeit auseinander. Seine Überlegungen zur „developmental flexibility“ betreffen auch das heutige Verständnis von phänotypischer Plastizität: „It is, admittedly, clear that in any system which returns to a determined state after disturbance, the reactions must be able to proceed with varying intensity while the regulation is actually being carried out [...] Nevertheless, the same type of inconstancy would be found in any dynamic system. The characteristic with which we are concerned is not that the system is as changeable as any other, but precisely that its end-result is less easily altered.“ (Waddington 1957, S. 45) Waddington lehnt es also ab, nur von einer Variabilität der Entwicklung zu sprechen, weil damit bloß eine Robustheit gegen Irritationen des Systems gemeint ist. Waddington interessiert das adaptive Potential, das die Variabilität der Entwicklung zur Verfügung stellt, und die Stabilisierung bestimmter Entwicklungsmöglichkeiten. Die Rolle der Variabilität ist in späteren entwicklungs-dynamischen Zugängen der Entwicklungs-Systemtheorie und der evolutionären Entwicklungsbiologie ebenfalls zum Thema geworden. Waddingtons begriffliche Unterscheidungen machen klar, dass die heutigen evolutionstheore-

5 Genetische und epigenetische Evolution

tischen Schulen anhand des Umgangs mit biologischer Variation unterschieden werden können. Auch bezüglich der Frage, ob Befunde der jüngeren Epigenetik einen evolutionsbiologischen Paradigmenwechsel erfordern, sind Waddingtons begriffliche Bestimmungen wegweisend.

An der Rhetorik Waddington lässt sich erkennen, dass er zwar eine deutliche Perspektivverschiebung vornehmen will, diese aber nicht entlang einer Unterscheidung von genetischer und epigenetischer Evolution manifestiert. Epigenetik ist bei Waddington ein Forschungsfeld, das die Evolution von genetisch homeostatischen Systemen erklären kann. Dennoch lässt sein Epigenetik-Verständnis den Kern der genetischen Selektionstheorie nicht unangetastet: „Developmental canalisation does not operate by means of selective alterations of gene frequencies. Its mechanisms [...] must involve competitions of enzymes for substrates, mutual enhancements and inhibitions of enzyme-activated processes and the like. Canalising selection is the agent, not by which canalisation works, but by which it is brought into being and evolved.“ (Waddington 1957, S. 47) Bezogen auf heutige Verteidiger der modernen Synthese wäre also mit Waddington dafür zu argumentieren, dass es nicht nur um geringfügige Modifikationen und bloße Erweiterungen geht. Das lässt sich auch an Passagen zeigen, in denen Waddington sich mit Fishers Verständnis von genetischer Dominanz (und deren Evolution) beschäftigt: „Gene-fixation and the passage to homozygosity, will be still more delayed if the environment does not remain perfectly uniform, but alters from time to time so that the selected optimum is not always the same. [...] [Heterozygosity] certainly cannot be excluded as a factor in the make-up of canalised epigenetic systems.“ (Waddington 1957, S. 48 f.) Die Dominanz als Phänomen der Heterozygotie wird bei Waddington weder auf eine rein evolutionäre noch auf eine rein physiologische Erklärung zurückgeführt. Waddington transformiert den Grenzfall in Fishers Ansatz (siehe 5.1.5). Die Epigenetik wird der Genetik keinesfalls ergänzend oder erweiternd hinzugefügt, sondern ist der Versuch einer neuen theoretischen Fundierung. Waddingtons Anspruch ist der einer Systemtheorie der Entwicklung - ein Ansatz, der noch heute an Attraktivität gewinnt (Jaeger u. a. 2015).

Waddingtons Entwurf einer epigenetischen Evolutionstheorie geht über die heutigen Rückgriffe auf seine Konzepte hinaus (siehe 5.3.3). Er entwickelt grundlegende Konzepte einer Theorie des Entwicklungssystems, deren Rolle heute in Systembiologie, Chronobiologie, Epigenetik und Entwicklungsbiologie meist vereinzelt, teils aber auch mit einem ähnlichen Anspruch diskutiert wird. Für eine epigenetische Vererbungstheorie kann Waddington hingegen nicht als Vorläufer vereinnahmt werden. Die Entdeckung epigenetischer Markierungen ist also ein zweischneidiges „Erbe“ Waddingtons. Die Reduktion der Epigenetik auf epigenetische Information und Vererbung steht im Gegensatz zu Waddingtons Epigenetik-Verständnis. Bei vielen aktuellen epigenetischen Befunden haben wir es, um mit den Worten Waddingtons zu sprechen, mit Antworten auf die taktischen Fragen der Epigenetik zu tun. Die zuvor dargestellten Konzepte hingegen sind wesentlich allgemeiner als theoretische Elemente für die Formulierung einer epi-

genetische Systemtheorie zu verstehen. Waddingtons Epigenetik ist ein weites Feld, in dem das heute im Mittelpunkt des Interesses stehende epigenetische Vererbungssystem nur ein Teil des Ganzen sein kann. Diese Differenz erfordert zwischen einer älteren Epigenetik (im Sinne Waddingtons) und einer jüngeren Epigenetik zu unterscheiden (siehe 5.3.3). Davon zu unterscheiden sind außerdem die epigenetischen Konzepte des 19. Jahrhunderts.

5.2.3 Grundlagen einer epigenetischen Selektionstheorie

Die bislang diskutierten Konzepte wurden vielfach rezipiert. Weniger Aufmerksamkeit hat Waddingtons Auseinandersetzung mit der Selektionstheorie erfahren: Waddington kritisiert, dass die Theorien von Fisher, Wright und Haldane keine quantitativen Prognosen über Evolution ermöglichen (Waddington 1957, S. 59 ff.): Die zentralen Parameter wie Selektionsvorteil, Populationsgröße oder Mutationsrate sind schwer bestimmbar, können keine neuen Phänomene durch ihre Theorien erklären und einige der neueren Einsichten wurden nicht erst durch mathematische Theorien Fishers, sondern schon durch die Analyse der Relevanz mendelscher Vererbung bei William Bateson geklärt; etwa die Tatsache, dass genetische Variation durch Vererbung nicht verloren geht.

Besondere Bedeutung hat für Waddington die Klärung weiterer Quellen natürlicher Variation: „It is in connection with the nature of the available variation that modern theories of evolution are most in need of expansion.“ (Waddington 1957, S. 62) Hier greift Waddington auf, was schon Darwin als theoretischen Missstand seiner Zeit beklagt hatte: die Unkenntnis von den Ursachen der Variabilität. Zur Erklärung erwägt Waddington kybernetische Kontrollmöglichkeiten genetischer Mutationsraten, aber auch andere Ursachen der Variation: „The conventional genetical theory of the present day could, perhaps, begin to approach such matters [as evolutionary potential] from the consideration that it is known that mutation rates are to some extent under genetical control and can therefore be assumed to have different values in different groups. But it seems probable that mutation always provides far more variation than is utilised for actual evolutionary change, and it is therefore rather implausible to suggest that the phenomena which have been referred to by terms such as ‚evolutionary potential‘ can be interpreted in terms of mutation rates.“ (Waddington 1957, S. 63 f.) Darwins Theoriebildung konnte sich zu derartigen Fragen noch nicht verhalten, aber es ist klar, dass Darwin von einem Pluralismus bezüglich der Quellen natürlicher Variation ausgegangen ist und dabei ontogenetische Variation einbezogen hat (siehe 4.2.4).

Waddingtons Behandlung des Selektionskonzepts geht über die genetische Selektionstheorie hinaus, weil er natürliche Selektion in temporaler und modaler Hinsicht und in Bezug auf Ebenen und Objekte der Selektion differenziert. Zunächst definiert Waddington das „Überleben der

5 Genetische und epigenetische Evolution

Fittesten“ mit dem quantitativen Erfolg, den meisten Nachwuchs zu hinterlassen. Der tautologische Kern des evolutionären Identitätssatzes „Individuen mit dem meisten Nachwuchs haben den meisten Nachwuchs“ ist laut Waddington nur zu überwinden, wenn wir konkrete Selektionsphänomene betrachten. Waddington argumentiert (anders etwa als Popper in einer frühen Phase) nicht gegen die Tautologie, sondern nimmt sie zum Anlass einer Klassifikation und Konkretisierung. Die populationsgenetische Tautologie (und mittelbar auch das fundamentale Theorem Fishers) sind das Ergebnis einer Abstraktion, die für die Vielfalt der Phänomene blind geworden ist. Waddington verschiebt insofern das Verhältnis von darwinscher und mendelscher Population in Richtung Darwins.

Natürliche Selektion ist laut Waddington nicht auf die Veränderung der Genfrequenzen in einer Population reduzierbar, weil diese gewöhnlich nicht direkt an Genen ansetze, sondern von der Fähigkeit des Organismus abhängt, viel Nachwuchs zu hinterlassen. Waddington vertritt eine phänotypische Selektionsauffassung: „It is the phenotype throughout its development which is exposed to the rigours of the environment.“ (Waddington 1957, S. 65). In dieser Frage bestand unter den modernen Evolutionstheoretikern keine Einigkeit. Mayr, Wright und Fisher stehen beispielhaft für unterschiedliche Akzentuierungen bezüglich der Objekte natürlicher Selektion: Organismus, genetisches System und einzelnes Gen. Bei Waddington sind Grundzüge einer Multi-Level-Selektionstheorie wiederzufinden: „The types of selection [...] are distinguished from one another according to the nature of the entity on which they act: on individuals, on their progeny in later generations, or on populations.“ (Waddington 1957, S. 71) Mit Bezug auf die Population spricht Waddington von Metaselektion: „processes of selection between populations on the basis of their ability to respond to new environmental demands [...] might perhaps be referred to as metaselection“ (Waddington 1957, S. 71). Mit Rückgriff auf Haldane diskutiert Waddington auch Inter-Level-Selektion für Fälle, in denen ein bestimmtes Gen dazu führt, dass ein Individuum selbst weniger Nachkommen hat, aber sich in einer Weise verhält, welche die Populationsgröße erhöht: Altruismus. Das Phänomen unterliegt bei Waddington also nicht den Regeln der natürlichen Auslese, sondern zeigt sich als Phänomen zwischen den Selektionsebenen.

Selektion von Individuen erster und höherer Ordnung

Waddington unterscheidet zwischen verschiedenen Ordnungsgraden der Selektion: „Individual selection [...] may be divided into selection of the first order or higher orders. By a first order we mean the selection for the presence or absence of some particular gene A in the genotype P. This first order individual selection is the type which has been most fully treated in the mathematical development of the theory.“ (Waddington 1957, S. 66) In dieser Unterscheidung von

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

Graden der Ordnung klingt der Versuch einer Unterscheidung von kybernetischen Ebenen an, die eine formale Ähnlichkeit zu den Versuchen logischer Typisierung in der Mengenlehre hat. Gregory Bateson hat bei der Diskussion lamarckistischer Vererbung ähnliche Analogisierungen verwendet (siehe 5.3.2).

Als theoretischen Ausgangspunkt für eine individuelle Selektion höherer Ordnung wählt Waddington erneut Fishers Diskussion zur Evolution der Dominanz (siehe 5.1.5): Hierbei geht es nicht um die Selektion eines Gens A selbst, sondern die Selektion eines modifizierenden Faktors des Gens A. Die Häufigkeit der geeigneten Kombination zwischen modifizierendem und modifiziertem Faktor ist geringer als die Häufigkeit des mutierten Gens alleine (Waddington 1957, S. 67). Die Unterscheidung der Frequenz eines Gens oder einer Genkombination ist die Basis für eine Selektion ersten und zweiten Grades. Frequenzen zweiter Ordnungen lassen sich nicht einfach auf die Frequenzen erster Ordnung reduzieren. Mathematische Theorien, die nur Genfrequenzen erster Ordnung behandeln, sind entsprechend begrenzt.

Waddington verweist auf eine Untersuchung Haldanes: Am klassischen Beispiel des Industriemelanismus konnte Haldane (1956) zeigen, dass die „Dominanz“ der dunklen Birkenspanner nicht mit der Selektion von bereits zuvor vorhandenen Heterozygoten erklärt werden kann. Erst vor wenigen Jahren wurde eine gemeinsame Mutation der veränderten Birkenspanner gefunden, die erstaunlicherweise keine Gene der Melanin-Stoffwechsels selbst betrifft (van't Hof u. Saccheri 2010), sondern mit der Musterbildung der Flügel assoziiert ist (van't Hof u. a. 2011). Ungeklärt bleibt, ob die gefundene Mutation der Stabilisierung einer Veränderung der Melanin-Produktion dient oder diese selbst hervorruft. Selbst an diesem klassischen Schulbuchbeispiel lässt sich illustrieren, dass das Verhältnis von genetischer und epigenetischer Evolution bis heute ungeklärt ist. Der Industriemelanismus ist nicht durch die Annahme einer bereits vorhandenen Variabilität eines bestimmten Genlokus zu erklären. Die Assoziation zwischen dem gefundenen Genlokus und dem veränderten Phänotyp macht aber auch nicht klar, ob die genetische Veränderung am Anfang der Kausalkette steht, die zur Durchsetzung der dunkel gefärbten Birkenspanner führt. Hierbei könnten Selektionseffekte höherer Ordnung, aber auch aktualisierte Typen organischer Selektion eine Rolle spielen (siehe 5.3.3 und 5.3.4). Geklärt scheint heute, dass der Industriemelanismus nicht mehr mit der natürlichen Selektion bereits vorhandener Variation zu erklären ist. Dennoch bleiben viele Fragen für die Forschung offen: Wie entsteht die neue Variation? Spielen epigenetische Prozesse hierbei eine Rolle? Können wir also den Industriemelanismus ohne die Annahme von epigenetischen Prozessen erklären? Oder müssen wir eine Synergie von genetischen und epigenetischen Prozessen annehmen, um die Entstehung und Verbreitung des Industriemelanismus zu verstehen?

Waddingtons Unterscheidung von Selektion erster und höherer Ordnung ist eine hilfreiche Voraussetzung zum Stellen und Beantworten solcher Fragen. Auch für die genetische Evolu-

5 Genetische und epigenetische Evolution

tionstheorie gilt, dass natürliche Selektion nur dann evolutionäre Anpassungen erklären kann, wenn geeignete genetische Variation vorhanden ist. In einem über Waddington hinaus gehenden Schritt wäre die Ordnungszahl natürlicher Selektion an die Zahl der notwendigen Schritte zur Erzeugung natürlicher Variation zu binden. Gerade zum Verständnis rapider phäno- und genotypischer Veränderungen sind derartige Erklärungsmodelle vielversprechend, weil sie ein Problem reformulieren können, das Darwin dazu gebracht hatte, lamarckistische Effekte in seiner Theorie zuzulassen: die *Langsamkeit natürlicher Selektion erster Ordnung*. Derartige Fragen korrespondieren mit Gregory Batesons Diskussion zur Simulation epigenetischen Lernens (siehe 5.3.2). In diesem Zusammenhang lässt sich vielleicht auch Batesons Vermutung klären, ob bzw. welche lamarckistische(n) Phänomene auf Selektionseffekte höherer Ordnung oder Vermittlungseffekte zwischen mehreren Selektionsebenen zurückzuführen sind.

Intra- und transgenerationale Selektion

Selektion liegt per Definition immer dann vor, wenn eine Abhängigkeit zwischen Genfrequenz und Phänotyp besteht. Hierbei ist zu unterscheiden, ob Genotyp und Phänotyp derselben oder nachfolgender Generationen betrachten werden. Der Zeitraum, über den wir eine Populationsdynamik beobachten, spielt also eine wichtige Rolle. Waddington unterscheidet daher die (phänotypische) Selektion von Individuen einer Generation und die Selektion von Individuen der Nachkommen-Generation: „Individual selection occurs when the frequency of the genes of [genotyp] p in future generations depends on the characters of [phenotype] P; progeny selection, when it depends on the character of the progeny of [phenotype] P.“ (Waddington 1957, S. 66) Mit der Annahme einer Selektion der Nachkommen eröffnet Waddington ein Feld, dessen Relevanz durch die ersten Belege transgenerationaler epigenetischer Vererbung und deren evolutionärer Rolle im Rahmen der jüngeren Epigenetik große Bedeutung gewonnen hat. Im Gegensatz zur jüngeren Epigenetik nimmt Waddington aber keine transgenerationale Vererbung an.

In einem evolutionären Szenario zeigt Waddington, wie eine Selektion höherer Ordnung mit transgenerationalen Fitnessseffekten zusammenwirken kann: „Suppose that in two contiguous geographical areas we have two populations A and B each adapted to its own habitat. Then if the hybrids between A and B are less well adapted to either habitat than the original races, it is suggested that we shall have a selective pressure against the willingness of A individuals to mate with B, or vice versa, and that this will lead to the formation of a reproductive barrier between the two populations. Now this postulated selection operates between the different individuals of the population A, not on the basis of their own fitness (i. e. on the number of offspring they leave), but on the basis of the fitness of their progeny (i. e. the number of grandchildren they produce).“ (Waddington 1957, S. 69) Transgenerationale Fitnessseffekte können bei der

Entstehung von Reproduktionsbarrieren (einem entscheidenden Schritt der Speziation) also eine Rolle spielen. Waddingtons Beispiel greift insofern auf Romanes' Ausgangspunkt zur Postulierung einer physiologischen Selektion zurück (siehe 4.3.4). Transgenerationale Effekte geben dem Selektionsprinzip bei Waddington einen präventiven Charakter und unterstützen Waddingtons These, dass sich vermeintlich teleologische Effekte durch den Wechsel der Zeitskala ohne intendierte Zwecksetzung erklären lassen. Intragenerationale Selektion macht zudem die Blindheit der Selektion etwas weniger eindeutig, weil Fitnesseffekte Teil einer intragenerationalen Rückkopplung werden können.

Archetypen-Selektion

Mit Rückgriff auf die Naturphilosophie am Anfang des 19. Jahrhunderts (u. a. Schelling) thematisiert Waddington einen weiteren Typ von Selektion. In bestimmten Fällen kann die Wirkung natürlicher Selektion vom sog. Archetypen abhängen. Waddington greift hier auf einen Begriff Goethes zurück und re-interpretiert diesen als ein spezifisches Muster organischer Form. Waddington beschreibt also ein bereits kanalisiertes Entwicklungssystem, dessen archetypische Form nicht mit allen theoretisch möglichen Veränderungen kompatibel ist. Aufgrund der sog. Archetypen-Selektion können sich also theoretisch mögliche Veränderungen nicht durchsetzen.

Waddingtons Ansatz hat Ähnlichkeiten mit den heute vielfach diskutierten physikalischen, biochemischen und ontogenetischen Beschränkungen („constraints“) der Evolution (Alberch 1982; Brakefield 2006; Gould 2002; Smith u. a. 1985). Waddington schreibt den einschränkenden Faktoren selbst eine Spezifität und Kohärenz zu, die in dem Rückgriff auf das Konzept des „Archetypen“ deutlich wird. Formal weist Waddingtons Begriff des Archetypen außerdem Ähnlichkeiten mit Francis Galtons Konzept organischer Stabilität auf.

Haupttypen natürlicher Selektion: Progressive und stabilisierende Selektion

Während Waddington in den bislang genannten Fällen natürliche Selektion in Bezug auf die betroffene Entität, den Ordnungsgrad und die Zeitspanne zwischen betrachtetem Genotyp und phänotypischem Fitnesseffekt diskutiert hat, wird diese auch in Hinsicht auf die Selektionseffekte selbst differenziert: „There is another way [...] of classifying selection; in relation to the type of effect which it produces.“ (Waddington 1957, S. 71) Wir treffen auf vertraute Unterscheidungen: „Firstly, selection may be progressive, when it leads to change in the phenotype of the population, producing alteration in gene frequencies by favouring the spread of favourable new mutations.“ (Waddington 1957, S. 71) Progressive Selektion wird heute auch als positive Selektion bezeichnet. Dies bedeutet jedoch nicht, dass progressive bzw. positive Selektion selbst eine positive Auswahl trifft. Der zweite heute etablierte Selektionstyp (disruptive Selektion) ist

5 Genetische und epigenetische Evolution

nach Waddington als Untertyp einer unidirektional progressiven Selektion zu verstehen.

„Secondly, selection may act in a stabilising manner to preserve the original phenotypic character by eliminating new deleterious mutations.“ (Waddington 1957, S. 72) Hier unterscheidet Waddington verschiedene Typen stabilisierender Selektion: Bei normalisierender Selektion (erster Ordnung) bringen Selektionsdrücke trotz Fluktuationen von Genfrequenzen die Population zu einem Gleichgewichts-Punkt der Frequenzen zurück. Kanalisierende Selektion favorisiert Genotype, die bestimmte kanalisierte Entwicklungspfade aufweisen. Die Selektion kann außerdem gegen das Rauschen („noisiness“) der Entwicklungsendprodukte gerichtet sein. Waddington unterscheidet den dritten vom zweiten Typ, weil ein Unterschied zwischen der Stabilisierung der Variabilität eines Entwicklungspfades und der Stabilisierung der Variabilität eines Entwicklungs-Endpunktes besteht. Allgemeiner gesagt unterscheidet Waddington verschiedene Selektionseffekte, die sich auf verschiedene Parameter eines Entwicklungspfades beziehen. Derartige Unterscheidungen sind in einer streng genetischen Selektionstheorie gar nicht denkbar, weil die Entwicklung keine Rolle spielt.

Waddington diskutiert, wie das Zusammenwirken von normalisierender und kanalisierender Selektion bei der Veränderung von Umweltbedingungen einer Population zur „genetischen Assimilation einer erworbenen Eigenschaft“ führen kann: Verschiedene Typen stabilisierender Selektion wirken auf den Genotyp, sodass dieser schließlich selbst ontogenetische Anpassungen an die veränderte Umwelt hervorrufen kann. Es kommt bei Waddington also wie schon bei den Vertretern organischer Selektion (siehe 4.3.4) und Lamarck selbst nicht zu einer direkten Vererbung: „the existence of feed-back systems in development, which give rise to canalization, makes possible the appearance of another feed-back system, in relation to natural selection and the environment, which results in the genetic assimilation of acquired characters; and this exactly mimics, by quite another mechanism, the type of result which Lamarck and others have wished to explain by the inheritance of acquired characters. These two feed-back systems also give rise to still another system of feed-back type, this time in connection with mutation. Consider a population of animals in which there has been natural selection for the ability to acquire some character when they are subjected to a particular environmental stress. In time the hereditary constitution of the individuals will be such that their development is very easily modified by an environmental stress to produce the acquired character. [...] If genes are changing at random all the time, it will be by no means unlikely that a new mutation will turn up [...] and thus to produce the same acquired character which originally required an environmental stimulus to bring it into being.“ (Waddington 1961, S. 96 f.) Waddington entwickelt Darwins (neo-)lamarckistische und die organische Selektionstheorie zu einer kybernetisch fundierten Selektionstheorie weiter. Damit setzt Waddington sich auch von Simpsons unsicherer bis marginalisierender Haltung zum sog. Baldwin-Effekt ab (Simpson 1953) (siehe 5.2.5). Auf die Feedback-Effekte zwischen

Umwelt, Verhalten, Entwicklung und Selektion gehen wir im Folgenden noch genauer ein.

Normalisierende Selektion bei multipler Allelie

Wenn wir nicht mehr den idealisierten Fall von zwei Allelen in der Population betrachten, ist die Rolle normalisierender Selektion ungleich schwerer zu fassen (Waddington 1957, S. 81 f.): Wenn in einer Population eine Vielzahl von Iso-Allelen verteilt ist, kann normalisierende Selektion nicht einfach eine exklusive Heterozygotizität zweier Allele favorisieren. Bei vielen Allelen kann die Verteilung der Allele in der Population unterschiedliche Formen annehmen, die alle mehr oder weniger den Namen Heterozygotizität verdienen. Im Falle von zwei Genloki mit multipler Allelie, die additiv zu einem bestimmten phänotypischen Merkmal beitragen, entstehen Abhängigkeiten zwischen Verteilungen einer Reihe von Allelen $A_1 - A_n$ und $B_1 - B_n$. Haben wir es mit mehr als zwei Genloki und nicht-additiven Relationen zwischen den Allelen der Genloki zu tun, ist eine Veränderung der Allelfrequenzen der verschiedenen Genloki nicht mehr voll reversibel. Der Wechsel einer Population von Umwelt U1 zu U2 und wieder zu U1 wird dann nicht mit einer vollständigen Rückkehr der Population zum alten genetischen Gleichgewicht einhergehen.

Das Wirken dieser „pseudo-homeostatischen Selektion“ kann also zu Veränderungen im Genpool führen, die phänotypisch nicht sofort sichtbar werden. Es kann Fälle von normalisierender Selektion bei Umweltschwankungen geben, welche die Population zum selben *oder* einem neuem Gleichgewicht bringen: Im ersten Fall haben wir es mit homeostatischer, im zweiten mit pseudo-homeostatischer Selektion zu tun. Diese Typen normalisierender Selektion stellen keine kanalisierende Selektion der Entwicklungspfade selbst dar, weil es noch nicht um eine Selektion der Variabilität einzelner Pfade oder ihrer Endprodukte geht. Waddington beschreibt hier vielmehr noch einen Grenzfall der genetischen Selektionstheorie mit vielen Allelen und vielen Genloki. Die Grundintuitionen genetischer Evolutionstheorie werden in heutigen Lehrbüchern noch immer anhand normalisierender Selektion mit zwei Allelen in der Population weitergegeben. Wir haben es mit kontrafaktischen Annahmen zu tun, welche die Entwicklung einer realistischen Evolutionstheorie erschweren. Populationen mit zahlreichen Isoformen von Genen („Pseudo-Allelen“ in der älteren Terminologie) und multipler Allelie verhalten sich nicht wie (mendelsche) Lehrbuch-Populationen.

Genetische Drift und Selektionsflucht: „The escape from selection“

Waddington diskutiert auch Wrights Theorie „genetischer Drift“: die stochastischen Veränderung von Genfrequenzen, die ohne die Wirkung natürlicher Selektion erfolgt. Heute ist unumstritten, dass derartige Prozesse in (kleinen, mitunter aber auch größeren) Populationen unter

5 Genetische und epigenetische Evolution

bestimmten Bedingungen auftreten können und bei Artbildungsprozessen eine Rolle spielen (Kutschera u. Niklas 2004). Waddington bemerkt, dass diese Art von stochastischen Prozessen die Bedeutung der Umweltbedingungen relativieren kann: Drift-Effekte entziehen die Individuen einer Population dem Wirken natürlicher Selektion. Populationen folgen stochastischen (Eigen-)Dynamiken. Haben also immer die Bestangepassten die meisten Nachkommen?

Was Drift-Effekte für die Zuweisung von Fitnesswerten für bestimmte Allele bedeutet, lässt Waddington an dieser Stelle unkommentiert. Das definitorische Dilemma der Fitness-Definition wird aber aus diesen Überlegungen klar: Binden wir den Fitness-Wert an den empirisch messbaren Erfolg (der Zahl der Nachkommen), auch wenn dieser nicht nur auf Selektionseffekten beruht? Oder binden wir den Fitness-Wert an den reinen selektionsbedingten Erfolg, womit hohe Fitness nicht mit mehr Fortpflanzungserfolg gleichgesetzt werden könnte? Genau genommen sind also mehrere Parameter zu unterscheiden, sodass Selektion und Fitness nicht mehr (tautologisch) aufeinander verweisen können.

Gen-Umwelt-Interaktionen

Waddington verstand das Konzept der Gen-Umwelt-Interaktionen in einem spezifischen Sinne: „It is to be avoided when one wishes merely to indicate that the phenotypic effects of a genotype are influenced by the environment, in order that it can be restricted to its special use to designate cases in which phenotypic effects of different genotypes are differently affected by a given environmental change.“ (Waddington 1957, S. 94) Es geht nicht einfach um Umwelteinflüsse auf die Gene, sondern um unterschiedliche Umwelteinflüsse auf unterschiedliche Genotype. Was ist damit gemeint? An einem Beispiel, das noch auf Versuche von Krafka (1920) und Hogbens Kritik an Fishers statistischer Variationsanalyse (Hogben 1933) zurückgeht, diskutiert Waddington das Verhältnis von Genen und Umwelt in ihrer Bedeutung für die Populationsdynamik. Die einzelnen (statistischen) Beiträge von Vererbung und Umwelt lassen sich schon bei einem einfach quantifizierbaren phänotypischen Wert nicht vollständig trennen. In dem gewählten Beispiel liegen in einer Population (von *Drosophila*-Fliegen) zwei verschiedene Phänotypen vor, bei denen der phänotypische Parameter (die Zahl der Augenfacetten der Fliegen) nur in Abhängigkeit von einer einzigen Umweltvariable (Temperatur) betrachtet wird. Für die beiden Phänotypen liegen zwei verschiedene temperaturabhängige Kurven vor. Schon in diesem einfachen Falle ist nicht klar, was wir unter dem Beitrag der Vererbung und was unter dem Beitrag der Umwelt verstehen sollen. Warum? Temperaturabhängig ist nicht bloß die Augenfacettenzahl des jeweiligen Phänotyps, sondern die Differenz der Augenfacettenzahl zwischen den beiden Phänotypen. Waddington argumentiert mit Hilfe von Hogbens Beispiel dafür, dass Fragen nach den isolierten (und damit einfach addierbaren, sog. additiven) Beiträgen von Vererbung und Umwelt nicht sinnvoll

beantwortbar sind.

Die statistische Ermittlung genetischer Faktoren greift laut Waddington auch deshalb zu kurz, weil nur eindimensionale Variation untersucht wird (Waddington 1957, S. 100). Messen wir nur eine bestimmte phänotypische Eigenschaft und bestimmen deren Veränderung im Verhältnis zu Umweltveränderungen, können wir nicht wissen, worauf die gemessene Veränderung basiert: Umweltveränderungen beeinflussen den gesamten Organismus und seine Entwicklung, nicht nur den Genotyp oder bestimmte Komponenten desselben (Waddington 1957, S. 101). Eine Fokussierung auf genetische Variation zur Erklärung phänotypischer Variation vernachlässigt die Rolle der Umwelt: „This debasement of the role of the environment takes the form of an attempt to frame the discussion as though selection acted directly on the genotype.“ (Waddington 1957, S. 102) Die Zuschreibung von Fitnesseffekten zu genotypischen Elementen lässt leicht vergessen, dass der Phänotyp ein gemeinsames Produkt von Genotyp und Umwelt ist. „For one must ask the question, why does a certain gene have a given selection coefficient? The answer must be in the form that the gene has a particular effect on the developing organism, and the resulting phenotype has a certain fitness.“ (Waddington 1957, S. 102)

Waddington kritisiert, dass in mathematischen Zugängen zum Konzept der Heritabilität nicht-additive Gen-Umwelt-Interaktionen nicht beachtet werden, und die Analyse genetischer Variation die Umwelt als Störquelle der genetischen Variation behandelt. Messungen der Heritabilität haben zudem nur eine relative Aussagekraft, da sie sich mit Veränderung der betrachteten genotypischen Faktoren oder Umweltfaktoren ändern und keine langfristigen Prognosen über die Veränderung des Genotyps zulassen (Waddington 1957, S. 98). In der noch heute üblichen Standard-Definition ($h^2 = \text{Var}(G)/\text{Var}(E)$) bleiben diese und weitere Einflussfaktoren ausgeklammert und die Relativität des Konzeptes wird selten explizit gemacht. Dies steht in einem scharfen Kontrast dazu, dass das statistisch weithin bekannte Phänomen der fehlenden Heritabilität bis heute nicht geklärt (Manolio u. a. 2009; Zuk u. a. 2012).

Waddingtons Kritik wurde später insbesondere von Lewontin bestärkt und erweitert (Lewontin 1974). Noch heute gilt als unentschieden, ob die sog. nicht-additiven Gen-Umwelt-Interaktionen vernachlässigbar sind oder nicht. Tabery zufolge lässt sich bis heute ein grundlegender Streit zwischen Vertretern einer biometrischen (statistischen) Lesart und einer entwicklungsabhängigen (epigenetischen) Lesart der Gen-Umwelt-Interaktionen unterscheiden, die u. a. in der Debatte über die Erblichkeit des Intelligenzquotient eine Schlüsselrolle spielte (Tabery 2007). Sein Fazit lautet, dass die statistische Methode Hinweise auf eine nicht-additive Interaktion von Genom und Umwelt geben kann. Dessen kausale Erklärung muss aber im Rahmen des entwicklungsbiologischen Verständnisses (Hogbens und Waddingtons) untersucht werden. Die Prominenz der statistischen Methode in der genetischen Selektionstheorie hat die Untersuchung der kausalen Zusammenhänge innerhalb der Entwicklung des Individuums erschwert.

5 Genetische und epigenetische Evolution

Über viele Jahrzehnte wurde immer wieder die statistische Perspektive der Population gegen die den einzelnen Organismus betreffenden Prozesse ausgespielt.

Mit der Frage, ob epigenetische Vererbung das statistische Phänomen fehlender Heritabilität zumindest teilweise erklären kann (Slatkin 2009), ist erst vor kurzem eine neue Perspektive eröffnet worden: In der jüngeren Epigenetik zeichnet sich ab, dass die explanatorische Lücke genetischer Vererbung durch die Annahme nicht-genetischer Vererbung geschlossen werden könnte. Aus heutiger Sicht stellt sich die Frage, in welchem Verhältnis epigenetische und andere Formen nicht-genetischer Vererbung selbst zu dem statistischen Konzept der Gen-Umwelt-Interaktionen stehen; eine Frage, die sich Waddington noch nicht stellen konnte, weil er nur einen Typus von (genetischer) Vererbung angenommen hatte. Niemand kann heute bereits genau sagen, wie viele Typen kausaler Interaktionen (z. B. zwischen Vererbungssystemen sowie zwischen Vererbungssystemen und Umwelt) sich hinter den statistischen Parametern von Gen-Umwelt-Interaktion oder fehlender Heritabilität verbergen. Beispielsweise könnten Interaktionen zwischen mehreren Vererbungssystemen sowie zwischen Vererbungssystemen und Umweltveränderungen eine ungeahnte explanatorische Tiefe hinter den statistisch planaren Phänomenen aufweisen. Wir vertrauen noch immer auf die Evidenz von Modellen, die aus der Ära der klassischen Genetik stammen. Während die Populationsgenetik in ihren Anfängen die Forschung beflügelte, hat sie im Laufe der Jahrzehnte eine blockierende Rolle für neue Fragestellungen gespielt. Das Phänomen unerklärlicher Heritabilität ist auch ein Symptom dieses theoretischen Stillstandes.

Einstein merkte einst an: „Probleme kann man niemals mit derselben Denkweise lösen, durch die sie entstanden sind.“ Waddington sah in der klassischen Populationsmathematik eine Denkweise, welche die theoretischen Probleme nicht lösen kann: „There is no need for evolutionary theory to limit its view to those topics which have been successfully formulated in mathematical terms. Nor need one accept [the] suggestion that the mathematically difficult concepts, such as adaptability, are important only ‚in the long view‘; some of them look like being the crux of the matter here and now. It is, perhaps, only if the biologist continues to do his poor best to cope with such problems with the imprecise but subtle tools of ordinary language that the mathematicians will eventually be driven to dissect them with their penetrating but relatively inflexible scalpels.“ (Waddington 1957, S. 103) Bezüglich der Begriffe der genetischen Selektionstheorie argumentiert Waddington darum: „the environment not only determines the selective forces, but also co-operates with the genotype in the specification of the phenotype; and it is on the latter that selection acts, its influence on the genotype being secondary.“ (Waddington 1957, S. 104) Daher wird in Waddingtons epigenetischer Theorie nicht die Selektion der Angepassten, sondern der Anpassungsfähigen zum Thema: „all natural selection is in fact a selection for the ability of the organism to adapt itself to [...] the environment in which it finds itself“ (Waddington 1957, S. 104). In dieser Formulierung wird klar, dass Waddingtons Verständnis natürlicher Selekti-

on sich nicht nur fundamental von einer genetischen Selektionstheorie unterscheidet, sondern Waddington auch Darwins Selektionsdenken auf eine höhere Stufe hebt.

Der selektive Einfluss des Verhalten der Lebewesen auf die Umwelt

Neben der selektiven Bedeutung der Anpassungsfähigkeit der Lebewesen (*an* die Umwelt) diskutiert Waddington auch den selektiven Einfluss der Lebewesen *auf* ihre Umwelt. Waddington betrachtet Phänomene, die heute zum Teil in der evolutionären Spieltheorie und Theorien der sog. „Nischenkonstruktion“ behandelt werden. Die evolutionäre Spieltheorie hat die Relevanz der Verhaltensstrategien von biologischen Individuen für die Populationsdynamik zum Thema gemacht. Die Theorie von der Konstruktion der Nische durch Individuen misst ebenfalls dem Individuum (aber auch der Gruppe) eine Bedeutung bei der Gestaltung seiner Umwelt bei. Waddington diskutiert vor allem die Präferenzen von Tieren für bestimmte Habitate: „Habitat preferences which are correlated with variations in fitness might obviously play an important part in determining the course of natural selection.“ (Waddington 1957, S. 108) Wenn Individuen *nicht* die Habitate wählen, in denen sie die höchste Fitness haben, dann hat dies gravierende Konsequenzen für den Zusammenhang von natürlicher Selektion und biologischer Fitness. Wir können a priori nicht wissen, in welchem Maße polymorphe Populationen auf genetischer Heterogenität und in welchem Maße diese auf Habitat- und anderen Präferenzen der Lebewesen selbst beruhen.

Zur Veranschaulichung des selektiven Einflusses von Verhalten wählte Waddington den Unterschied zwischen Hase und Kaninchen: „If we release a rabbit and a hare - animals which look rather like one another - in the middle of any ordinary piece of country, the rabbit will run to a hedge or bank and take refuge in it, while the hare will set up house somewhere in the middle of an open field. Even within a single species different individuals differ hereditarily in their behaviour; for instance, in their choice, out of a number of alternatives of an environment to live in, or a member of the opposite sex to mate with. Thus the animal's hereditary constitution influences the type of natural selective pressure to which it will be subjected. And then, of course, the natural selection influences the type of heredity which is passed on to the next generation. We are dealing with a feed-back or cybernetic system in which there is nothing that is simply cause or simply effect.“ (Waddington 1961, S. 89)

Waddington hat die Entwicklung der mathematischen Theoriebildung bzgl. des Verhältnisses von Umwelt und Population (mit Rückgriff auf Crow und Kimura) in drei Phasen geteilt: In der ersten Phase wurden deterministische Prozesse behandelt, in denen die Umwelt der evolvierenden Population uniform war. In der zweiten Phase wurden sowohl stochastische Prozesse in der Population wie in der Umwelt einbezogen. In der dritten Phase werden die zirkulären Relatio-

5 Genetische und epigenetische Evolution

nen zwischen Population und Umwelt integriert. In einer schematischen Abbildung thematisiert Waddington Wechselwirkungen von grundsätzlicher Bedeutung (Waddington 1957, S. 107): Die Wahl der Umwelt durch Individuen einer Population, die Modifikation dieser Umwelt durch das Individuum, die Modifikationen der Individuen durch die Umwelt und die Präferenzen der Individuen, sich untereinander entsprechend des gemeinsam belebten Habitats zu paaren, eröffnen ein weites Feld evolutionärer Spielräume. Das Verhalten der Individuen hat einen Einfluss darauf, welche Genotype überhaupt miteinander gekreuzt werden und miteinander im Wettbewerb stehen. Waddingtons Schema deutet implizit sogar an (Waddington 1957, S. 107), dass das Verhalten selbst Einfluss auf die natürliche Variation einer Subpopulation nehmen und damit den Spielraum natürlicher Selektion indirekt beeinflussen kann. Das Verhalten der Individuen kann sowohl die Zufälligkeit der Verteilung von Allelfrequenzen als auch die Zufälligkeit der Kreuzung zwischen Individuen unterlaufen. Die Integration des Verhaltens in den Kern der selektionstheoretischen Argumentation deutet eine Fortsetzung der organischen Selektionstheorie an (siehe 4.3). Die Synthese von selektions- und organisationstheoretischen Überlegungen, die sich schon bei Darwin angedeutet hat, wird fortgesetzt: „Organismic thinking has some contributions to make to evolutionary theory as complement to the atomistic outlook, whether that is put in in terms of simple causation or of random chance.“ (Waddington 1961, S. 98). In dem Entwurf einer „Evolution in vier Dimensionen“ wird das Verhalten ein halbes Jahrhundert später als eine eigene evolutionäre Dimension behandelt (Jablonka u. Lamb 2005). Die Autorinnen greifen Baldwins Idee einer „sozialen Vererbung“ auf und gehen über Waddingtons Epigenetik hinaus.

5.2.4 Das Verhältnis von Populations- und epigenetischer Systemdynamik

Biologische Fitness

Waddington unterscheidet zwischen biologischer Fitness im Verhältnis zur nächsten Generation und biologischer Fitness im Verhältnis zu späteren Generationen. Während das Konzept biologischer Fitness als Fähigkeit Nachwuchs zu erzeugen noch eine kausale Grundlage hat, geht diese im statistischen Fitness-Verständnis verloren: Die Wahrscheinlichkeit, über längere Zeiträume Nachwuchs zu hinterlassen, leistet einen deskriptiven Zugang zu biologischer Fitness. Heute spielt das Konzept biologischer Fitness wenigstens zwei verschiedene Rollen in der Theoriebildung: als ein ökologischer Terminus und als ein mathematischer Terminus (Rosenberg u. Bouchard 2010; Sober 2001).

Die (bei Waddington nur angedeutete) Unterscheidung zwischen Kurz- und Langzeit-Fitness wird bis heute diskutiert: etwa bezüglich der Frage, ob eine mathematisch einheitliche Charakterisierung biologischer Fitness noch möglich ist (Abrams 2009). In aktuellen Versuchen, das Verhältnis von Kurz- und Langzeit-Fitnesseffekten zu bestimmen, wurde vorgeschlagen,

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

Langzeit-Wahrscheinlichkeiten als Grundlage für Kurzzeit-Effekte aufzufassen (Abrams 2009). Ein solcher Perspektivwechsel könnte dabei helfen, die mathematische Kluft zwischen Kurz- und Langzeit-Fitness wieder zu schließen. Diese Rettung des Fitness-Konzeptes hätte jedoch einen hohen Preis: Wenn wir zur Bestimmung der Fitness einer bestimmten Eigenschaft (eines Allels, einer Proteinkonformation, einer physiologischen Besonderheit, etc.) deren langfristigen Effekt zugrunde legen, geben wir den kausalen Erklärungsanspruch an das darwinistische Fitness-Konzept auf. Es wäre dann nicht mehr entscheidend, ob ein bestimmter Organismus in der aktuellen Umwelt überlebt und Nachkommen hat, sondern welche statistischen Chancen für die Eigenschaften selbst bestehen, über längere Zeiträume erhalten bleiben. Dadurch würden Organismen und Eigenschaften explanatorisch getrennt; eine Trennung, die bei Darwin zwar angedeutet, aber nicht durchgeführt ist. Wenn wir den zugrunde gelegten Zeitraum für die Bestimmung der biologischen Fitness maximieren, wird jegliche definier- und messbare Fitness einer jeder Eigenschaft gegen null gehen. Die Frage lautet daher: Wo ziehen wir die (Mess-)Grenzen und welche Aussagen lassen sich aus den jeweils ermittelten Werte ableiten? Waddington plädiert dafür, das Fitness-Konzept auf einzelne Organismen und die Zahl ihrer Nachkommen in der nächsten Generation zu beziehen. Dies ist noch mit Darwins qualitativem Fitness-Konzept vereinbar. Einer Erweiterung des Fitness-Konzeptes auf lange Zeiträume erfordert hingegen eine Diskussion geeigneter Kriterien. Die Referenz auf einzelne Individuen der Population und auf ein bestimmtes Organismus-Umwelt-Verhältnis ist für den intuitiven Zugang zu Darwins Fitness-Konzept entscheidend. Waddington hat in dieser kontroversen Frage eine an Darwin angelehnte Position vertreten, während die heutige Diskussion zu einem statistischen Fitness-Konzept tendiert. Entscheidend ist hierbei, dass wir benennen, welchen explanatorischen Status das jeweils verwendete Fitness-Konzept hat. Angesichts des heutigen Pluralismus an Verständnissen und Modellen biologischer Fitness und der unterschiedlichen explanatorischen Rollen derselben ist biologische Fitness das wohl vieldeutigste aller Konzepte Darwins.

Waddington bezieht sich in seiner Diskussion auf eine von Sewall Wright vorgeschlagene Veranschaulichung der adaptiven Fitness-Landschaft (Wright 1932). Hierbei handelt es sich um eine dreidimensionale Landschaft, bei welcher die horizontale Achse die Fitness beschreibt und die vertikale 2-dimensionale Landschaft verschiedener Genkombinationen darstellt. Formal hat dieses Modell Ähnlichkeiten mit Waddingtons epigenetischer Landschaft, weil ein Prozess als Zeit-Raum dargestellt wird. Beiden Bildern ist gemein, dass die Landschaft eine 3D-Projektion eines n-dimensionalen Raums ist. Waddington kritisiert an Wrights Modell, dass dessen Visualisierung (statistischer) Minima und Maxima der Fitness selbst keiner Dynamik unterliegen. Damit verweist Waddingtons Kritik in eine neue Richtung: Maxima und Minima der Fitness können keine fixierten Werte sein, weswegen wir uns die Fitness-Landschaft selbst dynamisch vorstellen müssen. In aktuellen Modellen ist es sowohl zur Ablehnung der Landschafts-

5 Genetische und epigenetische Evolution

Metapher (Kaplan 2008) als auch neuen Modellen und Visualisierungen hoch-dimensionaler Fitness-Landschaften (McCandlish 2011; Østman u. Adami 2014) gekommen. Fragen zur Dynamik der Fitness-Landschaft sind selbst davon abhängig, mit welcher zeitlichen Auflösung wir Fitness-Werte (im Modell wie in der Empirie) und die Dynamik der Fitness-Landschaft darstellen. Hier lässt sich ein Wettlauf zwischen Prozessen evolutionärer Anpassung und der sich ständig ändernden Fitness-Landschaft erkennen. Sollte sich die evolutionäre Theoriebildung auf das Verhältnis derartiger Dynamiken zwischen Anpassung und Fitness-Landschaft verschieben, wäre die explanatorische Rolle des Fitness-Konzeptes nur noch mühsam mit Darwins Ansatz vereinbar. Ein dynamisiertes Fitnesskonzept dürfte den Fokus vom Verhältnis zwischen Organismus und Umwelt auf das Verhältnis der Veränderungen von Organismen und Umwelt(en) verschieben.

In Auseinandersetzung mit Goldschmidts Thesen zu Unterschieden zwischen mikro- und makroevolutionären Prozessen argumentiert Waddington gegen die Annahme systemischer Mutationen, aber für die Möglichkeit von Diskontinuität in der Fitness-Landschaft. Die Überwindung derselben soll nicht durch plötzliche, systemweite Revolutionen, sondern durch besondere Formen von Selektion erklärt werden. Hier greift Waddington erneut auf die Argumentation Galtons und William Batesons zurück, übersetzt die organische Stabilität aber in die epigenetische Stabilität der Creode. Für Waddington bedeutet die Annahme kleinerer und größerer Sprünge zwischen Populationen, Individuen und Creoden keine Abkehr vom Gradualismus (Waddington 1957, S. 114 f.): Die Kontinuität des evolutionären Prozesses ruft Phänomene der Diskontinuität hervor. Daher kann die Existenz von Fitnessoptima zu bestimmten Zeiten für die Population bedeuten, dass wir Grenzwerte einzelner Eigenschaften annehmen können, deren Überschreiten relativ abrupt zu negativen Folgen für den gesamten Organismus (und seine Überlebenschancen) führt. Derartige „Fitness-Abgründe“ lassen sich nicht auf Basis der Fitnessseffekte einer einzigen Eigenschaft (wie Dicke der Knochen oder Körpergröße) erklären, weil bereits die Änderung einer einzigen Eigenschaft de facto widerstreitende Fitnessseffekte haben kann.

Das Kernargument ist verblüffend einfach: Die einzelne, messbare Eigenschaft kann mit zahlreichen weiteren Eigenschaften assoziiert sein. Mit anderen Worten: Hinter einem Parameter muss kein lineares Ursache-Wirkungs-Verhältnis stehen. Körpergröße ist beispielsweise sowohl ein Indikator für Stärke als auch für Schwerfälligkeit (Waddington 1957, S. 116). Waddington schlägt daher vor zwischen Fitnessoptima zu unterscheiden, die mit und ohne „Konter“-Fitnessseffekte zu erreichen sind. Die Existenz mehrerer, antagonistischer Fitnessseffekte einer bestimmten Eigenschaft führt die Grenzen eines einzigen Parameters der Fitness vor.

Die Bestimmung von Fitnesskurven für bestimmte phänotypische Eigenschaften ist laut Waddington ebenfalls durch pleiotrope Fitness-Effekte erschwert, weil eine reine Fitnesskurve der Veränderung eines bestimmten phänotypischen Parameters durch zahlreiche Nebeneffekte der

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

Veränderung dieses Parameters verändert wird. Waddington unterscheidet zwischen der reinen und der durch die pleiotropen Effekte modifizierten („verfälschten“) Fitnesskurve. Weder ein genotypischer noch ein phänotypischer Parameter unterliegen also direkt natürlicher Selektion, weil wir mit Systemeffekten rechnen und diese in unsere Argumentation einbeziehen müssen.

Die zahlreichen von Waddington angesprochenen Punkte werden heute von verschiedenen Seiten diskutiert. Die pragmatische Forschungspraxis hat einen Umgang mit der Pluralität von Fitness-Konzeptionen gefunden, die an den Umgang mit der Pluralität der Gen-Konzeptionen erinnert. In beiden Fällen steht aber die Einheit dieser Praxis auf einem nur schwach bestimmten, schwankenden theoretischen Boden. Die Kluft zwischen darwinscher Umschreibung, verschiedenen mathematischen Konzeptionen und unterschiedlichem explanatorischen Status wirft die Frage auf, ob diese Forschungspraxis noch überschaubar ist und was genau im jeweiligen Fall gezeigt worden ist. Waddingtons Kritik ist fundamental. Die heutige Forschungspraxis scheint sich mit einem fehlenden Fundament abgefunden zu haben. Das kann man als Beleg für wissenschaftstheoretischen Anarchismus oder Dogmatismus ansehen. Einen Paradigmenwechsel hat Waddington nicht vorgeschlagen. Er schwankt zwischen einer an Darwin orientierten Fitness-Konzeption und einem dynamischen Fitness-Verständnis, das nicht mehr darwinistisch genannt werden sollte. Das Verhältnis von Fitness-Parameter und den biologischen Prozessen, die die biologische Fitness beeinflussen, wird bei Waddington gelockert. Die rekursive Dynamik der Fitnesslandschaft und der Pluralismus an Einflussfaktoren auf diese Dynamik lässt erkennen, dass sich der explanatorische Status biologischer Fitness vom Explanans zum Explanandum verschiebt.

Kanalisation des phänotypischen Optimums

Während das mathematische Verständnis von biologischer Fitness sich deskriptiv auf die Dynamik der gesamten Population bezieht, beleuchtet Waddingtons Konzept der Kanalisation die evolutionäre Rolle des einzelnen, epigenetischen Systems. Dabei ist Kanalisation das Ergebnis eines Zusammenspiels verschiedener Typen von Variabilität: „Evolutionary processes affecting the epigenetic canalisation of the individuals in the population will arise in connection with the effects of both genic and environmental variability. It is advantageous to a population to contain some genic variability to cope with environmental changes and to give the potentiality for evolutionary advance. [...] There will thus be a selective pressure in favour of epigenetic systems which can absorb some genic variation without this producing any phenotypic effects [...] An epigenetic system which is relatively unresponsive to genetic variation must almost inevitably also show considerable stability in the face of environmental variations, since the environmental conditions must usually produce effects on the developing processes similar in kind to those

5 Genetische und epigenetische Evolution

which could be produced by gene alterations.“ (Waddington 1957, S. 122) Kanalisierung ist als eine systemische Pufferung gegen Variationen zu verstehen, wobei sowohl genetische als auch umweltbedingte Variabilität gepuffert wird. Natürliche Selektion und Kanalisierung stehen daher in einer Wechselwirkung.

Bei der Kanalisierung der epigenetischen Landschaft beeinflussen drei Variablen das Maß an Selektion für ein verringertes oder fehlendes Antwortverhalten auf Umweltveränderungen: „(1) the way in which an alteration in the environment causes the developmental end-state to deviate from the optimum; (2) the way in which the optimum changes when the environment is altered; (3) the way in which the selective value is affected as the phenotype varies around the optimum.“ (Waddington 1957, S. 122) Wir haben also drei verschiedene Weisen, auf die Umweltveränderungen mehr oder weniger phänotypische Variation hervorrufen können. Auch diese Fragen sind erst unter der Annahme einer epigenetischen Landschaft sinnvoll stell- und beantwortbar: (1) Wie wird das phänotypische Optimum durch Umweltveränderungen verändert, (2) wie stark weicht das System vom phänotypischen Optimum bei Umweltveränderungen ab und (3) wie stark sind Selektionseffekte bei Variation um das phänotypische Optimum?

Natürliche Selektion kann also wie bereits erwähnt eine kanalisierende Rolle spielen (siehe 5.2.3). Dabei ist zu unterscheiden, ob diese als eine Selektion für die Kanalisierung gegen genetische Variation, gegen umweltbedingte Variation (oder beiderlei) auftritt (Waddington 1957, S. 123). Natürliche Selektion eliminiert nicht einfach genetische oder umweltbedingte Variation, sondern beeinflusst das Maß an genetischer und umweltbedingter Variation im epigenetischen System. Verschiedene Typen von Variation sind also Erscheinungen des epigenetischen Systems. Kanalisierende Selektion nimmt Einfluss auf die verschiedenen Typen von Variation im System. Selektion kann genetische und umweltbedingte Variation nicht linear bestimmen, weil zwischen Variation und Selektion das epigenetische System steht. Die Gleichsetzung von genetischer Varianz und Fitnesszuwachs in Fishers fundamentalem Theorem ist darum unhaltbar. Die genetische Selektionstheorie ignoriert bei der Bewertung der Fitness das epigenetische System. Dadurch wird ununterscheidbar, worauf die Invariabilität des Organismus gegenüber Umweltveränderungen beruht. Natürliche Selektion kann nicht der einzige Faktor sein, der diese Invariabilität beeinflusst. Ebenso wie es eine Selektion für Kanalisierung des epigenetischen Systems geben kann, ist auch eine Selektion für die Anpassungsfähigkeit selbst („adaptability“) möglich. Populationen können dadurch ein Reservoir genetischer Variabilität entwickeln, das eine Voraussetzung für die Bildung eines jeweils optimalen Phänotyps in unterschiedlichen und sich ändernden Situationen ist. Die Anpassungsfähigkeit von Organismen und damit auch die langfristige biologische Fitness der Organismen wird durch derartige Effekte gesteigert.

Waddington diskutiert verschiedene mathematische Repräsentationen kanalisierter Systeme mit Hilfe sog. „Kanalisations-Querschnitte“. Mit Bezug auf die epigenetische Landschaft geht es

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

um Querschnitte durch den dreidimensionalen Graphen, die eine 2-dimensionale Kurve erzeugen. Deren Form repräsentiert u. a. Informationen über die Tendenz des Systems zum Entwicklungspfad zurückzukehren (Waddington 1957, S. 33 f.). Die Intensität dieser Tendenz ist dabei durch Gefälle und Tiefe des Pfades in der Landschaft repräsentiert (Waddington 1957, S. 34). Das Interessante an diesen Darstellungen ist nicht nur der quantitative Einschlag der Darstellungen, sondern auch die konzeptuelle Nähe dieser Darstellungen zu den Verteilungen phänotypischer Merkmale in Populationen. Waddington ersetzt die Häufigkeit eines Merkmals in der Population durch den Wert eines bestimmten system-intrinsischen oder -extrinsischen Parameters. Der Mittelwert des phänotypischen Parameters einer Population wird durch den Normalwert des Wildtyps ersetzt. Die beiden Extreme der Kanalisation sind durch flache (U-förmige) und spitze (V-förmige) Täler bezeichnet, d.h. dadurch, wie schnell Abweichungen vom Normalwert mit starken Veränderungen eines intrinsischen oder extrinsischen Parameters einhergehen. Von diesen idealen Fällen ausgehend lassen sich viele (auch asymmetrische) Kurven vorstellen, deren genaue Bestimmung empirisch erfolgen muss (Waddington 1957, S. 128). An einfachen Beispielen wie dem Unterschied zwischen gleich- und wechselwarmen Tieren macht Waddington plausibel, welche große explanatorische Bedeutung die Form dieser Kanalisations-Kurven haben kann.

Waddingtons Beispiele sind noch vereinfacht. An der Kanalisierung der epigenetischen Landschaft müssen eine Vielzahl von Genen beteiligt sein. Die epistatischen Gen-Gen-Interaktionen spielen dabei eine entscheidende Rolle. Wie sich das epigenetische System „in der Nähe“ eines phänotypischen Optimums verhält, ist davon zu unterscheiden, wie das epigenetische System dieses Verhalten erzeugt. Diese Unterscheidung wird in einer genetischen Perspektive auf die Ontogenese notorisch unterschätzt, ignoriert oder ist noch nicht einmal denkbar. Im Sinne Waddingtons können wir also schließen: Nur dann, wenn wir bestimmte epigenetische Systemeigenschaften einfach mit der (Epi-)Genese dieser Eigenschaften gleichsetzen und das phänotypische Optimum als direkte Eigenschaft eines Gens auffassen, können wir zu Kurzschlüssen kommen, die sich noch heute einer gewissen Beliebtheit erfreuen.

Wechselwirkungen zwischen natürlicher Selektion und epigenetischem System

Wie wirken nun also das epigenetische System und natürliche Selektion zusammen? Fisher hat bis zuletzt die Ansicht vertreten, dass die Erfolge des Mendelismus und insbesondere die „partikuläre“ Natur der Vererbung die endgültige Antwort zu Fragen der natürlichen Variation gegeben hat. Für Waddington und Darwin hingegen war klar, dass natürliche Variation sowohl innerhalb des Systems als auch der Umwelt, in der Interaktion zwischen diesen und unter Mitwirken natürlicher Selektion erklärt werden muss. Es kann nicht genug betont werden, dass sowohl Darwin

5 Genetische und epigenetische Evolution

als auch Waddington diesbezüglich in Opposition zur genetischen Selektionstheorie Fishers stehen. Für Fisher ist natürliche Variation zufällig verteilt, während für Darwin und Waddington natürliche Variation bei weitem nicht nur ein Zufallsprodukt ist. Diese Zufälligkeit der Variation ist in Fishers Statistik gesetzt. Mit Darwin und Waddington können wir dieser Annahme entgegen halten, dass eine zufällige Verteilung eines Parameters in einer Population allenfalls die Null-Hypothese darstellt. Die Abweichung von dieser Verteilung können wir nicht alleine mit Selektionseffekten erklären wie in der genetischen Selektionstheorie. Der statistische Zugang verschleiert die biologischen Prozesse hinter den Phänomenen und schreibt implizite Annahmen zur Natur der Gene in die statistische Beschreibung selbst sein. Fishers Normalisierung natürlicher Variation muss in einer epigenetischen Systemtheorie re-kontextualisiert werden. Bei Waddington sind System und Umwelt selbst daran beteiligt, natürliche Variation zu justieren.

Dies ist ein weiteres Beispiel dafür, wie die epigenetische Evolutionstheorie über die genetische hinausgeht. Ob wir es wirklich nur mit einer Erweiterung zu tun haben, hängt davon ab, worauf wir Waddingtons Argumentation beziehen: auf Darwin oder Fisher? Gegenüber Fisher handelt es sich um einen eindeutigen Bruch, weil natürliche Variation nicht mehr einfach als gegeben angesehen wird, sondern einige Aspekte derselben selbst durch Systemdynamik und Umwelteinflüsse erklärt werden sollen. Das führt automatisch zu einer Relativierung *und* Aufwertung der Bedeutung natürlicher Selektion: In einer epigenetischen Systemtheorie gibt es mehr Aspekte, die wir unter dem Einfluss natürlicher Selektion beschreiben können, aber es gibt auch mehr Einfluss des epigenetischen Systems selbst auf dessen Eigenschaften. Das epigenetische System kann die Blindheit natürlicher Selektion also partiell aufheben. Gegenüber Darwin hingegen ist dies noch als eine Erweiterung zu verstehen, weil Darwin diese Fragen (u. a. noch mit Rückgriff auf Blumenbach oder Goethe) ebenfalls beschäftigt haben. Waddington erweitert Darwins Selektionsdenken auf das gesamte epigenetische System. Nur aus einer radikal genetischen Sichtweise ist diese Erweiterung als eine Degradierung zu verstehen. Gleichwohl unterliegt das epigenetische System nicht in einem einfachen Sinne der Wirkung natürlicher Selektion. Die Allmacht der Selektion gibt es bei Darwin und Waddington nicht.

Waddington benennt fünf Faktoren, welche die Populationsstruktur beeinflussen:

- die aktuelle und potentielle Variabilität der Umwelt (die keinen uniformen Hintergrund für die Population darstellt),
- den direkten Einfluss der Umwelt auf den Phänotyp,
- die Verteilung der Genfrequenzen,

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

- den Grad und Typ der Kanalisation zahlreicher Systemeigenschaften (insbesondere deren Einfluss auf das Maß an verborgener genetischer Variation) und
- das Maß an selektiven Nachteilen bei Abweichungen vom optimalen Phänotyp.

Interessant an diesen Faktoren ist, dass Waddington indirekte Effekte innerhalb und außerhalb des Systems in sein Modell einbezieht: sowohl Umwelteigenschaften, die für eine Population akut keine Relevanz haben, aber durch reale Veränderungen haben können, als auch Systemeigenschaften (wie das Maß an verborgener genetischer Variation), die nicht akut, aber im Falle von realen Veränderungen einen Beitrag zum Phänotyp leisten werden. Darüber hinaus bezieht Waddington auch die Dosis und nicht die bloße An- oder Abwesenheit bestimmter Gene mit ein. Viele Überlegungen Waddingtons sind heute molekularbiologischen Erklärungen zugänglich. Die Bedeutung verborgener Variation (Gibson u. Dworkin 2004) und deren epigenetischer Kontrolle (True u. a. 2004) sind heute viel diskutierte Konzepte. Waddingtons Integration dieser und anderer Faktoren in eine epigenetische System- und Evolutionstheorie ist noch heute visionär. Wir verstehen heute noch wenig, welche kurz-, mittel- und langfristigen Effekte die Interaktionen zwischen den eben genannten Faktoren auf die Populationsdynamik haben können. Hinter diesen verbergen sich interaktive Prozesse, die weitere Eigendynamiken aufweisen können. Die Populationsdynamik stellt uns noch heute noch vor Herausforderungen wie zu Waddingtons Zeiten: „It is clear that, on this basis, the population has too complex a structure to be amenable to a priori argument. [...] The only sure guide is the empirical test of experiment.“ (Waddington 1957, S. 136)

Manche Szenarien, die Waddington diskutiert, werden auf epigenetische Mechanismen (im heutigen Sinne) zurückgreifen müssen, um das Maß an Adaptabilität und Responsivität des epigenetischen Systems zu erklären, das Waddington unterstellt. Beispielsweise benennt Waddington alternative Effekte, die Umweltvariationen auf die Form der epigenetischen Landschaft haben können: Entwicklungspfade können sich vertiefen, wenn eine Zunahme an Umweltvariation das System schädigt, aber auch verflachen, wenn das System sich an Umweltvariation anpassen kann (Waddington 1957, S. 136). In welchem Maße Selektionseffekte auf das System einwirken, ist wiederum davon abhängig, in welchem Maße Fitnessseffekte sich auf die Form der Kanalisation auswirken (Waddington 1957, S. 137). Es ist also möglich, dass bestimmte Aspekte des epigenetischen Systems durch natürliche Selektion nicht verändert werden können. Darüber hinaus weist Waddington auf die Schwierigkeit hin, verschiedene Maße für Variation miteinander zu vergleichen (Waddington 1957, S. 138), weil diese seinen Annahmen folgend verschiedenen Typen von Einflüssen unterliegen. Die Ausprägung der Kanalisation des epigenetischen Systems könnte ein verlässlicherer Indikator sein als das Maß an natürlicher Variation (Waddington 1957, S. 139).

5 Genetische und epigenetische Evolution

In vielen populationsgenetischen Modellen und Untersuchungen haben wir es mit unentscheidbaren Phänomenen zu tun. Auch Untersuchungen zu natürlicher und künstlicher Selektion sind darauf zu prüfen, ob wir Veränderungen der Populationsstruktur als Effekte natürlicher Selektion, der System-Adaptabilität oder kombinierter Effekte systeminterner und -externer Dynamiken auffassen müssen. Klassische Befunde natürlicher Selektion können sich als Beispiele für die Responsivität des epigenetischen Systems herausstellen. In der Regel ist zu erwarten, dass Selektionseffekte andere Effekte verstärken, ihnen aber auch entgegen wirken können. Noch heute ist unklar, wie wir diese Komplexität theoretisch und empirisch meistern sollen. Angesichts unseres Wissens über genetische und epigenetische Mechanismen molekularer Systeme und deren Integration durch Feedback-Effekte betreffen diese Wechselwirkungen die Grundlagen der Populationsdynamik.

5.2.5 Das Überleben der Anpassungsfähigen

Wie sich aus dem Konzept der epigenetischen Landschaft ergibt, macht Waddington einen Unterschied zwischen dem Prozess der Anpassung und dem Endpunkt eines solchen Prozesses: „The word [adaptation] is in fact used in two different senses; for a structure or function which is appropriate to some particular set of conditions [...] or for the process by which such a structure or function comes into existence.“ (Waddington 1957, S. 145) Diese Uneindeutigkeit des Ausdrucks lässt sich bis Darwin zurückverfolgen und hat sich bis heute gehalten. Vorläufige Endpunkte der Anpassung lassen sich dabei leichter untersuchen als der Anpassungsprozess selbst: „It is perhaps unfortunate that our methods of observation make it much easier to examine the static and anatomical adaptations than the perhaps more fundamental physiological adaptabilities. But so it is.“ (Waddington 1957, S. 146) Die universelle Gültigkeit, die Darwin dem Selektionsprinzip zuschrieb, beruhte auf einem Anpassungsbegriff, in dem Prozess *und* Produkt der Anpassung gemeint waren. Bereits vorliegende Anpassungen lassen sich immer durch eine Reihe von hypothetischen Anpassungsszenarien erklären. Der Unterschied ist evolutionstheoretisch von zentraler Bedeutung und betrifft die explanatorische Rolle natürlicher Selektion. Mit Waddingtons Unterscheidung wird klar, dass es sowohl eine Selektion bestimmter Anpassungen geben kann als auch eine Selektion, die zur Entstehung einer Anpassung beitragen. Darwin hat sich auf beide Selektionseffekte bezogen, denn nur so lässt sich die Entstehung und Etablierung einer Anpassung an veränderte Umweltbedingungen erklären. Auch für alternative, nicht rein selektionstheoretische Erklärungen von Anpassungen ist die Unterscheidung von großer Bedeutung.

Zum Verständnis der Entstehung neuer Anpassungen ist zudem der Unterschied zwischen bereits existierenden Anpassungen, Anpassungsmöglichkeiten und der Anpassungsfähigkeit von

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

Bedeutung. Die Fähigkeit zur Anpassung muss also auf etwas beruhen, das bereits gegeben ist, bevor die Anpassung erfolgt: Anpassungsmöglichkeiten, die mehr oder weniger rasch realisiert werden können. Dies gilt selbst aus Sicht der genetischen Selektionstheorie, weil die Existenz vorhandener, genetischer Variation, sowie die Möglichkeit und Realisierung neuer genetischer Rekombinationen/Mutationen eine notwendige Voraussetzung für die Anpassungsfähigkeit sind. Aus epigenetischer Perspektive fragt sich, ob es weitere Faktoren gibt, welche die Anpassungsfähigkeit bedingen bzw. erhöhen. In der genetischen Selektionstheorie hat das System selbst keinen Einfluss auf die Voraussetzungen der Anpassungsfähigkeit, weil vorhandene und neu entstehende Variation für das System nicht steuer- und auch nicht kalkulierbar sind. Dasselbe gilt auch für die Umweltvariationen. In diesem Sinne ist das System in der genetischen Selektionstheorie den internen Veränderungen *und* den Umweltveränderungen ausgeliefert. Diese Ohnmacht des Systems hatte schon Romanes bei der Diskussion des Neodarwinismus in Frage gestellt, als er etwas lakonisch anmerkte, der Organismus müsse immerzu warten (siehe 4.3.2). In dem evolutionstheoretischen Fatalismus liegt auch ein Keim für die Entstehung von Sozialdarwinismus, Eugenik und Rassismus. Kernannahmen der modernen Synthese laufen darauf hinaus, dass Evolution ein Prozess der Veränderung der Population ist, bei dem die Individuen der Population keinen Einfluss auf diesen Prozess nehmen können.

Bei Waddington sind Organismen integrierte Systeme. Deren Integration ist die notwendige Voraussetzung dafür, dass Systeme nicht nur „passen“, sondern sich auch anpassen können. Die Frage ist, *wie* sie sich anpassen. Davon unabhängig ist klar: Anpassung kann scheitern, Anpassungen können verbessert werden und gelungene Anpassungen haben nicht nur positive Folgen. Veränderungen der Anpassungsfähigkeit haben Folgen. Tiere können ihre Umwelt durch Wanderung verändern und sind dafür nicht auf Fortpflanzung angewiesen (wie die meisten Pflanzen): Sie *sind* dadurch in einem höheren Maße anpassungsfähig, *müssen* aber auch in einem höheren Maße anpassungsfähig sein. Erhöhte Freiheitsgrade korrespondieren mit erhöhten Anpassungsgraden. Die Vorteile neu erobelter Freiheitsgrade werden nach einer Weile durch neue Herausforderungen kompensiert. Neue Gleichgewichte entstehen, das Rad der Naturgeschichte kann aber nicht mehr zurückgedreht werden. Prozesse der Eröffnung und Erschließung neuer Handlungsräume leisten einen wichtigen Beitrag zur Erklärung von Irreversibilität und Direktionalität evolutionärer Veränderungen.

Wie also erklärt Waddington Anpassungen und Anpassungsfähigkeit? Zur Beantwortung dieser Frage haben wir erneut verschiedene Zeitskalen in Betracht zu ziehen: „It is important to realise that in considering evolution we have to deal with changes which take place on a number of different time scales, and that we may wish to discuss adaptations and adaptabilities at each of those levels. We can, for instance, conceive of a physiological adaptability which is developed as a result of an epigenetic adaptability which itself has been evolved as a consequence of gene-

5 Genetische und epigenetische Evolution

tic adaptability.“ (Waddington 1957, S. 146) Das Szenario einer Kaskade von Anpassungen auf verschiedenen zeitlichen Skalen hat eine enorme explanatorische Reichweite und präfiguriert die heutigen Diskussionen zu mehreren Ebenen von Variation, Selektion und Vererbung und deren Wechselwirkungen.

Die Existenz verschiedener Dimensionen der Organisation erfordert nicht nur die Möglichkeit, sondern auch die Kontrolle der Vermittlung zwischen diesen Dimensionen. Waddington diskutiert ein kybernetisches Szenario zur Pufferfunktion eines Faktors X. Ein solcher Faktor soll ermöglichen, dass umweltbedingte Veränderungen in kausal verknüpften Systemkomponenten keine direkten Effekte zeigen. Heute sind Systemkomponenten vorstellbar, die derartige „Pufferungen“ gegen Umwelteinflüsse ermöglichen: Direkte oder indirekte Formen der Rückkopplung könnten auf einer systemintrinsic Kommunikation von Systemparametern basieren und die Aufgabe der von Waddington vermuteten Faktoren erfüllen. Innerhalb des Systems müssen dazu Informationen über Veränderungen des Systems repräsentiert und weitergegeben werden können. Epigenetische Mechanismen könnten bei der Vermittlung solcher Informationen beteiligt sein. Daran beteiligte Faktoren könnten auch unabhängig von anderen Systemkomponenten (also „partikulär“) vererbt werden. In einem solchen Modell gewinnt Waddingtons folgende Feststellung eine noch größere Bedeutung: „All one can say [...] is that its operation can be improved by natural selection“ (Waddington 1957, S. 147). Womöglich ist der von Waddington diskutierte Faktor X also selbst ein Teil des epigenetischen Vererbungssystems ist.

Ein epigenetischer Faktor kann auch ermöglichen, dass natürliche Selektion zwischen Flexibilität und Kanalisierung verschiedener Komponenten vermittelt: „In organisms which live in fluctuating environments, as they all do, natural selection has to try to find a compromise between canalisation of each separate component, and flexibility combined with correlation of a kind which result in developmental adaptability.“ (Waddington 1957, S. 150) In Systemen mit mehreren Ebenen der Selbstorganisation sind mehrere Ebenen der Vermittlung denkbar. Anpassungsfähigkeit kann sowohl Stabilität als auch Flexibilität erfordern. Ein integriertes System benötigt Faktoren, die derartige Systemeigenschaften unabhängig voneinander modulieren.

Waddingtons Erweiterungen und Differenzierungen des Anpassungskonzepts ermöglichen, neue Bezüge zwischen der epigenetischen und der evolutionären Dimension seiner Theoriebildung herzustellen. In Diskussionen zur organischen Selektion ist dieser Schritt vorbereitet (siehe 4.3.4). Zu Waddingtons Zeit standen praktisch keine molekularen Erklärungen zur Verfügung, um die genaue Wirkungsweise dieser Konzepte zu erklären. In der genetischen Evolutionstheorie wird die Anpassungsfähigkeit des Organismus direkt durch das Zusammenspiel von Variation und Selektion erklärt. In der epigenetischen Evolutionstheorie wird dieses Zusammenspiel durch das System beeinflussbar und erlaubt eine Synergie von Selektion und Organismus für die Evolution der Anpassungsfähigkeit.

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

Waddington differenziert drei verschiedene Typen von Anpassung (Waddington 1957, S. 150-162), um die Möglichkeit (und Bedeutung) der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ differenzierter diskutieren zu können. Direkte Anpassungen an die externe Umwelt (wie bspw. Muskelwachstum in Reaktion auf muskuläre Belastung) nennt er „exogene Anpassungen“ und die Fähigkeit diese hervorzurufen „Anpassungsfähigkeit“. „Pseudo-exogene Anpassungen“ lassen sich hingegen auf Vererbung zurückführen und sind von der Umwelt allenfalls aktiviert. Daneben unterscheidet Waddington „endogene Anpassungen“, die nicht als direkte Antwort auf Umwelteinflüsse oder Verhaltensweisen erklärbar sind.

Endogene Anpassungen werden aus Mangel an Alternativen mit der zufälligen Entstehung günstiger Mutationen erklärt (Waddington 1957, S. 152). Am Beispiel des Auges erläutert Waddington, dass bestimmte Anpassungen (wie die Transparenz der Hornhaut) mit Rückgriff auf die Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen Komponenten des fertigen wie auch des sich entwickelnden Auges zu betrachten sind: „All the various parts of the eye, which can function effectively only if they have the correct relations with one another, are interdependent during their development.“ (Waddington 1957, S. 153) Waddington spricht Phänomene an, die Darwin unter dem Begriff der Wachstumskorrelationen behandelt hatte (siehe 4.2.2).

Durch einen Perspektivwechsel sind endogene Anpassungen mit exogenen Anpassungen vergleichbar: Die eine Systemkomponente kann für die andere Komponente einen externen Faktor darstellen (Waddington 1957, S. 154). Implizit legt Waddington also nahe, dass endogene und exogene Anpassungsmechanismen ähnlicher sein könnten als wir zunächst vermuten würden. Im Hintergrund steht die Frage, wie stark Systemkomponenten miteinander wechselwirken bzw. wie unabhängig voneinander diese agieren. Die Nähe zwischen exogenen und endogenen Anpassungsmechanismen wird erkennbar, weil Waddington den Unterschied zwischen System und Nicht-System relativiert. Daraus folgt, dass wir Anpassungsphänomene nicht notwendig als Anpassungsleistungen des gesamten Systems beschreiben müssen, sondern uns auch auf Systemteile fokussieren können. Eine Theorie der epigenetischen Anpassung ist nicht auf einen naiven Holismus beschränkt.

Bei der Erklärung exogener Anpassungen verweist Waddington erneut auf widerstreitende Herausforderungen natürlicher Selektion in ihrer Wirkung auf die epigenetische Landschaft: „A mere failure to evolve a narrow canalisation would not suffice to ensure that physiological homeostasis would be achieved. Evolution has a much more ticklish task – to tighten canalisation against deleterious changes and loosen it in favour of adaptive ones. Is it plausible to credit natural selection with the power to do this effectively?“ (Waddington 1957, S. 158) Waddington fragt also: (Wie) kann natürliche Selektion zugleich robuste und adaptive Systeme erzeugen? Waddington wird bei dieser Frage sehr vorsichtig; die Frage ist alles andere als eindeutig zu beant-

5 Genetische und epigenetische Evolution

worten. Er hält eine Rolle natürlicher Selektion in Kombination mit dem Antwortverhalten des epigenetischen Systems auf Umweltveränderungen auf jeden Fall für denkbar: Umweltveränderungen können etwa die Populationsstruktur verändern, weil die Individuen der Populationen unterschiedlich auf diese reagieren. In einem nächsten Schritt kann es auch zu einer Selektion zwischen den unterschiedlich reagierenden Individuen kommen. In einem solchen Falle kann die Umwelt neue Variation erzeugen, die dann natürlicher Selektion zugänglich wird. Dennoch ist Waddington sich nicht sicher, ob diese Selektionseffekte ausreichen, um exogene Anpassungen zu erklären: „one is tempted to feel that there may be something more behind the scenes. Is there some general principle operating in all these very diverse situations [of exogeneous adaptation]?“ (Waddington 1957, S. 159) Waddington lässt offen, ob nicht auch in diesen Fällen bereits systeminterne Effekte zu Anpassungen im Laufe der Entwicklung der Individuen führen, bevor natürliche Selektion überhaupt greifen kann.

Bei der Diskussion pseudo-exogener Anpassungen kommt Waddington auf Befunde zu sprechen, in denen sich herausstellte, dass Anpassungen an Umweltveränderungen teilweise oder vollständig genetisch verursacht waren. In diesen Fällen ist zunächst unklar, ob wir es mit einer glücklichen Fügung zu tun haben oder mit einem Echo vorangehender Anpassung. Aus heutiger Sicht könnte sich hinter diesen Anpassungseffekten eine Kombination von genetischen und epigenetischen Prozessen verbergen, die in vorangehenden Generationen bereits abgelaufen sind. Bemerkenswerterweise haben wir es hier mit einer instantanen Fähigkeit zur Anpassung zu tun, ohne dass Selektion eine Rolle spielt. Entweder sehen wir eine solche Fähigkeit in toto als zufällig an oder wir müssen eine unbekannte Vorgeschichte vermuten. Auch klassische Beispiele wie der bereits erwähnte Industrie-Melanismus könnten auf solche Voranpassungen zurückzuführen sein, selbst wenn bestimmte Mutationen diese stabilisieren. Die Adaptabilität der Flügelfarbe gehört schließlich nicht zu einer evolutionären Neuerung des 19. Jahrhunderts. Eine solche Vorgeschichte muss jedenfalls erklären können, wie es zu einer plötzlichen, spezifischen Anpassung kommen kann. Diese Spezifität ist nur vorstellbar, wenn es eine systeminterne Relation zwischen Umwelteinfluss und Reaktion des Systems gibt. Diese Relation muss entweder neu entstehen oder bereits angelegt sein und abgerufen werden. Derartige pseudo-exogene Anpassungen mindern die explanatorische Rolle zufälliger Mutationen. Es ist zu vermuten, dass die vorhandene genetische Variation, die vorhandene epigenetische Variation und eine Aktivierung genomischer Informationen diesen Typ von Anpassungen wesentlich besser erklären können, auch wenn eine glückliche Mutation nicht auszuschließen ist. Auch eine Kombination der eben genannten Ressourcen und Prozesse ist plausibel: Anpassungsfähigkeit ist nicht monokausal zu erklären.

Sog. Voranpassungen bzw. pseudo-exogene Anpassungen könnten auch auf einer strukturellen Ähnlichkeit zwischen Immunsystem und epigenetischem System auf zellulärer Ebene beru-

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

hen. Die Weitergabe von epigenetischen Markern könnte (analog zu den Antikörpern des Immunsystems) Teil einer epigenetischen Erinnerung werden, die später wieder abgerufen wird. Es ist eine von mehreren plausiblen Optionen, dass scheinbare Belege eines direkten Erwerbs adaptiver Eigenschaften sich auf den Wiederaufruf früherer Anpassungen zurückführen lassen. Vermeintlich lamarckistische könnten sich dann als semiotische Eigenschaften des Organismus herausstellen (siehe 5.3.4).

Waddington erklärt pseudo-exogene Anpassungen mit dem Konzept der sog. genetischen Assimilation (Waddington 1957, S. 162 ff.). Ausgehend von von den pseudo-exogenen Anpassungen stellt Waddington die Frage: Wie ist eine Kanalisierung der epigenetischen Landschaft entstanden? Er nimmt zur Erklärung pseudo-exogener Anpassungen eine bereits vorliegende Kanalisierung der epigenetischen Landschaft an. Waddington wendet erneut ein Gedankenexperiment an: Eine bestimmte Population P1 gelangt von Umwelt A in Umwelt B, passt sich an diese in irgendeiner Weise an, und lässt sich zunächst nicht von einer Population P2 unterscheiden, die in Umwelt A verblieben ist (Waddington 1957, S. 163 f.). Wenn die Individuen der Populationen P1 wieder in Umwelt A wandern, sehen wir einen Unterschied zwischen Individuen von Population P1 und P2: Die epigenetische Landschaft der Individuen aus P1 wurde in irgendeiner Weise kanalisiert. Aber wie? „The phenomenon of pseudo-exogenous adaptation is essentially one in which the genetic constitution imposes a limitation on the degree to which the phenotype responds to environmental change.“ (Waddington 1957, S. 164)

Waddington vermeidet jene Art von Erklärung, die so viel nachvollziehbare Skepsis gegenüber der Vererbung erworbener Eigenschaften weckt: eine Umweltwirkung auf den Organismus, die eine Anpassung direkt induziert. Es gibt Gründe anzunehmen, dass schon Lamarck eine solche Art von direkter Wirkung abgelehnt hat (siehe 4.1). Diskussionen zur Vererbung erworbener Eigenschaften haben sich mit der Bejahung oder Verneinung einer direkten Induktion beschäftigt und die Frage nach dem „Erwerb“ neuer Eigenschaften vernachlässigt. Eine einfache Überlegung zeigt, dass wir nicht in einen sinnvollen Zwist kommen können, wenn wir unsere Begriffe klären. Die Möglichkeit oder Unmöglichkeit einer direkten Induktion neuer Eigenschaften wird zu einem Pseudoproblem, wenn wir uns folgendes klar machen: Entweder dem Organismus steht bereits ein Antwortverhalten auf einen bestimmten Umwelteinfluss zur Verfügung und er zeigt dieses (mit Notwendigkeit oder einer bestimmten Wahrscheinlichkeit) oder dem Organismus steht ein Antwortverhalten auf einen bestimmten Umwelteinfluss nicht zur Verfügung. Steht ein Antwortverhalten zur Verfügung, hat die Umwelt keine Veränderung bewirkt, sondern nur hervorgerufen. Steht dem Organismus noch kein Antwortverhalten zur Verfügung, hat die Umwelt ebenfalls keine adaptive Veränderung bewirkt. Sollte es im Laufe der Zeit zur Entwicklung eines Antwortverhaltens kommen, ist dies nicht alleine auf die direkte Wirkung der Umwelt zurückzuführen. Waddington schließt eine Vererbung erworbener Eigenschaften also

5 Genetische und epigenetische Evolution

nicht aus, sondern verweist auf die unsichtbaren Voranpassungen der epigenetischen Landschaft zur Erklärung eines vermeintlichen spontanen Erwerbs adaptiver Eigenschaften und die zahlreichen Rückkopplungen zwischen System, Umwelt und Selektion. Die Möglichkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften hängt also entscheidend davon ab, was wir unter der Umwelt und ihrem Einfluss auf den Organismus und die Population verstehen. Wir müssten eine Absicht in den Umwelteinflüssen unterstellen, wollten wir eine direkte Induktion von Anpassungen durch die Umwelt unterstellen. Der Organismus wäre Umwelteinflüssen derart unterworfen, dass er sich diesen immerzu anpasst. Eine solche universelle Plastizität der Epigenese ist unplausibel und wäre in vielen Situationen sofort oder nach kurzer Zeit nachteilig. Dies spricht aber weder gegen die Vererbung *erworbener* Eigenschaften noch gegen natürliche *Selektion* erworbener Eigenschaften.

Waddington diskutiert vor allem zwei Erklärungen, wie Umweltveränderungen den Erwerb von neuen Eigenschaften in der Population ermöglichen: organische Selektion und genetische Assimilation. Simpson hatte organische Selektion als einen dreischrittigen Prozess beschrieben (Waddington 1957, S. 164):

1. Organismus-Umwelt-Interaktionen rufen nicht-erbliche Anpassungen hervor.
2. Genetische Faktoren rufen entsprechende Eigenschaften in der Population hervor.
3. Die Frequenz der genetischen Faktoren nimmt mittels natürlicher Selektion zu.

Waddington fragt: Wie hängen die Schritte (1) und (2) zusammen? Die Diskussion des Baldwin-Effekts durch die modernen Evolutionstheoretiker lässt die Frage offen: „according to both Simpson and Huxley, the theory of ‚organic selection‘ still leaves the actual nature of the adaptive changes produced to the operation of either random mutations or Lamarckism.“ (Waddington 1957, S. 164) Der sog. Baldwin-Effekt stellt den Grenzfall der genetischen Evolutionstheorie dar: Während manche (wie Morgan, Huxley, Simpson) sie noch für vereinbar mit der modernen Synthese hielten, haben andere (wie Mayr) diese abgelehnt. In allen Fällen kam es jedoch zu einer verzerrten Rezeption der organischen Selektionstheorie von Baldwin, Morgan und Osborn. Die Hypothese einer sozialen Vererbung wird nicht in Erwägung gezogen, die direktionale Rolle der Ontogenese für die phylogenetische Entwicklung ausgeschlossen und der Mechanismus auf dem Boden einer genetisch determinierten Epigenese betrachtet (siehe 4.3.4).

Heute wird der Baldwin-Effekt vermehrt als Beleg für epigenetische Vererbungseffekte genannt, was so lange voreilig erscheinen muss, bis Klarheit über die möglichen Erklärungen besteht. Für eine solche Klärung ist Waddingtons Betrachtung sehr hilfreich. Aus seiner Sicht wird die Rolle der Umwelt in Simpsons Modell der organischen Selektion zu sehr vereinfacht:

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

„It is more realistic to envisage these phenomena as the selection, not of genes whose effects, though not modified by the environment, happen to be parallel to the direct adaptations, but rather of factors which control the capacity for response to environment.“ (Waddington 1957, S. 166) Waddington verweist auf die Parallele zwischen den nicht-erblichen Umwelthanpassungen und der Selektion erblicher genetischer Faktoren, die denselben Effekt haben. Die beiden Sphären (ontogenetische Anpassung und phylogenetische Vererbung) sind aber in der genetischen Evolutionstheorie unvermittelt; die neodarwinistische Maxime hat sich in der genetischen Evolutionstheorie durchgesetzt. Genotyp und Phänotyp stellen daher in der modernen Synthese einen biologischen Dualismus dar, für den sich eine ähnliche Problematik wie für den Substanz-Dualismus bei Descartes ergibt: Sind diese beiden Welten wirklich unvermittelt? Oder sind sie doch vermittelt? Und wenn ja, wie? Simpsons Modell der „organischen Selektion“ kann als ein Wiedergänger von der Lehre des Occasionalismus gelesen werden. In beiden Fällen wurde eine Parallelität zweier getrennter Sphären behauptet, ohne dass es eine direkte Vermittlung zwischen den Welten gäbe. Das Dilemma des Occasionalismus scheint also auch das Dilemma der genetischen Evolutionstheorie zu sein: Die Vermittlung kann nicht kausal erklärt werden. Analog zu Leibniz' prästabiliert Harmonie ist die genetische Evolutionstheorie auf eine nachträglich stabilisierende Harmonie durch genetische Mutationen angewiesen. Im Wiedergänger des alten Leib-Seele-Problems spielt die Koinzidenz eine entscheidende Rolle: Die richtige Mutation zur richtigen Zeit soll rein zufällig sein. Diese Problemstellung ist uns im Laufe dieser Untersuchung in unterschiedlichem Gewand begegnet. Der Zufall spielt eine harmonisierende Rolle, um das Ungleichgewicht zwischen Ontogenese und Phylogenese auszugleichen. Woher nehmen wir die Gewissheit, dass der Zufall diese explanatorische Aufgabe erfüllen kann? Warum verzichten wir auf eine kausale Erklärung, wie sie Darwin gefordert hat?

Mit dem Modell der epigenetischen Landschaft, das den Dualismus von Genotyp und Phänotyp aufhebt, kann Waddington dieses Problem anders behandeln: „If the selection is for the capacity to respond adaptively to the environment, it will mould the epigenetic landscape into a new form, in which this response is facilitated and perhaps adjusted so as to reach the most favourable end-result. There then be two ways in which genetic fixation of the originally acquired adaptive character may take place. Either a gene-mutation occurs which suffices to direct development into the channel which has been prepared for it; or the remodelling of the epigenetic landscape goes so far that what was initially the side-valley, reached over a threshold, becomes the most easy path of change, so that one cannot point to any particular genes as being responsible for switching development into it.“ (Waddington 1957, S. 166) Die Umwelt spielt nicht nur eine selektive Rolle, sondern ist bei der Erzeugung von Anpassungen selbst beteiligt. Genetische Assimilation ist derjenige Prozess, bei dem exogene Anpassungen zu pseudo-exogenen Anpassungen konvertiert werden: „the ‚acquired character‘ becomes genetically assimilated“

5 Genetische und epigenetische Evolution

(Waddington 1957, S. 168).

Wir sind daran gewöhnt, der Umwelt und der Anpassungsfähigkeit des Organismus wenig explanatorisches Gewicht zu geben. Daher scheint es so, als behaupte Waddington nun doch eine direkte Induktion adaptiver Merkmale durch die Umwelt. Die Anpassungen des Organismus und die genetische Assimilation der Anpassungen sind aber zwei verschiedene Schritte und können durch natürliche Selektion beeinflusst werden. Waddington beschreibt also keine lineare, unbeeinflussbare Kausalkette von Umweltveränderungen zu genetischen Veränderungen, sondern ein hoch kontrolliertes, epigenetisches System, das selbst natürlicher Selektion unterworfen ist: „An evolutionary process which results in the genetic assimilation of a character which was originally produced as a direct adaptive response to the environment must, in fact, be envisaged as a somewhat complex set of changes, which may proceed in sequence, or, more probably, concurrently. One phase in the process is the appearance of genotypes which direct development into the ‚adaptive‘ path, or something like it, without requiring the assistance of any special environmental stimulus. This may sometimes be accomplished by quite straightforward progressive selection of genes of appropriate activities. This would suffice when the epigenetic systems in the initial population possessed a canalised system in which the adaptive phenotype could be elicited merely by pushing development out of its normal path. Assimilation would then require no more than that the gene-dosage was raised above the threshold which protects the initially normal developmental path [...] Often, however, assimilation would require something more, namely the building up of a new canalised path. In its simplest form this involves the selection of genotypes with only restricted responsiveness to the environment [...] In such cases, not only progressive, but also canalising selection would be operative. Finally, canalising selection would, in many if not most cases in Nature, have still another task to perform, namely to guide the new path of development so that it reaches exactly the most valuable end. We might call this the ‚tuning‘ of the adaptive phenotype.“ (Waddington 1957, S. 172)

Erst unter Annahme der epigenetischen Landschaft Waddingtons wird also möglich, zwischen einfacheren und komplexeren Typen von Anpassungsprozessen zu unterscheiden: die genetische Stabilisierung adaptiver Systemantworten, die Entstehung neuer Entwicklungspfade, die Kanalisierung und das „Tuning“ des Entwicklungsendpunktes. Hierbei spielen einer oder mehrere Typen von Selektion eine Rolle. Eine evolutionäre Anpassung beruht in Waddingtons Modell der genetischen Assimilation sowohl auf der Anpassungsfähigkeit des epigenetischen Systems als auch an der adaptierenden Wirkung der Selektion auf das epigenetische System. Die Umwelt spielt wenigstens zwei verschiedene Rollen: beim Prozess der epigenetischen Anpassung *und* bei der genetischen Assimilation. Der Anpassungsprozess selbst beruht auf mehreren Typen von Prozessen, deren konzertierte Wirkung die epigenetische Landschaft verändert. Eine solche Differenzierung im Verständnis von Anpassungsleistungen ist in der modernen Evolutionstheorie

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

kaum möglich. Ihre „Verhärtung“ ist eine Unfähigkeit, Anpassungen nicht nur als das Produkt von Variation und Selektion zu verstehen.

Waddington hält den Fall einer umweltinduzierten genetischen Mutation, die bezüglich der Umweltveränderungen adaptiv und bezüglich ihrer Entstehung zufällig ist, für unwahrscheinlich. Waddington betont zwar, dass wir umweltbedingte Induktion von adaptiven Mutationen nicht a priori ausschließen können: „In the context of evolution, however, the question is probably irrelevant. Natural populations can be assumed to be so large that any mutation of which the genotype is capable is at least potentially present. The meaningful question is not whether a mutation [...] has occurred before or not, but rather whether the evolutionarily important phenotype is already available.“ (Waddington 1957, S. 183) Waddington favorisiert ein Modell bereits vorhandener, seltener Mutationen in der Population, die sich im Falle von Umweltveränderungen als jeweils adaptiv erweisen können. Waddingtons Epigenetik richtet sich in keiner Weise gegen die Relevanz genetischer Variation. Sichtbare und verborgene genetische Variation stellt ein wichtiges Potential für die Adaptivität des epigenetischen Systems dar. Waddingtons Theorie der genetischen Assimilation ist sogar abhängig von verborgener genetischer Variation, da er sonst wieder auf eine Erklärung durch die Induktion neuer Variation verwiesen wäre.

Aus heutiger Sicht stehen weitere Ebenen von Variation zur Verfügung, die Waddington noch gar nicht kennen konnte: insbesondere epigenetische Variation (Richards 2006). Wir können Modelle zum Verhältnis von Umwelteinflüssen und genetischer Variation in Augenschein nehmen, in denen ein indirekter Einfluss der Umwelt auf die systemisch bedingte Erzeugung neuer genetischer Variation möglich wird. Auch wird heute die Möglichkeit diskutiert, dass ein hohes Maß an potentiell adaptiven Mutationen in der Population bereits vorhanden (wenn auch maskiert) ist (Gibson u. Dworkin 2004; Schlichting 2008). Daneben werden Szenarien denkbar, in denen eine umweltbedingte Induktion verschiedener Typen von Variation auf genetischer und epigenetischer Ebene wirksam wird. Unser heutiges Wissen über die „technische“ Seite der Genetik und Epigenetik erlaubt uns neue Strategien des epigenetischen Systems zu postulieren und überprüfen. Auf der molekularen Ebene lassen sich Erklärungen für die Anpassungsfähigkeit des epigenetischen Systems finden, die den Widerspruch zwischen der Induktion von neuer Variation und genetischer Assimilation aufheben könnte. Wir werden dazu über neue Szenarien nachdenken müssen, welche die Anpassungsfähigkeit des epigenetischen Systems auf die Dynamik der molekularen Triade und die epigenetischen Modifikationen ausweiten.

Auch für eine epigenetische Perspektive auf das Genom selbst hat Waddington Grundlagen geschaffen: „But it must be recognised that no clear line can be drawn between forced selection under environmental stress and a hypothetical normal selection under no stress, since the second of these situations cannot, strictly speaking, ever arise. In all populations, under any circumstances, the environment plays some part in determining the phenotypes. It is not simply that

5 Genetische und epigenetische Evolution

the variations in the environment contribute to the variance in the phenotypes, but the modal environment systematically influences the modal phenotype; and this influence would remain even if the inter-individual environmental variance could be reduced to nil. All selection which impinges on the phenotype is selection of the capacity of a genotype to respond to an environment.“ (Waddington 1957, S. 185 f.) Leicht aktualisiert, wird klar, wie provokant Waddingtons Thesen immer noch sind: Die Responsivität des epigenetischen Systems ist nur vorstellbar, wenn wir auch die Responsivität des Genoms selbst bedenken. Beide Systeme bilden ein adaptives Ganzes, das sich im Laufe der Evolution weiterentwickelt und anpassungsfähigere Organismen hervorgerufen hat.

Vom Endprodukt eines Anpassungsprozesses lässt sich nicht ohne weiteres ablesen, wie es entstanden ist. Oft wird darum von der sichtbaren Anpassung direkt auf einen selektionstheoretisch begründeten Anpassungsprozess geschlossen. Dieser (Kurz-)schluss erklärt, warum eine genetische Selektionstheorie und oftmals vereinfachte evolutionäre Szenarien bis heute das Verständnis genetischer Evolution dominieren. Aus epigenetischer Sicht kommt es auf eine Rekonstruktion der Anpassungsgeschichten an. Dieses Projekt hebt die evolutionstheoretische Rekonstruktion der Naturgeschichte auf eine neue Stufe, die Darwin nur episodisch in Erwägung gezogen hat. Die Genealogie der Arten beruht auf einer Genealogie der Anpassungen. Zur evolutionären Erklärung dieser Genealogie der Anpassungen gehört auch eine Genealogie der Anpassungsfähigkeiten. Das Tor zu dieser neuen Dimension der Evolutionsbiologie wird durch Waddingtons Diskussion des Anpassungskonzepts geöffnet; durchgehen muss die heutige Evolutionsbiologie selbst. Die Aufgabe der epigenetischen Evolutionstheorie ist eine gewaltige Herausforderung. Zweifellos stehen wir immer noch am Anfang einer intellektuellen Reise, die durch Waddingtons Versuch einer epigenetischen Vermittlung von Genotyp und Phänotyp möglich wurde. Die unterschiedlichen Formen der Rezeption des Baldwin-Effekts in der heutigen Genomik, Epigenetik, Systembiologie und Biosemiotik zeigen, dass eine Vielzahl an Mechanismen in Frage kommen, die sich womöglich unter einer lerntheoretischen Perspektive zusammenfassen lassen (siehe 5.3.2 und 5.3.4).

5.2.6 Waddingtons Epilog und ein Lektüre-Fazit

Waddingtons Konzept „genetischer Assimilation“ liefert ein epigenetisches Szenario, wie Genotyp und Phänotyp vermittelt sein können. Diese Vermittlung ist nur durch die Einführung der „epigenetischen Landschaft“ denkbar, in welcher die Ontogenese als eigenständiges Objekt phylogenetischer Veränderungen konzipiert ist. Erst dadurch können die „notwendigen“ Entwicklungspfade (Creoden) und deren Endpunkte als veränderlich gedacht werden. Dies ist mehr

5.2 Epigenetische Evolution in Zeiten der modernen Synthese

als eine Erweiterung der genetischen Selektionstheorie, weil es Grundannahmen in Frage stellt: „The adjustment of the end results of development is perhaps the most generally important aspect of the mechanism which has been suggested for genetic assimilation. In this connection it acquires a much wider importance than as merely providing an explanation for the fixation of ecotypes. We have been led to conclude that natural selection for the ability to develop adaptively in relation to the environment will build up an epigenetic landscape which in its turn guides the phenotypic effects of the mutations available. In the light of this, the conventional statement that the raw materials of evolution are provided by random mutations appears hollow.“ (Waddington 1957, S. 188)

In heutige Termini übersetzt argumentiert Waddington (ähnlich wie schon Galton) dafür, dass genotypischer Zufall (durch den molekularen Informationsfluss und im Laufe der Ontogenese) nicht einfach in phänotypischen Zufall übersetzt wird. Als schärfster Gegner dieser Argumentation kann mit guten Gründen Fishers Perspektive angenommen werden. Gegen dessen Rezeption Darwins wehrt sich Waddington in zwei wesentlichen Hinsichten: „Darwin’s theory was interpreted to mean that all living things [...] had been brought into being by the collocation of two entirely independent factors: on the one hand the occurrence of mutations whose nature was totally unconnected with any ambient circumstances, and on the other a sieving process in which the environment merely selected from among organisms which were offered to it ready-made as units of being, not in any way of potentiality. Any further influence which the environment might have was degraded to the status of mere ‚noise‘ in the system of genetic determination.“ (Waddington 1957, S. 188 f.) Waddington bezieht sich auf Whiteheads prozessphilosophische Kritik an der „Bifurkation der Natur“: die Tendenz zu einem naturalistischen Dualismus, wie er sich in grundlegenden Dichotomien wie Subjekt und Objekt oder Leib und Seele ausdrückt. Wir haben gesehen, dass ein Dualismus von Genotyp und Phänotyp, aber auch von Organismus und Umwelt unwissentlich in dieser Tradition stehen. Waddingtons Epigenetik ist als Theorie zu verstehen, die eine Überwindung dieser Denktradition favorisiert: „According to the view I have been developing, organism and environment are not two separate things“ (Waddington 1957, S. 189). Die epigenetische Landschaft verknüpft dabei die Konzepte von Zeit und Entwicklung: „The fundamental characteristics of the organism are time-extended properties, which can be envisaged as a set of alternative pathways of development, each to some degree, greater or less, a creode towards which the epigenetic processes exhibit homeorhesis.“ (Waddington 1957, S. 189) Dabei geht Waddington auch explizit in Richtung eines Universalienrealismus der Modalitäten (wie ihn schon Peirce behauptet hatte): „And in this way we can conceive of organics Form, not only as occupying four dimensions instead of only three, but as comprising potentialities as well as what is actually realised in any given individual.“ (Waddington 1957, S. 189)

Waddingtons epigenetischer Entwurf enthält nicht nur eine temporale, sondern auch eine mo-

5 Genetische und epigenetische Evolution

dale Perspektive, während die genetische Selektionstheorie einen Organismus beschreibt, in dem dessen Temporalität und Potentialität nicht integriert sind. Zwar hatte Johannsen den Genotyp selbst in modaler Hinsicht bereits als Raum der Möglichkeiten erfasst, diese aber nicht mit der temporalen Perspektive vermittelt. Johannsen Sichtweise konnte sich zudem nicht durchsetzen und die ursprüngliche Intention seiner Begriffsbildungen ging verloren. Bei Waddington hingegen wird die Potentialität des genetischen Systems nicht nur eingeholt, sondern auch temporalisiert: Die ontogenetischen Möglichkeiten sind nicht im Genom festgelegt, sondern durch dieses ermöglichte Entwicklungsprozesse. Es sind diese grundsätzlichen Unterschiede zwischen einer genetischen und einer epigenetischen Evolutionstheorie, die es rechtfertigen von einem fließenden Paradigmenwechsel zu sprechen. Angesichts der Verzögerungseffekte innerhalb wissenschaftlicher Systeme ist ein punktueller Umbruch unplausibel. Je komplexer eine Veränderung ist, desto länger dauert sie. Der Gegensatz von theoretischer Erweiterung und Revolution der genetischen Evolutionstheorie wirkt dem gegenüber ein wenig hölzern. Es geht nicht um das Ob, sondern das Wie einer theoretischen Veränderung, die so langsam ist, das sie nicht sofort als solche wahrgenommen wird.

Die Unfruchtbarkeit eines Entweder-oder von normaler und revolutionärer Wissenschaftspraxis wird durch Waddingtons Umgang mit dem Selektionsprinzip überwunden: „Natural selection [...] favours systems of genes which respond to the local situation by producing well adapted organisms. It thus does something more than merely favour organisms which are [...] fitter than their fellows; it builds into the epigenetic system tendencies to be easily modifiable in ways which are adaptive.“ (Waddington 1957, S. 189) Natürliche Selektion rückt somit in eine vermittelnde Position zwischen Organismus und Umwelt: „natural selection has still another dimension in which to work towards a fitting of the two together“ (Waddington 1957, S. 190). Es geht nicht darum, dass Organismen in ihre Umwelt angepasst werden, sondern dass sich Organismus und Umwelt wechselseitig anpassen. Die Rolle eines zentralen Prinzips, der natürlichen Selektion, wird weder verworfen, noch beibehalten: Die Theorie wächst mit ihren Aufgaben. Das ist keine wissenschaftliche Revolution und keine Reform. Die Evolutionstheorie selbst durchläuft eine Metamorphose, die auch an den zentralen Konzepten nicht Halt macht. Es ist insofern nicht zuletzt die Arbeit am Begriff selbst, die den theoretischen Wandel ermöglicht. Wichtig ist nur, dass wir diesen Wandel kenntlich machen. Hierin liegt vielleicht das größte Defizit der heutigen Theoriebildung.

Waddingtons prozessphilosophische Perspektive auf die Genetik führt zu einem einfachen, aber paradoxen Ergebnis: Die Strategie der Gene ist epigenetisch. In der Organisation des genetischen Systems spielen die Gene fraglos eine Schlüsselrolle, bestimmen die Ontogenese aber nicht. Die Entwicklung des einzelnen Organismus ist bei Waddington ein Prozess, der selbst durch Prinzipien wie Kanalisierung, genetische Kontrolle und genetische Assimilation verändert

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

werden kann. Diese Wiederentdeckung ontogenetischer Prozesse als Explanandum phylogenetischer Veränderungen inspiriert die biologische Theoriebildung bis heute. Eine Gesamtschau der epigenetischen Systemtheorie Waddingtons ist hingegen selten. Das mag auch daran liegen, dass bei Waddington eine Reihe von weiteren zu konkretisierenden Konzepten wie biologische Zeit, genealogische Kontinuität und genetische Potentialität thematisiert werden. Waddington liefert Beiträge zur genetischen Evolutionstheorie, hat dabei aber im Laufe der Zeit einen eigenen Standpunkt entwickelt, der paradigmatische Brüche erkennen lässt. Dabei will Waddington verstehen, welche Rolle die genetischen Entitäten bei der Individuation und Homeorhese des Systems spielen. Waddingtons epigenetische Evolutionstheorie genetischer Systeme unterscheidet sich maßgeblich von der molekulargenetischen Theorie des Entwicklungsprogramms, in dem das genetische Programm nur phylogenetisch veränderlich ist und ontogenetisch lediglich ausgeführt wird. Die molekularbiologischen Entdeckungen in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts haben zunächst die Bedeutung der genetischen Evolutionstheorie verstärkt.

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

Seit Aufklärung der DNA-Struktur 1953 beschleunigt sich die Zahl molekularbiologischer Durchbrüche. Waddingtons Theorie zur „Strategie der Gene“ (1957) bezog sich noch auf die klassische Genetik und die moderne Evolutionstheorie. Auf Waddingtons Einklammerung der „technischen“ Fragen folgte die molekularbiologische Revolution. Die „strategischen“ Fragen rückten in den Hintergrund; Molekularbiologie und genetische Evolutionstheorie gingen eine weitere Synthese ein. Die erste Skizze des molekularen Dogmas war schon früh formuliert (Crick 1956), ein Jahr später diskutieren Crick u. a. (1957) einen komma-freien Code. Der Begriff des „genetischen Programms“ (Gatlin 1963) sowie des „DNA-Informationsgehalts“ (Gatlin 1966) finden sich erstmals in mathematisch-theoretischen Aufsätzen Gatlins, werden jedoch mehr als Metaphern und weniger als eindeutig bestimmbare Konzepte populär. 1961 schreibt Crick in einem Aufsatz vom „genetischen Code“, im selben Jahr führen Jacob und Monod das Konzept der Genregulation ein, wofür sie bereits vier Jahre später den Nobelpreis erhalten. Während Nanney 1958 ein „epigenetisches Kontrollsystem“ konzipierte, sprechen Jacob und Monod von Genregulation und genetischer Kontrolle. Begrifflich setzt sich die genetische Terminologie in Zeiten der molekularbiologischen Durchbrüche durch.

So wiederholt sich die Geschichte: Ende des 19. Jahrhunderts spitzte sich der Konflikt zwischen Neodarwinismus und Neolamarckismus zu. Anfang des 20. Jahrhundert werden Mendels Befunde wiederentdeckt und die klassische Genetik etabliert sich innerhalb eines Jahrzehnts und

5 Genetische und epigenetische Evolution

wird Anfang der 30er Jahre in der entstehenden Populationsgenetik mit dem Neodarwinismus verschmolzen. Auch entwicklungsbiologische Entdeckungen Anfang der 30er Jahre ändern daran nur wenig. Der Dissens zwischen Simpson und Waddington zur Interpretation des Baldwin-Effekts betrifft die grundsätzliche Architektur der Evolutionstheorie (siehe 5.2.5). Waddingtons Konzepte einer epigenetischen Evolution und Nanneys Konzept des epigenetischen Kontrollsystems bleiben ohne Auswirkung auf die begriffliche Synthese der Molekularbiologie mit der Genetik. Ende der 60er Jahre wird der „genetische Code“ aufgeklärt: In Folge dessen formuliert Crick (1970) das „zentrale Dogma der Molekularbiologie“. Im selben Jahr schreibt Jacob eine Geschichte der Vererbung mit dem Titel „Logik des Lebens“ (Jacob 1970) und Monod glaubt das Paradox von „Zufall und Notwendigkeit“ (Monod 1970) mit dem Schlüsselkonzept der „Zwangsfreiheit“ (*gratuité*) gelöst zu haben. Die Konzepte von egoistischem Gen und genetischem Programm wirken bis in die Zeit des Humangenomprojekts und prägen das Denken der nächsten Forschergeneration und der Öffentlichkeit. Das Humangenomprojekt stellt den vorläufigen Höhepunkt der erfolgreichen Synthese von genetischer Selektionstheorie und Molekularbiologie dar. Doch der Höhepunkt ist zugleich auch ein Wendepunkt. Als 2003 „das“ erste Humangenom „entschlüsselt“ worden ist, steht das Gen-Konzept vor seiner bislang größten Krise. Die Zahl der identifizierten Gene beim Menschen fällt deutlich niedriger als erwartet aus (Consortium 2004) und die sequentielle Distinktheit der Gene wird immer zweifelhafter (Gerstein u. a. 2007; Pearson 2006). Das Nachfolgeprojekt ENCODE rückt eine funktionale Kartierung des Humangenoms in den Mittelpunkt (Birney u. a. 2007). Die Terminologie dieser neuen genomischen Analysen greift auf das „Gen“ vor allem aus traditionellen Gründen zurück. Die Vielfalt der „funktionalen“ genomischen Elemente ist mit der Vorstellung von Vererbungseinheiten nicht mehr vereinbar. Die Rettungsversuche des Gen-Konzeptes kreieren definitorische Ungeheuer: „A gene is a union of genomic sequences encoding a coherent set of potentially overlapping functional products.“ (Gerstein u. a. 2007) Im Grunde ist die „Einheit“ des Gens nicht mehr von der DNA, sondern von der mRNA her gedacht; der Gendefinition ist die Überwindung des DNA-Zentrismus bereits inhärent geworden. Dass sich noch einmal eine Definition gefunden wird, ändert nichts daran, dass mit dieser Definition nicht gearbeitet wird. Das definitorische Bemühen wird zur Farce. Stattdessen haben sich verschiedene Gen-Verständnisse in der Forschungspraxis etabliert, die heuristischen Wert, aber keinen theoretischen Anspruch haben (Moss 2004; Stotz u. Griffiths 2004). Theoretisch war diese Entwicklung schon am Beginn der molekularbiologischen Revolution abzusehen: „The classical ‚gene‘, which served at once as the unit of genetic recombination, of mutation, and of function, is no longer adequate. These units require separate definitions.“ (Benzer 1957). Aus dem Genkonzept ist ein informationstheoretisches Systemverständnis entstanden, das sich mit dem Konzept *einer* Vererbungseinheit nicht mehr vereinbaren lässt.

5.3.1 (Epi-)genetische Kontrolle der molekularen Triade

Zur Aufklärung der DNA-Struktur

In Mayrs „Entwicklung der biologischen Gedankenwelt“ sind die wesentlichen Schritte in der allmählichen Aufklärung der DNA-Struktur beschrieben (Mayr u. de Sousa Ferreira 1984, S. 651-659): In einer ersten Phase wurde die Identifizierung der chemischen Bestandteile (die Phosphate, die Basen, die Zucker) geleistet. Die bloße Summenformel der DNA aber stellte die Forschung noch immer vor das große Rätsel, wie dieses einfache chemische Molekül solch große Bedeutung für die Vererbung haben kann. Watson und Crick leisteten den entscheidenden Schritt von der chemischen Zusammensetzung zur strukturellen Rekonstruktion. Ist dadurch die biochemische Basis der Vererbung aufgeklärt? Wurde damit der genetische Materialismus bestätigt? Beide Fragen sind genau genommen streng zu verneinen. Aus den Befunden zur transformierenden Wirkung reiner DNA bei der Transformation durch Avery u. a. (1944) lässt sich zwar schließen, dass die horizontale Weitergabe von DNA-Informationen einen phänotypischen Unterschied macht, aber nicht, dass nur DNA-Informationen eine solche transformierende Wirkung haben können. Aus der Verifikation einer These folgt nicht die Falsifikation anderer Thesen, sofern die Thesen nicht logisch voneinander abhängig sind. Durch die Aufklärung der DNA-Struktur haben Watson und Crick nicht nur die entscheidende Vorarbeit zum Verständnis der (semikonservativen) Replikation der DNA geleistet. Die DNA ist nicht nur ein chemisches Molekül mit besonderen Eigenschaften. Die DNA-Struktur des biologischen Makromoleküls selbst stellt eine eigene Sphäre für Erhaltung, Transfer und Veränderung sequentieller Information zur Verfügung. Dass die strukturelle Aufklärung der DNA die Beschränktheit einer rein materialistischen Vererbungstheorie auflöste, lässt sich auch daran erkennen, dass die DNA aus Perspektive eines genetischen Materialismus früher unterschätzt worden war: „Als sich die Überzeugung verbreitete, die DNA sei ein recht kleines und einfaches Molekül, verlor der Glaube, dass sie fähig sei, die Entwicklung zu kontrollierten, allmählich an Überzeugungskraft.“ (Mayr u. de Sousa Ferreira 1984, S. 651) Die Aufklärung der DNA-Struktur zeigte, wie sequentielle Informationen erhalten werden können: Nicht etwa kommt es während der Replikation zu einer „Kopie“ bzw. stereochemisch identischen Verdopplung der DNA, sondern zur Bildung eines strukturellen Negativs bzw. Passstücks. Die DNA-Replikation, ebenso wie die DNA-Transkription beruhen auf dieser (im ursprünglichen Wortsinne) symbolischen bzw. (in der peirceschen Terminologie) ikonischen Eigenschaft des Moleküls. Die geläufigen Begriffe der Matrize, Vorlage (template) oder des Komplements (komplementären Stranges) verschleiern diesen Sachverhalt. Die abstrahierende Rede vom „semikonservative Replikationsmechanismus“ fügt sich in diese irreführende Metaphorik ein, weil mit dem „konservativen“ Modell die These vom Kopier-Mechanismus widerlegt wurde. Was in der abstrakten Überlegung einfacher erscheint (die exakte Kopie), wäre

5 Genetische und epigenetische Evolution

energetisch, biochemisch und mechanistisch viel aufwändiger. Der Schritt von der chemischen zur semiotischen Perspektive lässt sich noch an einem anderen Aspekt in der Aufklärung der DNA-Struktur nachvollziehen, den Ernst Mayr ebenfalls beschrieben hat: Das Verhältnis der Basen Adenin zu Thymin bzw. Guanin zu Cytosin war schon einige Jahre vor der Strukturaufklärung mit ungefähr 1:1 bestimmt worden. Dieses verblüffende Zahlenverhältnis wurde jedoch zunächst als rein quantitatives Gleichverhältnis gedeutet. Erst die direkte strukturelle Kopplung der jeweiligen Basen zeigte, dass das quantitative Gleichverhältnis strukturell bedingt war. Die Aufklärung der DNA-Struktur markiert das Ende einer Suche nach der Vererbungsmaterie: Das epistemische Postulat der Vererbungsmaterie wurde nicht gefunden, die strukturellen Eigenschaften der DNA ermöglichen semiotische Eigenschaften der Zelle.

Epigenetisches Kontrollsystem, Genregulation und genetischer Oscillator

Ein Aufsatz von Nanney setzte an dem Punkt an, der in Waddingtons „Strategie der Gene“ unterbelichtet geblieben war: dem Verhältnis einer epigenetischen Kybernetik zu den jüngsten Durchbrüchen der Molekularbiologie. Nanney konnte 1958 schon erstaunlich viele Elemente der molekularen Genetik als gegeben voraussetzen: Das genetische Material besteht aus (D)NA und enthält genetische Information in einem durch die Nukleotidsequenz vorgeschriebenen Code. Diese Information kann durch semikonservative Replikation vervielfältigt werden. Veränderungen erfolgen durch Mutationen oder Rekombinationen des Codes; womit bei Nanney nicht die Übertragung von der NA- zur AA-Sequenz, sondern die NA-Sequenz selbst gemeint ist. Die Gewissheit, mit der Nanney diese neuen Grundlagen bereits formuliert, ist erstaunlich, weil hier noch ältere Konzepte der Mutation und Rekombination aus den Zeiten der klassischen Genetik benutzt werden. Die Kontinuität der Begriffe bei wechselndem Forschungsobjekt ist erstaunlich und macht plausibel, warum Widersprüche zwischen klassischer und molekularer Genetik nicht sofort offenkundig wurden. Auch lässt sich an Nanneys Aufsatz zeigen, wie rasch die Strukturaufklärung zu einer Wende führte: Zwar spricht auch Nanney vom genetischen Material, dessen chemischer Aufbau nun geklärt ist. Im Mittelpunkt der genetischen Konzepte von Mutation und Rekombination steht aber nicht mehr Materie, sondern Information, Code und Sequenz. Das Ende des genetischen Materialismus blieb unbemerkt: Die Erbsubstanz besteht aus einer besonders strukturierten Materie, aber die entscheidenden Eigenschaften der molekularen Dynamik beruhen auf den Prozessen von Strukturwandel und -transformation. Gleichwohl war die Übersetzung der NA- zur AA-Welt (die Translation) 1958 noch eine Hypothese. Nanneys Rede vom Code ist in diesem Kontext genau genommen falsch, weil ein Code eine Relation zwischen zwei Zeichensystemen ist. Dieser missverständliche (und auch missverstandene) Code-Begriff ist in der Biologie bis heute nicht verschwunden.

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

Vor dem veränderten empirischen Hintergrund führt Nanney eine neue Unterscheidung zwischen genetischem und epigenetischem System ein. Diese unterscheidet er folgendermaßen: „On the one hand, the maintenance of a ‚library of specificities‘, both expressed and unexpressed, is accomplished by a template replicating mechanism. On the other hand, auxiliary mechanisms with different principles of operation are involved in determining which specificities are to be expressed in any particular cell.“ (Nanney 1958, S. 712) Das Adjektiv „epigenetisch“ übernimmt Nanney direkt von Waddington, will damit aber (im Unterschied zu Waddington) die Abhängigkeit des epigenetischem vom genetischen System betonen. Das genetische System wird bei Nanney lediglich auf die DNA-Information und den Replikationsmechanismus bezogen. Alles andere ist Teil des epigenetischen Hilfssystems, welches Nanney strikt beschränkt: „the restrictions imposed on epigenetic systems by the genetic material require that the alterations which occur be limited by the information available in the genetic library“ (Nanney 1958, S. 715). Nanney geht davon aus, dass das epigenetische Kontroll- selbst kein Informationssystem und das epigenetische System informationstheoretisch durch das genetische System determiniert ist. Nanney stellt hierzu fünf Hypothesen auf (Nanney 1958):

1. Zellen mit dem gleichen genetischen Material können unterschiedliche Phänotypen haben.
2. Genetische Potentialitäten werden in integrierten Mustern ausgedrückt.
3. Bestimmte Expressionsmuster können spezifisch induziert werden.
4. Epigenetische Systeme zeigen ein hohes Maß an Stabilität.
5. Teile des epigenetischen Systems sind im Zellkern lokalisiert.

Weil jede Zelle die gesamte, genetische Information enthält, müssen zelluläre Unterschiede durch nicht-genetische Unterschiede erklärt werden. Das epigenetische System umfasst bei Nanney alle Faktoren, welche die unterschiedliche Expression der genetischen Potentialität erklären. Das Konzept der Expression ist erst später auf die Gene selbst bzw. die genetischen Informationen angewandt worden. Bei Nanney ist noch eine stark modaltheoretische Konnotation bemerkbar. Das epigenetische System besteht aus stabilen Expressionsmustern und weist eine Ähnlichkeit zu Galtons „organischer Stabilität“ auf. Nanney hat früh erkannt, dass dieses epigenetische System selbst bestimmten Regeln folgen muss. Das epigenetische ist also ein kybernetisches und semiotisches System: „Both simultaneity of expression and mutual exclusion of expression imply that intercommunication and metabolic linkage are important characteristic features of epigenetic systems.“ (Nanney 1958, S. 713) Das Nebeneinander von kybernetischen und semiotischen Analogien hat auch Einfluss auf die Hypothesenbildung. Laut Nanney folgt

5 Genetische und epigenetische Evolution

aus der Annahme integrierter epigenetischer Muster die Annahme spezifischer Stoffe zur intrazellulären Kommunikation: „This proposition of specificity of induction is a corollary of the previous proposition, since integration and specific inhibition would be difficult or impossible without intracellular communication by specific agents.“ (Nanney 1958, S. 713) In einer kybernetischen Sprache formuliert Nanney auch hier einen (nicht explizierten) Zusammenhang zwischen einem selbst-kontrollierenden System und der Tatsache, dass ein solches System spezifischer Kommunikation (und damit molekularer Zeichen) bedarf.

Die Stabilität und die Variabilität des epigenetischen Systems werfen zwei Fragen auf:

1. Wie sollen wir damit umgehen, dass sich entwicklungsbiologisch stabile Unterschiede zwischen Zellen und Zelltypen weder auf genetisch- noch umwelt-bedingte Unterschiede zurückführen lassen? Nanney argumentiert, dass es so etwas wie eine epigenetische Homeostase geben muss, dass diese aber schwer von der genetischen Homeostase abzugrenzen ist.
2. Wie gehen wir mit unterschiedlichen Zeitskalen um, in denen epigenetische Stabilität zu beobachten ist? Nanney merkt hierzu an: „„Cellular memory‘ is not an absolute attribute“ (Nanney 1958, S. 714), womit er das Konzept der DNA-basierten (genetischen) Information um eine zelluläre (epigenetische) Erinnerung ergänzt. Dabei bezieht er sich auf die erste Arbeiten von Jacob, Monod und anderen Pionieren zur Kontrolle der Enzymproduktion der beta-Galaktosidase. Nanney deutet die Arbeiten also im Sinne einer zellulären Erinnerung, die aber auch wieder verloren gehen kann.

Die Unterscheidung von genetischem und epigenetischem System kann nicht (wie bei Weismann) über funktionale Räume erfolgen: „Although indicative, neither cytoplasmic nor nuclear localization certainly classifies a control system, since some genetic elements exist in the cytoplasm and some epigenetic systems are found in the nucleus.“ (Nanney 1958, S. 715) Während Nanney das genaue Verhältnis der beiden Systeme relativ offen lässt, geht er von einer geringeren Stabilität des epigenetischen Systems aus: „one might expect epigenetic systems to be less stable and more susceptible to extrinsic control than genetic systems“ (Nanney 1958, S. 715). Er postuliert zwei homeostatische Systeme, wo Waddingtons einen Begriff von Homeorhese favorisiert hatte: „The current concept of a primary genetic material (DNA), replicating by a template mechanism, is opposed to a homeostatic system operating by, perhaps, self-regulating metabolic patterns.“ (Nanney 1958, S. 716) Nanneys Unterscheidung manifestiert eine Priorisierung zwischen genetischem und epigenetischem System, die den Bemühungen Waddingtons, Genetik und Epigenese zusammenzuführen, entgegen steht. Trotz alledem wird in Nanneys Diskussion klar, dass die Aufklärung der DNA-Struktur und -Replikation sehr früh Fragen zur Konzeption molekularer Systeme aufwarf. Der Versuch einer systemischen Beschreibung zellulärer

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

(Selbst-)Kontrolle ist heute ebenso von Bedeutung wie die Frage, ob und wie wir genetisches und epigenetisches System unterscheiden sollen.

Nur drei Jahre nach Nanneys Aufsatz findet eine erneute begriffliche Verschiebung statt, die bis heute erhalten geblieben ist. Jacob und Monod entdecken mit dem Operon-Modell Grundprinzipien der (prokaryotischen) Genregulation. Anfang der 60er Jahre konnten sie zeigen, dass Proteine bei der Regulation der Genexpression eine entscheidende fördernde oder hemmende Wirkung haben. Die kybernetische Kontrolle erfolgt innerhalb der molekularen Triade von DNA, RNA und AA.

In welchem Verhältnis steht das Konzept der Genregulation zur Epigenetik Waddingtons und Nanneys? Und welche semiotischen Aspekte hat das Konzept? Anfang der 70er Jahre stellten sowohl Jacob als auch Monod ihre eigenen Entdeckungen in einen größeren Zusammenhang. Die molekular- und evolutionsbiologische Interpretation der beiden Erfinder bzw. Entdecker des Operon-Modells fällt nicht einhellig aus. Für Monod ist die Irreversibilität der Translation entscheidend: „Es ist weder beobachtet worden noch im übrigen vorstellbar, dass ‚Information‘ jemals in umgekehrter Richtung, das heißt: vom Protein zur DNS übertragen würde. Diese Erkenntnis beruht heute auf einer Reihe derart vollständiger und sicherer Beobachtungen, und ihre Konsequenzen insbesondere für die Evolutionstheorie sind derart bedeutsam, dass man sie als eines der Grundprinzipien der modernen Biologie betrachten muss. Daraus folgt nämlich, dass kein Mechanismus möglich ist, durch den die Struktur und die Leistungen eines Proteins verändert und diese Veränderungen an die Nachkommen weitergegeben werden können - und sei es auch nur teilweise; das ist nur möglich infolge einer Änderung der Anweisungen, die durch ein Segment der DNS-Sequenz repräsentiert werden. Umgekehrt gibt es auch keinen vorstellbaren Mechanismus, durch den irgendeine Anweisung oder Information auf die DNS übertragen werden könnte. Das ganze System ist folglich total konservativ, streng in sich abgeschlossen und absolut unfähig, irgendeine Belehrung aus der Außenwelt anzunehmen.“ (Monod 1975, S. 104) Der Lamarckismus scheitert laut Monod an der Irreversibilität der Translation. Monod interpretiert diese Irreversibilität als den endgültigen Beweis für einen naturalistischen Triumph des Cartesianismus über den Hegelianismus: „Durch seine Eigenschaften wie durch seine Funktionsweise als eine Art mikroskopischer Uhr, die zwischen DNS und Protein wie auch zwischen Organismus und Umwelt Beziehungen ausschließlich in einer Richtung herstellt, widersetzt sich dieses System jeder ‚dialektischen‘ Beschreibung. Es ist von Grund auf kartesianisch und nicht hegelianisch: Die Zelle ist sehr wohl eine Maschine.“ (Monod 1975, S. 104 f.) In den Überlegungen Monods ist paradigmatisch auf den Punkt gebracht, wie sich Genetik, Selektionstheorie und Molekularbiologie treffen und so die genetische Evolutionstheorie durch die molekularbiologischen Befunde bestätigen sollen.

5 Genetische und epigenetische Evolution

Gleichwohl sieht Monod in der molekularen Informationsdynamik eine neue Basis für die Biologie: „Zwischen dem Substrat eines allosterischen Enzyms und den Liganden, die seine Aktivität anregen oder hemmen, gibt es keine chemisch notwendige Beziehung der Struktur oder der Reaktionsfähigkeit. Der spezifische Charakter der Wechselwirkungen ist schließlich auch von der Struktur der Liganden unabhängig; er ist völlig von der Struktur des Proteins in den verschiedenen Zuständen bestimmt, die dieses annehmen kann; diese Proteinstruktur wird ihrerseits frei und willkürlich durch die Genstruktur diktiert. Was die Regelung durch Vermittlung eines allosterischen Proteins anbetrifft, so ergibt sich daraus - und das ist der wesentliche Punkt -, dass alles möglich ist. [...] Weil sie der molekularen Evolution ein praktisch unbegrenztes Forschungs- und Experimentierfeld eröffnet hat, ist es schließlich gerade die Zwangsfreiheit [gratuité] dieser Systeme, durch die es möglich wurde, dass die Evolution der Moleküle ein ungeheures Netz von Steuerungskontakten aufbauen konnte, die den Organismus zu einer autonomen Funktionseinheit machen, dessen Leistungen die Gesetze der Chemie zu übertreten, wenn nicht gar ihnen sich zu entziehen scheinen.“ (Monod 1975, S. 80). Die Übersetzung von Monods „gratuité“ ist etwas irreführend. Monods „gratuité“ ist die Nominalisierung von „gratuit“ und geht auf das lateinische „gratis“ zurück. Monod zufolge eröffnete das kybernetische System neue Möglichkeiten und neue Objekte der molekularen Evolution.

Der Übersetzer Friedrich Giese hat Monods „gratuité“ mit einem auf Kant zurückgehenden Neologismus übersetzt: Kant verweist mit der „Zwangsfreiheit“ auf die Synthese von Notwendigkeit und Freiheit. Konkret diskutierte er dies am Beispiel des Genies, dessen Produkte nicht durch Nachahmung, sondern in der Nachfolge anderer Genies entstehen. Dadurch wird die Originalität des Genies geweckt, „Zwangsfreiheit von Regeln so in der Kunst auszuüben, dass diese dadurch selbst eine neue Regel bekommt“ (Kant 1913, § 49). Das Genie folgt dem Genie; eine Genealogie der Genies. Die eigentümliche Entscheidung des Übersetzers Friedrich Giese sagt vielleicht etwas mehr als Monod gemeint hat, wenn auf die Hybridität der Eigengesetzlichkeit hingewiesen wird, mit der neu entstehende Prozeduren im genetischen System versehen sind.

Das kybernetische System der molekularen Triade eröffnet einen neuen Raum semiotischer Freiheit und semiotischer Regeln. John Maynard-Smith hat Monods Konzept später als Hinweis auf die symbolischen Relationen bei der Genregulation gedeutet, die eine Grundlage für die Vielfalt der molekularen Formen darstellt. Die „Autonomie der Biologie“, die Ernst Mayr zum Thema und Anlass genommen hat, eine genetische Kausalität zu behaupten, lässt sich also auch semiotisch begründen. Begrifflich haben sich die technischen Termini der Kybernetik und der Informationstheorie zwar durchgesetzt. Semiotische Terminologie kann aber die neuen Möglichkeiten der „gratuit“ eröffneten semiotischen Sphäre begreiflich machen: „I think it may be more illuminating to express Monod’s insight by saying that, in molecular biology, inducers and repressors are ‚symbolic‘: in the terminology of semiotics, there is no necessary connection

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

between their form (chemical composition) and meaning (genes switched on or off).“ (Smith 2000, S. 185).

Während Monod die „Teleonomie“ (der Aminosäurenwelt) und die „Invarianz“ (der Nukleinsäurenwelt) für die beiden Kernkonzepte zum Verständnis der molekularen Welt hielt (Monod 1975, S. 11), war für Jacob jedes organisierte System auf die zwei Konzepte von „Nachricht“ und „Regulation durch Feedback“ rückführbar. (Jacob 1970, S. 251) Ein Unterschied besteht darin, dass Monod eine Parallelisierung von Eigenschaften mit Klassen von Biopolymeren vornimmt, während Jacobs Konzeptualisierung sich auf informationstheoretische und kybernetische Prinzipien selbst bezieht, ohne diese an die chemische Natur der Biopolymere zu knüpfen. Diese Alternative von funktional (Jacob) und biochemisch konnotierter (Monod) Lesart ist nicht unbedeutend. Die zwei konzeptuellen Dichotomien sind nicht deckungsgleich, sondern bilden gemeinsam eine Verschränkung von biochemischen und biologischen Prinzipien. Es ist vielleicht ein Wink der Geschichte, dass die beiden großen Pioniere der molekularen Kybernetik in ihrer Darstellung so unterschiedliche Zugänge favorisierten. Die Verschränkung dieser Prinzipien steht bis heute im Kern informationstheoretischer Debatten und bekommt durch die Entdeckung epigenetischer Informationen eine neue Wendung (siehe 5.3.2).

Mit Maynard-Smiths Interpretation der „gratuité“ Monods wird klar: Semiotische Prinzipien helfen beim Verständnis der molekularen Zusammenhänge. Sie bringen semantische und systemische Aspekte zum Ausdruck, die sich in einer statistischen Informationstheorie nicht ausdrücken lassen. Die Vergleiche molekularer Prozesse mit denen von Automaten, Maschinen und Uhren sind ein Echo vergangener Diskussionen. Die Molekularbiologie hat gezeigt, dass Materialismus und Semiotik in keinem Widerspruch stehen (Kull 1999; Prodi 1988). Die Uhrmetapher wird bei Monod zwar noch verwendet, ist aber auf die Unidirektionalität der Uhr reduziert. Von der cartesianischen Metapher bleibt nur noch die Unidirektionalität des Zeigers. An diesem Punkt wird die konzeptuelle Verwandtschaft zwischen dem molekularen Dogma und Fishers fundamentalem Theorem deutlich: Beide Hypothesen geben dem biologischen Geschehen eine einsinnige Richtung und spielen insofern für die Erklärung des biologischen Zeitpfeils eine Rolle. Dessen Richtung kann aber weder durch natürliche Selektion noch Translation alleine erklärt werden. Bei allen biologischen Prozessen wird ständig Energie umgewandelt und ständig gehen Informationen verloren. Gleichwohl werden auf Basis des steten Energie- und Stoffflusses auch neue Informationen erzeugt. Die Frage nach der Direktionalität und damit auch der Zeitlichkeit biologischer Systeme ist nicht so leicht zu beantworten und bedarf einer systemweiten Betrachtung. Das Vererbungssystem dient der Bewahrung und Wiederherstellung verloren gehender Informationen und arbeitet insofern gegen den Informationsverlust an. Die Logik dieses Systems ist nicht so einfach wie Monod glaubte: „So ist die Logik dieses Systems äußerst einfach: Der Repressor legt die Transkription still; er wird seinerseits durch den Induktor

5 Genetische und epigenetische Evolution

inaktiviert. Aus dieser doppelten Negation geht eine positive Wirkung, eine ‚Affirmation‘ hervor. Man kann bemerken, dass die Logik dieser Negation der Negation nicht dialektisch ist: sie führt nicht zu einem neuen Satz, sondern zur bloßen Wiederholung des ursprünglichen Satzes, wie er entsprechend dem genetischen Code in der Struktur der DNS niedergeschrieben ist. Die Logik der biologischen Regelungssysteme gehorcht nicht der Hegelschen Logik, sondern der Booleschen Algebra und der Logik der Elektronenrechner.“ (Monod 1975, S. 79)

Demgegenüber hat Jacob die „Logik des Lebens“ nicht auf die Logik der prokaryotischen Genregulation oder die damals bekannten Grundlagen der Genexpression reduziert, sondern diese als eine vielschichtige, integrierte Organisation aufgefasst, in der gerade der Prozess der Integration selbst neue Eigenschaften entstehen lässt: „Integration changes the quality of things. For an organization often possesses properties that do not exist at the level below. These properties can be explained by the properties of the components; they cannot be deduced from them.“ (Jacob 1970, S. 323) In der Uneinigkeit zwischen Jacob und Monod drücken sich zwei verschiedene Logikverständnisse in deren Anwendung auf biologische Systeme aus, die Einfluss auf das Verständnis von Organismus und Organisation haben.

Die Erfolge der Arbeiten Jacobs und Monods verhalfen dem Konzept des „genetischen Programms“ zum Durchbruch und verdeckten den epigenetischen Zugang Nanneys. Wie Morange (2002) gezeigt hat, sind in der Entstehungsphase der Arbeiten von Jacob und Monod viele epigenetische Phänomene aus der Konzeptualisierung des genetischen Programms ausgeschieden: extranukleäre morphologische Vererbung, Episomen (heute: mobile genetische Elemente), DNA-Modifikationen, nicht-genetische Vererbung von bestimmten steady-state-Werten der Enzymkonzentration und nicht-genetische (prionartige) Vererbung von Proteinstrukturen. Laut Morange verengte das Operon-Modell die Erklärung der Zelldifferenzierung auf die Logik genetischer Programme, die heute unter dem Namen der Genregulation firmiert. Am Beispiel der genetischen Oszillation ließ sich allerdings schon Mitte der 60er Jahre konkret zeigen, wie sehr sich Monod darin geirrt hat, dass die Logik der Genregulation keine neuen Sätzen hervorruft.

Brian Goodwin (ein Schüler Waddingtons) wandte sich in einer mathematisch motivierten Arbeit der temporalen Organisation der Zelle zu und legte Mitte der 60er Jahre wichtige Grundsteine für die Chronobiologie (Goodwin 1963). Die Feedback-Regulation in molekularen Systemen spielt dabei eine ebenso entscheidende Rolle wie im Operon-Modell von Jacob und Monod. Goodwin konnte zeigen, dass das (epi-)genetische System nicht nur autoregulatives Verhalten aufweist, sondern unter bestimmten Umständen auch eine oszillatorische Dynamik der Genexpression entsteht (Goodwin 1965). Die Oszillationsphänomene, die in Feedback-Systemen auftreten, sind ein gutes Beispiel für die Entstehung neuer Eigenschaften auf molekularer Ebene. Die sequentiellen Informationen selbst können dieses Verhalten nicht erklären, sondern sind nur die notwendige Voraussetzung für eine rhythmische Dynamik in der molekularen Triade von

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

DNA, RNA und AA. Vermutlich sind die oszillatorischen Phänomene selbst Voraussetzung für die Eigenzeitlichkeit molekularer Systeme: Ein System, indem es kein Feedback gibt, kann auch keine molekularen Uhren besitzen und damit auch keine Synchronisierung zwischen zeitlichen Prozessen koordinieren, die zum Verständnis integrierter Systeme unerlässlich ist. Die Evolution mehrzelliger Systeme ist ohne diese Fähigkeiten kaum erklärbar.

Temporalität, Dialektizität und Semiotizität treffen im Übergangsbereich von Biochemie und Biologie aufeinander und sind Aspekte molekularer Systeme. Wie aber hängen sie zusammen? Diese Prinzipien molekularer Systeme werden selten thematisiert, weil Dialektizität dem intuitiven Logik-Verständnis, Semiotizität dem intuitiven Informations-Verständnis und Temporalität dem intuitiven Zeit-Verständnis widersprechen. Unser Verständnis molekulare Systeme wird sich nur mit unserem Verständnis von Logik, Zeit und Information weiterentwickeln können. Eine Synthese von Genetik, Kybernetik und Molekularbiologie marginalisierte die epigenetische(n) Dimension(en) kybernetischer Systeme und orientierte sich an Watsons Version des „molekularen Dogma“, den Metaphern von genetischem Programm und Code und einem einfachen Dualismus von physikalischer und biologischer Kausalität.

Der kausale Dualismus und das molekulare Dogma

Wenn in den Naturwissenschaften philosophiert wird, müssen besondere Umstände herrschen. Ernst Mayrs Diskussion zur Kausalität in einer naturwissenschaftlichen Zeitschrift (*Science*) (Mayr 1961) zeigt, dass die molekularbiologische Revolution einer Moderation bedurfte. Es war keineswegs selbstverständlich, dass die molekularen Entdeckungen die genetische Evolutionstheorie einfach bestätigen. Ernst Mayr nahm eine Unterscheidung von funktionaler und die evolutionärer Biologie vor. Diese wurde nicht nur anhand ihrer Fragestellung (Wie? bzw. Warum?), sondern auch informationstheoretisch begründet: „The functional biologist deals with all aspects of the decoding of the programmed information contained in the DNA code of the fertilized zygote. The evolutionary biologist, on the other hand, is interested in the history of these codes of information and in the laws that control the changes of these codes from generation to generation. In other words, he is interested in the causes of these changes.“ (Mayr 1961) Die zwei Typen von Kausalität, die Mayr festhält, verweisen entweder auf proximate Gründe (in der funktionalen Biologie) oder ultimate Gründe (in der historisch-evolutionären Biologie). Es geht Mayr nicht nur um die Angabe von Begründungen: „Still another way to express these differences would be to say that proximate causes govern the responses of the individual (and his organs) to immediate factors of the environment while ultimate causes are responsible for the evolution of the particular DNA code of information with which every individual of every species is endowed.“ (Mayr 1961) Die Unterscheidung setzt die Isolierung von onto- und phylogenetischen

5 Genetische und epigenetische Evolution

Prozessen auf molekularer Ebene fort. Der „Code“ selbst stellt einen eigenen Typus von Kausalität, den Mayr in begrifflicher Anlehnung an Pittendrigh „teleonomisch“ nennt: „It would seem useful to restrict the term teleonomic rigidly on systems operating on the basis of a program, a code of information.“ (Mayr 1961) Auch hier wird der Code-Begriff in einem metaphorischen Sinne gebraucht und bezieht sich nicht auf den genetischen Code, sondern meint vielmehr einen auf der DNA gespeicherten Algorithmus der Entwicklung. Phylogenese und Ontogenese stehen sich nun kausaltheoretisch gegenüber. Evolution ist ein ateleologischer, unprogrammierter Prozess, die Entwicklung hingegen ist ein teleonomischer Prozess des genetischen Programms. Waddingtons Kritik an dieser Zweiteilung blieb folgenlos.

Auch die bereits erwähnten Anfänge von molekularer System- und Chronobiologie und die erstaunlichen Bestätigungen dialektischer und semiotischer Grundeinsichten spielten im damaligen Diskurs keine Rolle. Als die wichtigen empirischen Durchbrüche im Laufe der 60er Jahre gelten die Aufklärung des sog. „genetischen Codes“, die Etablierung informationstheoretischer Metaphern in der Biologie und die Etablierung des molekularen Dogmas. Dieser Prozess ist nicht denkbar ohne die empirischen und theoretischen Arbeiten von Watson und Crick, deren Bedeutung für die Molekularbiologie mit der Aufklärung der DNA-Struktur gewöhnlich stark verkürzt dargestellt wird. Mit der Aufklärung der DNA-Struktur wurde zwar ein Paradigmenwechsel eingeleitet. Das bis heute prägende Feld der molekularen Grundlagen der Genetik wurde jedoch erst nach der Struktur-Aufklärung formiert. Erstaunlicherweise kursieren bis heute mehrere Versionen des molekularen Dogmas, die auf Watson und Crick zurückzuführen sind. Es ist eine Geschichte von begrifflichen Missverständnissen und problematischen Verallgemeinerungen.

Richard Dawkins hat vor einigen Jahren mit sichtlichem Amüsement darauf hingewiesen (Dawkins 2004), dass Crick in einem Interview 1979 ganz offen zugestand, dass seine Wortwahl vom „Dogma“ nicht etwa ungeschickt, sondern ein Missverständnis des Begriffs war, da er unter einem Dogma das Fehlen von Evidenz verstand. Crick wollte eine Hypothese aufstellen, deren erste Formulierung besagte: „Once information has got into a protein it can't get out again“ (Crick 1956). Hier spricht er auch von einer „Doktrin der Triade“, was sich auf die drei chemischen Biomoleküle (DNA, RNA, Protein) bezieht. Als Francis Crick 1970 sein Verständnis des zentralen Dogmas der Molekularbiologie neu formulierte, bezog er frühere Missverständnisse bereits mit ein und versuchte Klärungen vorzunehmen. Cricks molekulares Dogma von 1970 lautet: Es gibt *keinen sequentiellen Informationstransfer* von Proteinen zu DNA, RNA oder Proteinen (Crick 1970).

Gegenüber der triadischen Darstellung Cricks setzte sich Watsons Konzept vom linearen Informationsfluss von DNA über RNA zu den Proteinen durch. Sowohl Watson als auch Crick griffen im Falle von DNA und RNA zur Abkürzung für das chemische Monomer, wählten im

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

Falle des Proteins aber das funktionale Biopolymer (statt dem chemischen Monomer AA). Dadurch wird terminologisch ein einfaches und falsches Verhältnis von Information und Funktion suggeriert. Die vermeintlich einsinnige Richtung des Informationsflusses bot eine empirische Grundlage für den genetischen Determinismus. Informationen fließen auf molekularer Ebene aber nicht nur in eine Richtung. Es muss darum spezifiziert werden, welche Informationen auf welche Weise „fließen“ bzw. genauer wie diese ineinander umgewandelt werden. Zu unterscheiden ist zwischen der Richtung, in der Informationen zwischen den drei Biopolymerklassen DNA, RNA und AA ausgetauscht werden können, und dem Typ von Informationen. Das molekulare Dogma ist nur für den Typus sequentieller Information in der Weise haltbar, die Crick 1970 spezifiziert hatte: Die Translation ist ein unidirektionaler Übersetzungsvorgang vom NA- in das AA-basierte Alphabet.

Diese Unidirektionalität der Translation sollte nicht mit der „genetischen“ Kodierung verwechselt werden. Letztere ist zwar beinahe universell gültig, aber arbiträr (Stegmann 2004) - und es gibt Ausnahmen (Horowitz u. Gorovsky 1985; Santos u. a. 1997). Der genetische Code ist außerdem selbst ein evolutionäres Produkt. Die nahezu universelle Gültigkeit des genetischen Codes wurde selbst zum „universellen Enigma“: „It seems that the two-pronged fundamental question: ‚why is the genetic code the way it is and how did it come to be?‘, that was asked over 50 years ago, at the dawn of molecular biology, might remain pertinent even in another 50 years. Our consolation is that we cannot think of a more fundamental problem in biology.“ (Koonin u. Novozhilov 2009) Die Entstehung des genetischen Codes gehört zu den großen ungelösten Rätseln in der Verbindung von Molekular- und Evolutionsbiologie. Es scheint unnötig zu erwähnen, dass eine genetische Selektionstheorie die Entstehung der eigenen Grundlagen nicht erklären kann. Selektionstheoretische Modelle in der protogenetischen RNA-Welt werden heute favorisiert. In einer jüngeren Theorie wird ein koevolutionäres, lamarckistisches Szenario favorisiert: „Evolution of the genetic code, translation, and cellular organization itself follows a dynamic whose mode is, if anything, Lamarckian.“ (Vetsigian u. a. 2006) Aus epigenetischer Perspektive scheint eine Reflexion auf die Anpassungsfähigkeiten einfacher RNA-basierter Systeme angebracht. Ein besseres Verständnis der Evolution protogenetischer Systeme wird vermutlich unseren Blick auf spätere Anpassungsprozessen verändern; insbesondere wenn sich zeigen sollte, dass einfache Systeme adaptiver sind als angenommen.

In der Geschichte des molekularen Dogmas lassen sich also wenigstens zwei Tendenzen finden: eine Tendenz zur Verallgemeinerung und Aufladung des Konzeptes mit Beweiskraft, die es nicht haben kann (etwa zu Fragen der Vererbung erworbener Eigenschaften oder zur Logik der Ontogenese) und eine Tendenz zur Reduktion auf eine bis heute haltbare Kernaussage, deren Relevanz selbst merkwürdigerweise kaum diskutiert wird. Beide Rollen spielt das molekulare Dogma heute noch und ist damit immer noch paradigmatisch für das Weltbild der molekular-

5 Genetische und epigenetische Evolution

genetischen Evolutionstheorie. Die (teilweise irritierten und irritierenden) Kritiken am molekularen Dogma haben es dabei mit einem schwer fassbaren Objekt der Kritik zu tun, weil die eben erwähnten Rollen so unterschiedlich sind. Das molekulare Dogma spielt mit seinen Kritikern bisweilen Hase und Igel. Eine differenziertere Terminologie biologischer Informationen verspricht einen Ausweg aus dieser wissenschaftstheoretisch unbefriedigenden Situation.

Mendels Merkmale und epigenetische Allele

Was bedeutete die Molekularisierung der Genetik für die klassische Genetik? Am Beispiel der mendelschen Allele lässt sich exemplarisch zeigen, dass der Übergang von der klassischen zur molekularen Genetik auch eine epigenetische Dimension in Mendels Untersuchungen aufgedeckt hat. Bis heute sind von den sieben rezessiven Erbmerkmalen erst vier molekularbiologisch aufgeklärt. Im Einzelfall ist auch hier noch nicht sicher, ob es für die Merkmale nicht auch alternative, ergänzende Erklärungen gibt. Funktionsverluste können verschiedene Ursachen haben. In den aufgeklärten Fällen ließen sich die (bei Hybriden) dominierenden Merkmale auf das Verhalten von zwei Enzymen, einem Regulator biochemischen Stoffwechsels und einem Transkriptionsfaktor zurückführen (Ellis u. a. 2011). Die abweichenden Mutanten, die für die rezessiven Merkmale zuständig sind, führen jeweils zum Funktionsausfall (Ellis u. a. 2011):

- Eine Insertion von 6 Nukleotiden führt dazu, dass das betroffene Protein (mit zwei zusätzlichen Aminosäuren) im Chlorophyll-Abbau fehlt, sodass bei reifen Samen statt der gewöhnlichen gelben weiterhin eine grüne Färbung zu erkennen ist.
- Eine Splicing-Variante verändert den betroffenen Transkriptionsfaktor derart, dass dessen Funktionsverlust zu einem Ausfall der Anthocyan-Produktion führt; die Blütenblätter sind weiß statt purpur.
- Der Verlust eines einzigen Nukleotids führt zu einer reduzierten bis fehlenden Aktivität des betroffenen Enzyms und hat eine Wachstumsstörung zur Folge.
- Die Insertion eines Transposons führt zu einer runzligen Gestalt der Samen.

Der letzte Fall ist besonders aufschlussreich. Der phänotypische Effekt wird erst in der Reifung der Erbsensamen erkennbar: Viele Mutationen zeigen sich erst im Laufe der Entwicklung. Die Samen der betroffenen Mutation sind runzlicher Gestalt. Die äußerliche sichtbare Erscheinung wird von einer Reihe physiologischer Effekte begleitet: Der Verlust einer Isoform des Stärke-Verzweigungs-Enzyms durch die Transposon-vermittelte Insertion von 800 Nukleotiden in der entsprechenden DNA-Sequenz führt zu reduzierter Stärke-Synthese, diese zu einer

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

Sucrose-Akkumulation und hat darüber Auswirkungen auf osmotischen Druck, Wassergehalt, Zellgröße, Proteinspeicherung, Beeinträchtigung weiterer Stoffwechselprozesse etc. und erklärt die runzlige Samenform (Bhattacharyya u. a. 1990). Obwohl vermutlich nur die Isoform eines Enzyms ausfällt, sind Metabolismus und Entwicklung in vielfältiger Weise beeinträchtigt. In diesem wie in allen anderen Fällen beruht das rezessive Allel immer auf Sequenzveränderungen, die zu einem dysfunktionalen Protein führen und die Einschränkung bzw. den Ausfall der Proteinaktivität molekulare Folgen nach sich zieht. Es ist nicht klar, worauf dieser Ausfall beruht: Wie stark sind die betroffenen Enzyme funktional eingeschränkt? Haben sie auch negative Effekte? Wird ihre Expression aktiv unterdrückt?

Das Beispiel der runzlichen Samen hat noch eine epigenetische Seite, die auch in den Beobachtungen Mendels und seiner Zeitgenossen implizit vorhanden ist: Mendel verweist in seiner Publikation darauf, dass in Folgegenerationen (entgegen der Erwartungen der bloßen Rekombinatorik) des Öfteren Reversionen der rezessiven Merkmale zu bemerken sind. Im Fall der Transposon-Insertion ist dies erklärbar, weil sekundäre Prozesse auch wieder zur Exzision der betroffenen Transposon-Stelle führen könnten. Bishop (1996) diskutiert die Möglichkeit, dass rezessive Allele, die auf der Aktivität von Transposon-Elementen beruhen, in die dominanten Allele umgewandelt werden könnten. Derartige Prozesse könnten einige der zu Darwins Zeiten bekannten Reversions-Phänomene und damit die Abweichungen von den mendelschen Regeln erklären.

Die Aufklärung der molekularen Grundlagen zeigt: Die rezessiven Merkmale in Mendels Untersuchungen beruhen auf Störungen der Epigenese, ihre Ursachen sind sequentielle Veränderungen mit epigenetischen Folgen. Im Falle der runzlichen Samen sind die genetischen Veränderungen sogar epigenetischen Ursprungs. Dominanz und Rezessivität könnten zudem selbst auf onto- und phylogenetischen Veränderungen des epigenetischen Systems basieren (siehe 5.1.5). Hinter den mendelschen Phänomenen verbirgt sich eine Welt komplexer, molekularer Netzwerke, deren genetisch bedingte Vererbung in besonderen Fällen den mendelschen Regeln folgt. Hinter Mendels Zahlen verbergen sich keine allgemeinen Gesetze der Vererbung, sondern eine chromosomale Dynamik (siehe 5.1). Die heute bekannten, molekularen Grundlagen der Vererbung stehen zwar in einer Tradition der klassischen Genetik, der häufige Rückbezug auf Mendels Regeln ist aber irreführend und verschleiert noch immer den nicht-trivialen Übergang von der klassischen zur molekularen Genetik.

5.3.2 Lernen in kybernetischen und autopoietischen Systemen

Historisch betrachtet lagen mit den Konzepten einer organischen Selektion, sozialer Vererbung (siehe 4.3.4) und der genetischen Assimilation (siehe 5.2.5) bis in die Anfänge der molekularen Genetik nur wenige Versuche vor, das neolamarckistische Schlagwort einer „Vererbung erworbener Eigenschaften“ theoretisch zu konkretisieren bzw. differenzieren. Wir haben gesehen, dass gerade der naive Lamarckismus bei Lamarck selbst nicht vorzufinden ist. Die späteren theoretischen Rekonzeptualisierungen (und begrifflichen Distanzierungen) sind als eine Reaktion auf Darwins Neolamarckismus und die postdarwinschen Debatten (siehe 4.2 und 4.3) zu verstehen. Erst mit Aufklärung der molekularen Grundlagen der Vererbung eröffnete sich wieder die Möglichkeit einer lerntheoretischen Annäherung an evolutionäre Anpassungsprozesse. Mit Gregory Bateson und Humberto Maturana haben ein Vertreter der Kybernetik und der Selbstorganisationstheorie sich schon vor Aufkommen der jüngeren Epigenetik mit der Möglichkeit onto- bzw. phylogenetisch relevanten Lernens beschäftigt.

Somatischer Wandel stochastischer Systeme

Gregory Bateson interessierte sich für einfache, allgemeine Muster in der Natur (Bateson 1987, S. 10 ff.). Bei seiner Suche ließ sich Bateson von Parallelen zwischen natürlichen und geistigen Prozessen leiten. Die cartesianische Spaltung von Materie und Geist und ein rein quantitativer Zugang zur Natur hätten die Suche nach Mustern, Gestalten und Unterschieden verhindert (Bateson u. Bateson 2005, S. 90). Ähnlich wie Waddington lehnt er die von Whitehead kritisierte „Bifurkation der Natur“ ab und hat eine system- und kommunikationstheoretische Perspektive auf den Organismus und seine Evolution favorisiert.

In seinen evolutionstheoretischen Schriften hat Bateson in den 60er und 70er Jahren versucht, die Argumente gegen den Lamarckismus kommunikationstheoretisch und kybernetisch zu begründen. Dabei geht er nicht von einer prinzipiellen Barriere für den Informationsfluss von Soma zur Keimbahn hinaus. Bateson geht es darum, dass wir zwischen deskriptiver und explanatorischer Ebene trennen und „dass die Prinzipien, nach denen sich die Ordnung von Phänomenen richtet, nicht als durch die Phänomene verändert gedacht werden sollen“ (Bateson 1992, S. 445). Nur bei analytischer Schärfe bzgl. dieser Differenz sei die Unterscheidung verschiedener Ebenen des Lernens möglich. Die entscheidende Barriere in Batesons Konzeption ist der Schritt vom Lernen des Typus I zum Lernen des Typus II. Vererbungssysteme können lediglich ein Lernen erster Stufe zeigen. Bateson lehnt nicht ab, dass wir in der Phylogenese Formen des Lernens erster Stufe finden können, hält aber Formen des Lernens zweiter Stufe („lernen zu lernen“) erst ab einer bestimmten Phase der Ontogenese (also bei Tieren ab einer bestimmten Komplexität von Nervensystem und Verhalten) reserviert. Das Lernen erster Stufe im Vererbungssystem (so-

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

matische Veränderungen) ist für das Überleben aber notwendig. Diese somatische Anpassungsfähigkeit fungiert zum einen als zeitlicher Puffer für „geeignete genotypische Veränderungen“ (Bateson 1992, S. 447) und zum anderen als systemischer Puffer für eben diese genotypischen Veränderungen (Bateson 1992, S. 448). Somatischer Wandel ist also möglich und geht genotypischen Veränderungen voraus, es gibt aber keine Rückkopplung zwischen diesen beiden Typen der Veränderungen.

Bateson formuliert Falsifikationsbedingungen für die Möglichkeit eines Lernens zweiter Stufe im Vererbungssystem: „Sollte bekannt werden, dass der genotypische Fundus auch in gewissem Maße analog ist“, dann „wäre es denkbar, dass das mutierende Gen ‚langer Hals‘ die Mitteilung derjenigen Gene modifizieren könnte, die die Entwicklung des Herzens beeinflussen.“ (Bateson 1992, S. 448). Pleiotropische Effekte von Genen werden dann relevant, wenn die „Auswirkungen von Gen A auf den Phänotyp und seine Auswirkung auf den phänotypischen Ausdruck von Gen B für die durchgängige Integration und Anpassung des Organismus wechselseitig angemessen sind“ (Bateson 1992, S. 448). Batesons Überlegungen sind von Waddingtons Theoriebildung beeinflusst, werden aber in einem lerntheoretischen Ansatz integriert und greifen insofern wieder auf die Diskussionen zur organischen Selektion zurück.

Batesons Explikation der Prämissen einer (nicht-)lamarckistischen Evolution ist noch heute von hohem analytischem Wert: Während in den letzten Jahren vermehrt über epigenetische Mechanismen und Markierungen und deren transgenerationale Bedeutung diskutiert wird (Daxinger u. Whitelaw 2012), mangelt es oft an der fragenden Haltung Batesons. Noch in seinen letzten Schriften fragte Bateson: „Wie würde das Ganze der Biologie aussehen, wenn die Vererbung erworbener Eigenschaften allgemein wäre? Welche Auswirkungen hätte ein solcher hypothetischer Prozess auf die biologische Evolution?“ (Bateson u. Bateson 2005, S. 131) Das drängende Fragen führt weiter, weil es Grundlagen klären und Erklärungslücken freilegen kann.

In seinem lerntheoretischen Ansatz ist der unproduktive Gegensatz von selektionstheoretischen und lamarckistischen Anpassungstheorien überwunden. Die Unterscheidung von Anpassung und Anpassungsfähigkeit kann durch die Unterscheidung mehrere Ebenen der Angepasstheit und mehrerer Typen der Anpassung konkretisiert werden. Es ist ein lerntheoretischer Unterschied, ob wir epigenetische Befunde im Sinne ontogenetischer Anpassungsprozesse erster Stufe verstehen oder darin Hinweise auf höhere Lernfähigkeiten sehen.

Batesons Argumentation zielt nicht auf einen Unterschied zwischen Genotyp und Phänotyp selbst, sondern auf den Unterschied zwischen genotypischer und phänotypischer Veränderungen ab. Die beiden Typen von Veränderungen fasst Bateson als Ausdruck zweier Systeme, die nicht-überlappende Quellen der Veränderlichkeit haben. Beide Typen von Systemveränderungen sind stochastischer Natur. Während die Ursprünge der geno- und phänotypischen Veränderlichkeit logisch und mechanistisch unabhängig sein sollen, kommt es im performativen Grenzfeld bei-

5 Genetische und epigenetische Evolution

der Systeme zur Ausbildung einer Reibungszone. Diese somatische und ontogenetische Schnittstelle ist durch „Zeit und „System“ gepuffert. Damit rückt die Temporalität des System in eine explanatorische Rolle.

Es geht dabei nicht um die Störungsrobustheit des Systems (Félix u. Wagner 2008), sondern um eine Pufferung der beiden stochastischen Systeme. Diese Pufferung soll genau jene Vermischung verschiedener Typen und Ebenen von Informationen verhindern, die bei einer direkten Vererbung erworbener Eigenschaften angenommen werden müsste: Ein „fortlaufender Evolutionsprozess [...] aus sukzessiven, äußerlich adaptiven, genotypischen Veränderungen“ ist nicht möglich, weil die Folgen solcher sukzessiver Veränderungen durch das Soma nicht gepuffert werden könnten (Bateson 1992, S. 450). Der Genotyp selbst darf nicht direkt an die Umweltveränderungen angepasst werden, weil es dabei zu einem Informationsverlust kommen würde.

Bateson unterscheidet zwei Typen der somatischen Veränderlichkeit: Akklimatisierung und Gewohnheitsbildung. Beide Formen charakterisiert er als reversible Veränderungen verschiedener zeitlicher Skalierung. Solche Veränderungen hält er ab einem bestimmten Maße für kommunikationsökonomisch unrentabel und bringt Baldwins Theorie der organischen Selektion in einer neuen Variante ins Spiel: „Es scheint daher, dass der biologische Evolutionsprozess kontinuierlich sein könnte, wenn es eine Klasse von Mutationen oder anderen genotypischen Veränderungen gäbe, welche die Lamarcksche Vererbung simulieren würde. Die Funktion dieser Veränderungen bestünde darin, durch ein genotypisches *fiat* diejenigen Charakteristika zu erreichen, die der Organismus zu der gegebenen Zeit bereits durch die unökonomische Methode der somatischen Veränderung erlangt.“ (Bateson 1992, S. 454) Bateson argumentiert also nicht für eine genetische Assimilation wie Waddington, sondern für eine Simulation lamarckscher Vererbung.

Bateson argumentiert, dass eine direkte Vererbung der durch „somatische Homöostase erlangten Charakteristika“ nicht die Regel sein könne, denn „es würde nicht gehen“ (Bateson 1992, S. 455). An diesem Punkt greift auch Bateson (wie viele Vertreter der modernen Evolutionstheorie) auf das Argument der theoretischen Unmöglichkeit direkter Vererbung zurück. Diese Unmöglichkeit begründet Bateson durch zwei Argumentationsfiguren.

Batesons erstes Argument ist ökonomischer Natur: „es wäre alles andere als ökonomisch, durch genotypische Veränderungen *alle* Variablen festzulegen“ (Bateson 1992, S. 455) Bateson argumentiert gegen eine direkte kausale Wirkung von Umweltveränderungen auf genomische Veränderungen, aber auch für die Vorteile einer nicht-genetischen Steuerung aus Gründen einer ökonomischen Flexibilität. Darüber hinaus würde eine lamarcksche Vererbung ohne eine Selektionsmechanismus den „Anteil nicht lebensfähiger genotypischer Veränderungen erhöhen“ (Bateson 1992, S. 456). Damit deutet Bateson eine Vereinbarkeit zweier verschiedener Erklärungstypen auf Basis ökonomischer Argumente an. In einer späteren Auseinandersetzung hat

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

Bateson diese ausgleichende Argumentation noch stärker gemacht. Dass „die Vererbung erworbener Eigenschaften mit dem Verlust der Freiheit einher ginge, den individuellen Körper als Reaktion auf die Anforderungen der Gewohnheit oder Umgebung hin zu modifizieren“ (Bateson 1987, S. 188), relativiert er: Freiheitsverluste (durch einfache lamarcksche Vererbung) könnten in Kauf genommen werden, dürften aber nicht die Regel sein. Es kommt also auf die Umstände an.

Laut Batesons zweitem Argument würde die notwendige Verzögerung zwischen somatischen Veränderungen und genotypischen Veränderungen (also der temporale Puffer der beiden Systeme) durch eine direkte Weitergabe von Umwelteffekten an Soma und Keimbahn einfach verschwinden. Zeitliche Verzögerung ist bei Bateson eine notwendige Bedingung für das Lernen der ersten Stufe. Das Soma gilt Bateson als ein „Arbeitsmodell“, an dem in der „Werkstatt“ experimentiert und verändert werden kann, ohne dass sofort der Genotyp verändert würde. Auch hier finden wir also wieder ein Pufferargument, das die Trennung der zwei stochastischen Systeme begründet, dadurch die Möglichkeit eines simulierten Lamarckismus ermöglicht und das durch eine lamarcksche Vererbung „unzulässig verkürzt“ (Bateson 1992, S. 456) würde.

Erst durch die Unterscheidung und temporale Verzögerung zwischen den verschiedenen Systemebenen wird das möglich, was in Batesons Lerntheorie notwendiger Bestandteil ist: die (Selbst-)kontrolle. Aus kybernetischen Überlegungen folgert Bateson: „Für alle diese [homöostatischen] Systeme [...] ist wichtig, dass das höhere Kontrollsystem *hinter* den Ereignissequenzen im peripheren homöostatischen Kreislauf *herhinkt*.“ (Bateson 1992, S. 456, Hervorhebungen im Original) Bateson charakterisiert Genotyp und Soma als stochastische *und* homöostatische Systeme und stellt eine systemische Ordnung fest: Der Genotyp ist gegenüber dem Soma ein höheres Kontrollsystem und muss darum auch langsamer auf Veränderungen reagieren.

An dieser Stelle lässt sich zeigen, dass Batesons Argumentation neue Horizonte für eine epigenetische Argumentation eröffnet: Seine Argumente für eine Pufferung der Kluft zwischen Genotyp und Phänotyp sind überzeugend und zeigen die Grenzen eines einfachen Lamarckismus (im Sinne direkter Vererbung). Aus Batesons Verzögerungsargument lässt sich jedoch nicht ableiten, wie diese Verzögerung selbst zu erklären ist; sie ist notwendig, aber wird biologisch nicht erklärt. Bateson verlässt den Rahmen der Synthetischen Evolutionstheorie nicht: „Wenn, wie zu vermuten steht, sowohl die Mutation als auch die Umverteilung der Gene in gewissem Sinne zufällige Phänomene sind, dann sind zumindest die Chancen beachtlich, dass die eine oder andere dieser Möglichkeiten ergriffen wird. [...] Die bestätigenden Mutationen, auf denen die Hypothese beruht, werden gewöhnlich *unsichtbar* sein.“ (Bateson 1992, S. 457). Das Verhältnis der beiden stochastischen Systeme ist also selbst nicht molekularbiologisch vermittelt. Die Kluft zwischen den Systemen wird durch eine Koinzidenzannahme geschlossen, die an Simpsons Argumentation erinnert (siehe 5.2.5). Die genotypischen Veränderungen, welche eine geeignete

5 Genetische und epigenetische Evolution

Reaktion auf die somatischen Veränderungen darstellen, müssen zufällig auftreten und können sich dann selektionstheoretisch durchsetzen.

Die entscheidenden Veränderungen sollen „unsichtbar“ sein: „Die bestätigenden Mutationen, auf denen diese Hypothese beruht, werden gewöhnlich *unsichtbar* sein. Es wird nicht möglich sein, aus den vielen Mitgliedern einer Population, die durch somatische Veränderung eine gegebene Anpassung an Umweltbedingungen erreichen, unmittelbar die wenigen herauszugreifen, bei denen dieselbe Anpassung durch die genotypische Methode geleistet wird.“ (Bateson 1992, S. 457 f.) Während Bateson auf eine empirische Schwierigkeit hinweist, bleibt die Diskussion einer theoretischen Schwierigkeit aus. Die behauptete Unsichtbarkeit im Modell Batesons ist als Hinweis auf die argumentative Schwäche der zufälligen Koinzidenz von genotypischen und phänotypischen Veränderungen selbst zu lesen. Auch in Batesons Ansatz gibt es keine Möglichkeit der Einflussnahme phänotypischer auf genotypische Veränderungen. Bateson ist sich zumindest des Problems einer unüberbrückten Kluft der beiden System bewusst und verweist auf populationsbiologische Studien, um den Unterschied zwischen somatischer Flexibilität und genotypischer Variabilität empirisch kenntlich zu machen (Bateson 1992, S. 459). Doch auch diese Unterscheidung hält Bateson für schwierig und möchte „das alles dahingestellt sein lassen“ (Bateson 1992, S. 459). Batesons Offenheit ist für eine kritische Lektüre äußerst hilfreich, weil sie die explanatorische Lücke erkennbar lässt, die seinem Modell zugrunde liegt. Können wir diese Lücke mit Hilfe epigenetischer Befunde anders schließen als dies zu Batesons Zeiten denkbar war?

Darwin hatte sich im Fortlauf späterer Auflagen vom „Ursprung der Arten“ und in nachfolgenden Büchern zu einer stärkeren Integration lamarckscher Vererbung hin bewegt (siehe 4.2). Diesen konzeptuellen Schritt kritisiert Bateson noch in seinen späten Schriften als eine falsche Abkürzung. Bateson vermutet in eine falsche logische Typisierung bei der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften: „Irgendwo in der Abfolge von Handlungen und Ideen dürfen wir erwarten, eine Klasse zu finden, die behandelt wurde, als ob sie eines ihrer Glieder wäre; ein als Regel behandelter Einzelfall oder eine als Einzelfall behandelte Regel.“ (Bateson u. Bateson 2005, S. 132). Im Lamarckismus wird laut Bateson nicht die Vererbung einer (durch Gebrauch) veränderlichen Eigenschaft behauptet, sondern die Vererbung des Zustandes, der durch die Veränderung erreicht wird. Bateson kritisiert, dass dieser spezifische Zustand dem Elternorganismus gar nicht eigen sein kann. Würden solche Zustände vererbt werden können, dann käme dies einem (auf Dauer tödlichen) „Verlust der Flexibilität“ gleich (Bateson u. Bateson 2005, S. 133). Umgekehrt wirft Bateson dem naiven Lamarckismus also vor, dass nicht die Potentialität der Veränderung weitergegeben werden solle, sondern ein spezifischer Zustand. Batesons Kritik des Lamarckismus bzw. eines lamarckistischen Konzeptes direkter Vererbung trifft sich

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

mit Lamarcks Ablehnung direkter Wirkungen. Eine epigenetische Vererbung in dem von Bateson beschriebenen Sinne ist problematisch, weil nicht klar ist, wie durch diese Art von Lernen die Anpassungsfähigkeit erhöht und alternative Entwicklungsmöglichkeiten angeeignet werden können.

Es ist gleichwohl nicht auszuschließen, dass es evolutionäre Flexibilitätsverluste auf einer genomischen Ebene gibt. Gerade sekundäre Reduktionen auf genomischer (aber auch physiologischer) Ebene sind vielfach nachgewiesene Phänomene der Evolution (Moran 2002; Olson 1999). Verluste der Flexibilität können tödlich sein, müssen es aber nicht. Es ist denkbar, dass gerade reduktive evolutionäre Entwicklungen etwa die phänotypische Plastizität und (was damit nicht gleichgesetzt sein soll) die Variabilität innerhalb einer Population einschränken. Derartige Reduktionen können als Komplexitätsreduktionen einen positiven systemischen Effekt und Überlebensvorteil bieten. Selektionstheoretische Argumentationen sind sehr wohl mit Flexibilitätsverlusten in Einklang zu bringen. Auch direkte Vererbungseffekte sind denkbar, wenn wir diese nicht als Teil eines epigenetischen Anpassungsprozesses, sondern als eine äußerlich bewirkte Veränderung betrachten, die das System notgedrungen in eine veränderte Situation bringen. Die Benennbarkeit von Nachteilen direkter Vererbung spricht nicht gegen derartige Effekte, sondern dafür, dass diese Effekte weitere Anpassungen erfordern können, ohne welche es zum Aussterben von Individuen, Populationen und Arten kommen kann. Batesons Argumentation lässt sich also progressiv wenden.

Bateson ist unbedingt zuzustimmen, dass in der Diskussion um das Für und Wider einer Vererbung erworbener Eigenschaften vor der Verwechslung verschiedener Ebenen (des Lernens, aber auch der Vererbung selbst) gewarnt werden muss. Gerade Batesons (und Waddingtons) Unterscheidung zwischen einem bestimmten Zustand, der durch ein flexibles Entwicklungssystem möglich ist, und der Gesamtheit der möglichen Zustände („Potentialität“) ist von enormer Bedeutung. Die konzeptuelle Übernahme dieser logischen Unterscheidung eröffnet neue Optionen für die epigenetische Theoriebildung: Wir können uns direkte transgenerationale Effekte der Umwelt so vorstellen, dass es dabei nicht zur Selektion bestimmter Eigenschaften, sondern zur Veränderung von systemischen Variablen kommt. Derartige Veränderungen könnten mit einer Verformung der epigenetischen Landschaft einhergehen. Die Veränderung von Entwicklungsfaktoren kann selbst die Veränderlichkeit der Ontogenese verändern und damit Einfluss auf das Verhältnis von ontogenetischer Variabilität und Umweltveränderungen nehmen. Epigenetische Veränderungen können darum nicht nur Einfluss auf den Verlauf der Ontogenese, sondern (mit Verzögerung) auch der Phylogenese nehmen. Batesons logische Typisierungen ist hilfreich, um verschiedene Typen des Lernens und verschiedene Ebenen der Wechselwirkung nicht zu verwechseln. Die bei Waddington gemachte Unterscheidung von Anpassung, Anpassungsmöglichkeiten und Anpassungsfähigkeiten fungiert im Sinne dieser von Bateson geforderten Begriffsklä-

5 Genetische und epigenetische Evolution

rung. Dennoch hat Bateson seinen deskriptiven Unterscheidungen von Lerntypen eine zu große ontologische Bedeutung beigemessen. Anders er vermutet hat, dürften Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Ebenen evolutionärer Systeme selbst ein Charakteristikum dieser Systeme sein. Die produktiven Wechselwirkungen zwischen Systemebenen führen nicht zwingend zu einem Kollaps der Systemkomplexität, sie können selbst ein evolutionäres *Movens* werden.

Aus epigenetischer Sicht ist zu fragen, ob wir heute nicht erste Befunde für ein Lernen zweiter Stufe erhalten haben. Die zweifache Kontrolle von Parametern könnte neue Typen der Autoregulation in molekularen Systemen (insbesondere in der molekularen Triade von DNA, RNA und AA) ermöglichen. Die Möglichkeit mehrerer Ebenen der kybernetischen Kontrolle ist auf ihre evolutionsbiologische Relevanz zu prüfen. Sowohl bei der Identifikation solcher Kontrollstrukturen als auch der Erklärung der evolutionären Entstehung solcher Strukturen könnten sich epigenetische Mechanismen und Informationen als geeignete Bindestelle zwischen Genotyp und Phänotyp sowie Ontogenese und Phylogenese herausstellen.

Auch Batesons Überlegungen zu höherstufigen Lerntypen (also jenseits der Stufe II) haben eine implizit evolutionäre Relevanz, weil Batesons Argumentation nahelegt, dass sich rückbezügliche Strukturen auf vorhandene Strukturen beziehen und dadurch weitere Ebenen der Selbstkontrolle erreichen lassen. Die evolutionäre Dimension einer mehrstufigen Lerntheorie im Sinne Batesons liegt darin, dass wir die Entstehung neuer Lernstufen selbst als bedeutsame evolutionäre Ereignisse begreifen könnten, die womöglich sogar eine Grundlage zur Vereinheitlichung dessen liefern, was unter dem Konzept der „evolutionären Transitionen“ firmiert. Eine molekulare Evolution der Lernfähigkeiten wäre naturhistorisch früher zu verorten als die Evolution neuronalen Lernens. Die Weiterentwicklung einer solchen evolutionären Lerntheorie könnte Auswirkungen sowohl auf die Rekonstruktion der Naturgeschichte als auch die systematische Ordnung haben. Darüber hinaus bestärkt eine evolutionäre Lerntheorie jene Seite des darwinschen Denkens, die heute allgemein negiert wird: eine Anpassungstheorie, bei der Selektionsprozesse zwar eine Rolle spielen können, nicht aber als alleiniges Explanans fungieren. Ein empirisch und theoretisch besseres Verständnis der Zusammenhänge genetischer und epigenetischer Befunde könnte zu einer Synthese selektions- und selbstorganisationstheoretischer Anpassungstheorien führen.

Indem Bateson eine erweiterte Terminologie bzgl. kybernetisch motivierter Ebenen bzw. Typen des Lernens einführt, werden nicht nur mehrere Typen des Lernens, sondern auch eine Genealogie evolutionären Lernens denkbar. Zugleich besteht aber auch die Gefahr einer apriorischen Hierarchisierung evolutionärer Mechanismen, die Effekte zwischen Systemebenen (die heterarchische Dimension der Systemdynamik) unkenntlich machen könnte. Für die Konzeption epigenetischer Evolution stellen Batesons Arbeiten einen theoretischen Fundus dar, weil er als einer der ersten Theoretiker sowohl eine rein genetische als auch rein ontogenetische Evolu-

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

tionstheorie überwunden hat, ohne dabei die stochastische Natur von Genetik und Ontogenese zu ignorieren.

Die theoretisch innovative Wirkung von Batesons Begriffsklärungen wird an einer informationstheoretischen Unterscheidung deutlich, die er in die Molekularbiologie eingeführt hat: Bateson unterscheidet (parallel zu den beiden stochastischen Systemen) strikt zwischen analogen und digitalen Informationen, um seine Zurückweisung des Lamarckismus durchhalten zu können. Die informationstheoretische Begründung der Barriere bzw. Pufferung der Systeme ist zweifellos ein Fortschritt gegenüber dem molekularen Dogma. Aus heutiger genetischer wie epigenetischer Perspektive ist Batesons Barriere aber nicht mehr haltbar und stellt ein theoretisches Erbe der Weismann-Barriere dar. Bateson behauptet nicht nur die Unterscheidbarkeit verschiedener Informationstypen, sondern ihre kausale Unabhängigkeit. Genau diese Annahme ist aus heutiger Sicht bezweifelbar: Epigenetische Markierungen stellen eine von mehreren Weisen dar, wie analoge Informationen die Bedeutung digitaler Informationen verändern können, *ohne* dass der Unterschied der beiden Informationstypen dadurch verschwinden würde.

Aktuelle konzeptuelle Versuche, die epigenetischen Markierungen lediglich als zweiwertige, digitale Informationen darzustellen, sind Ausdruck eines Unbehagens mit dem hybriden Status epigenetischer Informationen: Diese sind Hybride zwischen Genotyp und Phänotyp *und* Hybride zwischen analogen und digitalen Informationen. Die DNA-Methylierung lässt sich beispielsweise zugleich als chemische Modifikation der C-Base, aber auch als fünfte Base interpretieren. Der semantische Wert der epigenetischen Information ist kontextabhängig. Epigenetische Informationen können darum selbst eine vermittelnde und transformierende Rolle zwischen verschiedenen Informationssystemen und -typen einnehmen. Da diese Informationen selbst für weitere Einflüsse zugänglich sind, legen sie zugleich die Grundlage für eine Kontrolle dieser hybriden Informationsebene: Die epigenetischen Informationen eröffnen wie schon die Genregulation einen neuen Möglichkeitsraum. Monods Konzept der „gratuité“ ist auch auf epigenetische Informationen anwendbar und verweist auf den systemischen Zusammenhang zwischen Genregulation und Epigenetik. Epigenetische Informationen begründen dadurch einen irreduziblen Zusammenhang zwischen dichotom gedachten Welten von Genom (als Sphäre vermeintlich reiner Information) und Metabolom (als Sphäre vermeintlich reinen Stoffwechsel). Batesons analytische Unterscheidung von analog und digital ist mit einer kausalen Interferenz der Informationstypen vereinbar, ohne dass die logische Typisierung Batesons damit obsolet würde.

Selektion, Epigenese und Lernen im dynamischen Determinismus

Humberto Maturanas Schriften zur Biologie verbinden konstruktivistische und systemtheoretische Konzepte zu einem eigenständigen Verständnis von Organisation. Die Annahme einer operativen Geschlossenheit des Systems und die Beobachterabhängigkeit wissenschaftlicher Zugänge zum System sind in der These vom autopoietischen Organismus verschränkt. Die erkenntnistheoretische Perspektive auf den Organismus lässt sich als eine Weiterentwicklung der kantschen Tradition verstehen. Wir haben gesehen, dass auch Waddington eine relativistische Perspektive auf den Organismus vertreten hat. Bei Maturana unterliegt der sich selbst herstellende Organismus aber einem strukturdynamischen Determinismus. Nicht die Struktur, aber die Dynamik der Struktur muss in jedem Moment als determiniert beschrieben werden. Die Dynamik selbst ist nicht mehr beeinflussbar: „Da eine naturwissenschaftliche Erklärung die Herstellung eines strukturdeterminierten Systems, d.h. eines Mechanismus verlangt, der das zu erklärende Phänomen erzeugt, können wir als Naturwissenschaftler nur mit strukturdeterminierten Systemen arbeiten und nichts mit Systemen anfangen, die sich aufgrund der Einwirkung externer Kräfte verändern.“ (Maturana 2000, S. 170 f.)

Maturanas Ansatz zur Erklärung ontogenetischer und phylogenetischer Veränderungen orientiert sich an physikalischen Analogien: „Ein Boot treibt auf dem Meer, sagt man, wenn es führungslos dahingleitet und so einen Kurs nimmt, der von Augenblick zu Augenblick durch sein Interagieren mit Wellen und Wind erzeugt und so lange fortgesetzt wird, wie es auf dem Wasser schwimmt (seine Anpassung bewahrt), und seine Form behält (seine Organisation bewahrt). Ein treibendes Boot folgt daher einem Kurs ohne jede Alternative, der deterministisch von Augenblick zu Augenblick durch seine Wechselwirkungen mit den Wellen und dem Wind erzeugt wird. Daraus folgt, dass ein solches Boot in jedem Augenblick an jedem einzigen Ort ist, an dem es überhaupt sein kann, d. h. in einer Gegenwart, die sich ständig aus der Sequenz seiner Interaktionen im Verlauf seines Dahintreibens ergibt. Der deterministische Prozess, der den Kurs erzeugt, auf dem das Boot dahintreibt, ist ein Merkmal der strukturellen Dynamik des strukturdeterminierten Systems, also des Boots zusammen mit Winden und Wellen, das der Beobachter in seiner Lebenspraxis hervorgebracht hat.“ (Maturana 2000, S. 174) Aus diesem Bild leitet er seine Perspektive auf ontogenetische Veränderungen ab: „Was für die Erzeugung des Kurses eines treibenden Boots gilt, trifft ganz allgemein auf die Erzeugung des Verlaufs, der Strukturveränderungen eines strukturdeterminierten Systems zu [...] Die individuelle Lebensgeschichte eines lebenden Systems [...] ereignet sich ebenso als strukturelle Drift.“ (Maturana 2000, S. 175)

Gegenüber dem genetischen Determinismus grenzt sich Maturana ab. Er betont, dass „durch die Ausgangsstruktur, d. h. die genetische Konstitution eines lebenden Systems, nichts festge-

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

legt wird, denn alles, was in lebenden Systemen geschieht, ist abhängig von der tatsächlichen Verlaufsfolge ihrer ontogenetischen strukturellen Driften im Sinne der konkreten epigenetischen strukturellen Transformationen, die in der faktischen Geschichte ihrer Interaktionen im Prozess der Verwirklichung ihrer Existenzbereiche stattfinden.“ (Maturana 2000, S. 190) Statt des genetischen vertritt er einen ontogenetischen Determinismus: „Was also eine Stammeslinie lebender Systeme konstituiert, ist einmal die durch ihre Reproduktion einer bestimmten Ausgangsstruktur bedingte Bewahrung dessen, was eine bestimmte Konfiguration möglicher ontogenetischer Driften bestimmt, zum anderen das, was die Organisation konstituiert [...] und das ist eben die Konfiguration.“ (Maturana 2000, S. 189) Das Potential der Ontogenese ist das Kriterium zur Bestimmung der phylogenetischen Entitäten: „Die Konfiguration der möglichen ontogenetischen Driften, deren Erhaltung eine Stammeslinie festlegt, nenne ich den ‚ontogenetischen Phänotyp‘ der Stammeslinie.“ (Maturana 2000, S. 189) Zwar legt die Ausgangsstruktur die Entwicklung nicht auf eine einzige Entwicklung, aber auf den Raum möglicher Entwicklungen: „Nichts kann in der Tat in der Ontogenese eines lebenden Systems als einer zusammengesetzten Einheit geschehen, was nicht von seiner Ausgangsstruktur her zugelassen ist.“ (Maturana 2000, S. 189) Maturanas Epigenese bietet also mehrere mögliche Entwicklungen, jede mögliche Entwicklung ist aber wieder im Rahmen des strukturdynamischen Determinismus zu beschreiben. Selbstorganisation heißt bei Maturana entsprechend, dass lebende Systeme „nur in Prozessen der Bewahrung ihrer Organisation und [...] ihrer Anpassung existieren, denn diese sind die konstitutiven Bedingungen ihrer Existenz.“ (Maturana 2000, S. 192). Die Entstehung neuer Organisationen und Anpassungen ist im epigenetischen Determinismus nicht möglich.

Die selektionstheoretische Erklärung wird bei Maturana zu einer Scheinerklärung des strukturdeterministischen Verlaufs: „In der Tat brauchen die ontogenetischen und die phylogenetischen Strukturveränderungen und Anpassungsprozesse nicht erklärt zu werden, sie sind konstitutive Merkmale der Existenzsituation lebender Systeme. Was erklärt werden muss, das ist der Verlauf der kontinuierlichen strukturellen Veränderungen, die in lebenden Systemen stattfinden, sowohl in ihrer Ontogenese als auch in ihrer Phylogenese, und das wird durch den Mechanismus der strukturellen Drift erklärt.“ (Maturana 2000, S. 192) Damit ist das Explanandum auf die strukturelle Drift verschoben. Maturana schwebt eine Naturgeschichte vor, die wir als Abfolge onto- und phylogenetischer Strukturtransformationen beschreiben können, die „von Augenblick zu Augenblick“ bestimmt sind.

Das kausale Verhältnis von Genetik und Epigenetik wird entsprechend umgekehrt: Weder gibt es eine „Spezifikation der zukünftigen Entwicklungen eines Organismus durch die genetische Materie“ (Maturana 2000, S. 278) noch einen Lernprozess im Laufe der Epigenese: „Alles, was im Lebensverlauf eines lebenden Systems geschieht, entsteht aufgrund seiner ontogenetischen Strukturveränderungen im Modus der Epigenese.“ (Maturana 2000, S. 279) Lernen ist nur aus

5 Genetische und epigenetische Evolution

einer beobachterabhängigen Position aus ein „Teil der Ontogenese eines Organismus“ (Maturana 2000, S. 279). Die operationale Geschlossenheit des autopoietischen Systems verbietet echtes Lernen, es ist nur „als ob der Organismus sich [...] anpasste“ (Maturana 2000, S. 279). Darum bezeichnet Maturana „mit dem Ausdruck Lernen jenen Teil der Ontogenese eines lebenden Systems, den wir aufgrund seiner Komplexität nicht als einen epigenetischen Prozess erfassen können.“ (Maturana 2000, S. 279 f.)

Maturana verschiebt die Beschreibung von ontogenetischem Lernen also in den Bereich eines naiven Realismus: „Aus der Perspektive des Erklärungsweges der Objektivität ohne Klammern sprechen wir von dem Phänomen, das wir Lernen nennen, als ob das Lern-Geschehen ein Prozess wäre, der die Anpassung des Organismus an bestimmte zweckmäßige Umstände zum Ziel hätte. Auf diesem Erklärungsweg ist Lernen also der Kommentar eines Beobachters zu zwei Momenten in der Epigenese eines Organismus, zwischen denen er keinen sie verbindenden historischen Prozess erkennen kann, so dass er einen selbsttätigen Mechanismus der Akkomodation postuliert, den es jedoch nicht gibt.“ (Maturana 2000, S. 280) Gegen die Missinterpretation der Epigenese als echten Lernprozess setzt er: „Aus der Perspektive des Erklärungsweges der Objektivität in Klammern ereignet sich das Phänomen, auf das wir uns mit dem Wort Lernen beziehen, als ein epigenetischer Prozess, und es erfordert daher als solches keinen gerichteten Prozess der Anpassung oder auch die Erzeugung von Repräsentationen einer Umwelt, um damit ein dieser Umwelt angemessenes Verhalten berechnen zu können.“ (Maturana 2000, S. 280)

Im Rahmen des autopoietischen Konstruktivismus Maturanas bleiben die Existenzbedingungen und damit die Anpassungsfähigkeit des Organismus selbst als ein objektiver Rest ausgeklammert. In seinem Konstruktivismus ist weder onto- noch phylogenetisches Lernen denkbar. Die operative Geschlossenheit des autopoietischen Systems verhindert die Konzeption einer lernenden Organisation. Maturanas Autopoiese-Konzept schließt damit sowohl selektionstheoretische als auch lamarckistische, sowohl genetische als auch epigenetische Veränderungen der Organisation aus. Die geschlossene Autopoiese des Organismus macht unkenntlich, dass der evolutionäre Prozesse selbst ebenfalls als ein Typus natürlicher Poiese zu verstehen ist. Der epistemologische Skeptizismus bei Maturana wird zu einem exkludierenden Unterfangen. Dabei wäre Evolution durchaus als ein Prozess (von Prozessen von Prozessen ...) zu erkunden, bei dem in (beobachtender) Auseinandersetzung mit einer (beobachterabhängigen) Umgebung diese rekonstruiert und dabei die Organisation selbst rekonstituiert wird. Eine solche Synthese von evolutionärem und autopoietischem Denken fehlt bei Maturana nicht nur, sondern wird apriorisch ausgeschlossen, indem die Möglichkeit einer lernenden Organisation als Illusion (eines das Geschehen kommentierenden Beobachters) dargestellt wird. Verblüffenderweise deckt sich Maturanas Skepsis mit dem Ausschluss einer Eigendynamik natürlicher Variabilität in der Populationsgenetik (siehe 5.1.3) und Kants Verweis auf die irreführende Zauberkraft der Einbil-

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

dung bzgl. der Veränderlichkeit der natürlichen Modelle (siehe 3.2.3). Einen Ausweg bietet die Annahme einer operationalen Offenheit der Organisation, auch wenn der epistemische Status des autopoietischen Organismus damit im strengen Sinne aufgegeben werden muss.

5.3.3 Epigenetische Erweiterungen der modernen Synthese

Die verschiedenen Erneuerungs- und Erweiterungsversuche der Evolutionstheorie seit Bildung der modernen Synthese haben in vielfältiger Weise von Waddingtons Vorarbeiten profitiert. Konzepte Waddingtons sind die Evolutionäre Entwicklungsbiologie („Evo-Devo“), die Entwicklungs-System-Theorie („DST“) und die „jüngere“ Epigenetik eingegangen. Im folgenden soll ein Überblick über die Erweiterungen der modernen Synthese gegeben und exemplarisch gezeigt werden, inwiefern Waddingtons „ältere“ Epigenetik Impulse und verschiedene Sichtweisen auf Entwicklungs- und Evolutionsbiologie ermöglicht hat. Dabei ist es zu Verallgemeinerungen, Umbildungen, Beschränkungen, Reduktionen und Synthesen von verschiedenen Epigenetik-Begriffen gekommen und hat zu der heutigen definitorischen Vielfalt der Epigenetik geführt.

Evolution und Entwicklung

Das allgemeinste Verständnis der Epigenetik findet sich bei Julian Huxley in der Rezension eines Buches von Waddington: als die Wissenschaft der Entwicklungsprozesse (Huxley 1956). Damit ist auch eine Ablösung und Vereinigung älterer Teildisziplinen der Biologie (der Entwicklungsmechanik und -physiologie und der Embryologie) verbunden. Huxleys Epigenetik-Verständnis hat sich zwar nicht durchgesetzt, ein Trend zu einer verallgemeinernden Verwendung des Epigenetik-Begriffs ist jedoch deutlich erkennbar. Im Laufe der zweiten Hälfte des 20. Jahrhundert nahmen die Versuche zu, das wechselseitige Verhältnis von Evolution und Entwicklung („development“) genauer zu bestimmen und damit tendenziell auch quer zur Mayrs Unterscheidung zweier Typen biologischer Kausalität nach Verbindungen zwischen Ontogenese und Phylogenese zu suchen. Der vorherige Bedeutungsverlust der Entwicklungsbiologie in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts hatte eine Reihe von Gründen: historische (wie die polarisierende Rolle Haeckels Ende des 19. Jahrhunderts) ebenso wie methodische (weil Genetik und Molekularbiologie erst die neuen Methoden entwickeln mussten, die dann auch auf die Ontogenese angewandt werden können) und theoretische (etwa die völlige Abwesenheit der Entwicklung in populationsgenetischen Modellen). Waddingtons Schriften präfigurierten die spätere Synthese von Entwicklung und Evolution. Als eine konzeptuelle Synthese hat sich die Evolutionäre Entwicklungsbiologie („Evo-Devo“) aber erst seit Anfang der 80er Jahre etabliert (Müller 2007), wobei hier noch einmal unterschieden werden kann zwischen einer evolutionsbiologischen Perspektive auf die Ontogenese („Evo-Devo“ im engeren Sinne) und einer entwicklungsbiologi-

5 Genetische und epigenetische Evolution

schen Perspektive auf die Phylogenese („Devo-Evo“), die Müller etwa in zwei Kernfragen gegenüberstellt: „How do the evolutionary mechanisms affect the processes of individual development?“ und „How do the properties of developmental systems affect the processes of evolution?“ (Müller 2007). Die konzeptuelle Landschaft dieser Synthese ist entsprechend weit gefächert und betrifft u. a. Theorien zum Ursprung und der Modifikation von Entwicklungssystemen, der Interaktion von Umwelt und Entwicklung, phänotypische Innovation, phänotypische Variation und Prozesse der genetischen und epigenetischen Fixierung (Müller 2007).

Von besonderer Bedeutung in der Entstehungsphase der evolutionären Entwicklungsbiologie war Goulds Wiederentdeckung des Konzeptes der Heterochronie, das Gavin de Beer in den 30er Jahren eingeführt hatte: „New characters may appear at all stages of ontogeny, and by heterochrony they may be retarded or accelerated, so as to appear later or earlier in subsequent ontogenies.“ (De Beer 1940, S. 96) Dabei ging de Beer von einer explanatorischen Trennung von Phylogenese und Ontogenese aus, die als fundamentaler Widerspruch zu Haeckels Rekapitulationstheorie zu verstehen ist: „Clearly, phylogeny does not explain ontogeny at all. [...] The historical descriptive study of evolution has no bearing on the causal study of analytic embryology. [...] Conversely, if we knew all the processes involved in the events of ontogeny, such knowledge would not itself provide an explanation of phylogeny.“ (De Beer 1940, S. 98) Als Gould das Konzept wieder aufgriff, kam es zu einer Fokussierung auf relative Wachstumsraten (und daraus resultierenden Veränderungen in Form und Größe) und eine Einschränkung auf diejenigen temporalen Verschiebungen von Prozessen, die Parallelen zwischen Ontogenese und Phylogenese hervorrufen (Smith 2001). Eine erneute Erweiterung auf temporale Verschiebungen von Entwicklungsprozessen und -punkten bzw. Veränderungen in der Abfolge von Entwicklungsprozessen bestimmt die weitere Entwicklungen des Konzeptes im Laufe der 90er Jahre (Smith 2001). Aktuell rücken zunehmend molekulare Aspekte in den Vordergrund, etwa die Identifizierung „heterochroner Gene“ und der temporalen Regulation der Ontogenese (Moss 2007).

Zu den historisch am weitesten zurückreichenden Themen der heutigen evolutionären Entwicklungsbiologie gehört die Beschreibung der Evolution von Körperbauplänen, deren Radiation auf die kambrische Explosion datiert wird. Wir haben unter anderem bei Lamarck gesehen, dass die Evolution des Nervensystems bei ihm die Systematik der Tiere motivierte. Ähnlich hat auch Cuvier seine Systematik orientiert. Die Entdeckung von Master-Kontrollgenen der Entwicklung, den sog. homöotischen Genen (Gehring 1998), brachte erst ca. 150 Jahre später den molekularbiologischen Durchbruch: Hierbei handelt es sich um DNA-Abschnitte mit evolutionär hoch konservierten Promotorregionen (der sog. Homeobox). Die exprimierten Transkriptionsfaktoren der Hox-Gene sind für die Aktivierung und Kontrolle früher ontogenetischer Prozesse notwendig. Inzwischen ist eine über die Familie der Hox-Gene weit hinaus gehende Vielfalt an kodierenden (und nicht-kodierenden) Genen gefunden worden, die bei der „Kontrolle“ der

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

Morphogenese eine wichtige Rolle spielen (Carroll 2008). Die Entdeckung der Ubiquität und der hohen Konservierung regulatorischer Abschnitte der Epigenese hat dazu geführt, die Naturgeschichte der Bilateria als eine Genealogie solcher Kontrollregionen zu verstehen (De Robertis 2008). Sequentielle Veränderungen von Kontrollregionen spielen zweifellos eine wichtige Rolle für den Verlauf der Naturgeschichte (Wray 2007).

Weitere Konzepte der evolutionären Entwicklungsbiologie sind Modularität, Robustheit und Einschränkungen („constraints“) der Entwicklung, die implizit und explizit auf Waddingtons epigenetische Landschaft und deren Eigenschaften zurückgreifen. Viele der neueren Konzepte sind nur denkbar, weil sowohl der biogenetische Reduktionismus Haeckels („Die Ontogenese rekapituliert die Phylogenese.“) als auch der genetische Reduktionismus überwunden wurden. Die Relationen und Parallelen von Phylogenese und Ontogenese sowie Genotyp und Phänotyp sind dadurch selbst als veränderlich denkbar und werden in genetische und epigenetische Prinzipien auf molekularer Ebene übersetzt. All diesen Zugängen stellt sich die Aufgabe, Prozesse von Prozessen (von Prozessen ...) zu denken; nur so ist eine Evolution von Entwicklungssystemen zu verstehen.

Entwicklung und System

Wir haben bereits gesehen, dass Waddingtons Epigenetik einen wichtigen Anfang machte, die Konzepte von Entwicklung, Evolution und System (wieder) zusammenzuführen. Er schrieb schon 1941 über eine Evolution von Entwicklungssystemen (Waddington 1941). Zwei Generationen später wird in der sog. Entwicklungssystemtheorie (Developmental Systems Theory, DST) der Versuch unternommen, die Konzepte von Entwicklung und System zusammenzuführen. Die Entwicklungs-System-Theorie hat selbst bereits einen multidisziplinären Ursprung (im Grenzfeld von Psychologie, Biologie und Systemtheorie). Das Verständnis von Genen, biologischer Kausalität und biologischer Erklärung ist ein zentrales Thema und erklärt die Nähe zwischen Biologie und Philosophie (Griffiths u. Gray 1994). Das Entwicklungssystem ist eine evolvierende Entität und durchläuft selbst eine Ontogenese der Information (Oyama 2000). Die prozessuale Sichtweise auf biologische Information verändert die Bedeutung genetischer Information und öffnet damit den Raum für nicht-genetische Informationen: „It is possible to imagine a more ample definition of evolution, one in which transgenerationally stable alterations in developmental systems are criterial and which therefore embraces even those sequences of changes that do not involve alterations in the typical genotype.“ (Oyama 2000, S. 116) Das Entwicklungssystem ist ein evolvierendes Netzwerk wechselseitiger Kontrolle (Oyama 2000, S. 130). Im Gegensatz zu Dawkins' erweitertem Phänotyp wird ein kausales Zentrum der Entwicklung abgelehnt. Das Entwicklungssystem ist als ein fortwährend konstruktiver, interaktionistischer

5 Genetische und epigenetische Evolution

Prozess zu verstehen, der nicht auf die Genetik reduziert werden kann.

Welche Rolle spielt die DNA also im Rahmen des kausalen Pluralismus? Sechs zentrale Thesen wurden festgehalten (Oyama u. a. 2003, S. 2): Multi-Kausalität (statt einer Dichotomie von genetischer und umweltbedingter Kausalität), Kontext-Sensitivität und -Kontingenz, erweiterte Vererbung, Entwicklung als (Re-)konstruktionsprozess, verteilte Kontrolle in der Entwicklung und Evolution als Konstruktionsprozess (der Interaktion zwischen Organismus und Umwelt). Später wurden neuere Konzepte wie epigenetische und ökologische Vererbung, Nischenkonstruktion und Entwicklungstheorien des Verhaltens aufgenommen. In aktuellen Diskussionen stellt sich trotz einer grundsätzlichen Akzeptanz eines kausalen Pluralismus weiterhin die Frage, ob nicht zumindest an der kausalen Asymmetrie zwischen der Nukleinsäuren- und der Aminosäurenwelt sowie zwischen der genetischen und „höheren“ (kausalen) Ebenen festgehalten werden sollte (Tiège u. a. 2014). Das Vokabular dieser Debatten lässt erkennen, dass die biologische Theoriebildung auch heute politisiert ist: Spricht die Faktenlage wirklich für eine sog. „kausale Demokratie“ oder doch für einen modifizierten Gen- bzw. Nukleinsäuren-Zentrismus?

In der Entwicklungssystemtheorie wird der Lebenszyklus zur epigenetischen Entität evolutionärer Veränderungen: „DST views both development and evolution as processes of construction and reconstruction in which heterogeneous resources are contingently but more or less reliably reassembled for each life cycle. It is these cycles of contingency that we need to unpack.“ (Oyama u. a. 2003, S. 1) Mit der Verbindung von zirkulärer Kausalität und Kontingenz ist eine Alternative zur operativen Geschlossenheit bei Maturana gefunden. Daraus ergibt sich eine epigenetische Selbstorganisationstheorie: „The life cycle of an organism is developmentally constructed, not programmed or preformed.“ (Oyama u. a. 2003, S. 4) Mit der Absetzbewegung der neueren synthetischen Entwicklungstheorie vom Gen als einem cartesianischen Geist in der biologischen Maschinerie hallt noch die Absetzbewegung der idealistischen Naturphilosophie von Substanzdualismus und „Ding an sich“ nach. In beiden Fällen wird eine irreduzible ontologische Entität aus einer radikal prozessualen Perspektive herausgefordert. Mit Hilfe einer reziproken Kausalität wurde erst in den letzten Jahren auch Mayrs Unterscheidung von den zwei Typen biologischer Kausalität in Frage gestellt (Laland u. a. 2013, 2011). Dass ausgerechnet der Prozess-Zyklus verwendet wird, um die moderne Evolutionstheorie zu transformieren, liegt wohl auch daran, dass sich mit diesem Konzept die ontologische Dichotomie von Organismus und Umwelt aushebeln bzw. aufheben lässt.

Epigenetische Konzepte gehen in die DST darum vielfältig ein: die Entwicklungsbiologie und -psychologie im Allgemeinen, Waddingtons Epigenetik im Besonderen, die epigenetische Alternative zum genetischen Reduktionismus und das Denken der Epigenese als einen konstruktiven Prozess. Insofern wird auf einer informationstheoretischen Ebene der Kontrast von Präformation und Epigenese wiederbelebt. Es geht nun um die Frage, ob die Gene die Entwicklung präformie-

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

ren oder Teil der Epigenese sind. In dieser epigenetischen Theoriebildung wird nicht nur eine Dezentrierung des Gens propagiert, sondern auch ein neues Zentrum eingeführt: „Fundamentally, the unit of both development and evolution is the developmental system, the entire matrix of interactants involved in a life cycle.“ (Oyama u. a. 2003, S. 206) Dadurch wird dem Replikator bei Dawkins eine andere Art von evolutionärer Entität entgegengesetzt: „A coherent theory of evolution requires an accurate conception of its fundamental units. According to DST an evolutionary individual is one cycle of an complete developmental process - a life cycle.“ (Oyama u. a. 2003, S. 209) Folgerichtig besteht eine Population nicht mehr aus Individuen oder Organismen, sondern Lebenszyklen. Biologische Fitness bemisst sich nicht über den differentiellen Erfolg von Organismen oder Genen, sondern von Entwicklungssystemen.

Die jüngere Epigenetik

Ende der 80er Jahre definierte Holliday das Konzept der Epimutation und legte mit seinem Aufsatz einen ersten Grundstein für die konzeptuelle Entstehung einer jüngeren Epigenetik, die sich zwar noch auf die älteren Epigenetik-Verständnisse (insbesondere Waddingtons) bezieht, aber nicht mehr zu einer Vermittlung, sondern Parallelisierung von Epigenetik und Genetik neigt (Holliday 1987).

Das Adjektiv „epigenetisch“ im Titel von Publikationen fand sich bis Ende 80er Jahre vorwiegend zur Beschreibung der voranschreitenden Pathogenese von Krebserkrankungen. Daneben gab es eine kleine Zahl von theoretischen Aufsätzen, die sich auf eine epigenetische Theoriebildung im Sinne Waddingtons bezog. Eine Ausnahme bildet Nanneys Begriffsbildung vom epigenetischen Kontrollsystem (siehe 5.3.1). 1975 wurde aus einer statistischen Diabetes-Studie der Schluss gezogen: „This finding suggests the possibility of an epigenetic („teratogenetic“) mode of diabetes transmission mediated by the mother.“ (Dörner u. a. 1975) Dieser Schluss ist insofern interessant, als hier in einem pathogenetischen Kontext die Idee einer epigenetischen Vererbung des Krankheitsbildes angedacht wird. 1984 ist erstmals von einer epigenetischen, reversiblen Unterdrückung der Genexpression die Rede (Emerman u. Temin 1984). Drei Jahre später verbindet Holliday in seinem Aufsatz zur „Vererbung epigenetischer Defekte“ (Holliday 1987) das Konzept der Vererbung mit Befunden zur Genexpressionkontrolle durch DNA-Methylierung. Als „epigenetisch“ wird in Anlehnung an Waddington das An- bzw. Ausschalten eines Gens während der Entwicklung bezeichnet. Weiterhin begründet Holliday das Konzept der „Epimutation“ und legt somit den Grundstein für die Parallelisierung klassisch und molekulargenetischer Konzepte mit epigenetischen Befunden: „It is proposed that the heritable changes based on DNA modification should be designated epimutations to distinguish them from classical mutations, which are changes in DNA sequence (base substitution, insertion, deletion, or rearrangement).

5 Genetische und epigenetische Evolution

[...] Epimutations can be induced by treatments affecting DNA modification, often at very high frequency, and they may be repairable when heterozygous.“ (Holliday 1987)

Holliday argumentiert nicht nur für eine Vererbung von Defekten, sondern diskutiert auch die Rolle bekannter Prozesse bei der Minimierung solcher Vererbungseffekte: „Once it is accepted that epigenetic controls of the level of DNA transcription are heritable in cell lineages, then it follows that heritable defects or abnormalities in such controls are possible. [...] Epigenetic defects need not be confined to somatic cells, but could also be transmitted through the germline to subsequent generations. It is suggested that meiosis, recombination, and outbreeding play an important role in preventing the accumulation of defects“ (Holliday 1987).

Auch der nicht-mendelsche Charakter epigenetischer Vererbung wird bei Holliday schon angesprochen: „Mendel’s first law states that two alleles in a heterozygote segregate without influencing each other, so the possibility that epigenetic defects might be removed at meiosis contravenes this law.“ (Holliday 1987) Mit direktem Bezug auf Waddingtons „Strategie der Gene“ (siehe 5.2) stellt Holliday die epigenetische Vererbung in eine (diskutable) Tradition: „Epigenetics is concerned with the strategy of the genes in unfolding the genetic program for development. This strategy is not understood and the lack of a theoretical framework severely hinders experimental advances. The discovery that heritable modification of DNA is often related to gene expression opens up new possibilities, some of which are explored here.“ (Holliday 1987) Holliday überlagert mit dem Konzept der epigenetischen Vererbung eine Reihe von Aspekten in Waddingtons „Strategie der Gene“: Die jüngere Epigenetik ist nicht einfach die Umsetzung des Programms der älteren Epigenetik.

Nur zwei Jahre nach Hollidays Entdeckung haben Jablonka und Lamb die damals verfügbaren Befunde zur Vererbung von DNA-Methylierungen bereits für eine evolutionstheoretische Erweiterung genutzt und argumentieren für eine „Vererbung erworbener epigenetischer Variation“ (Jablonka u. Lamb 1989). In dem dreischrittigen Modell wird eine neolamarckistische Ereignisfolge vorgeschlagen:

1. Ein Umwelt-Stimulus induziert eine erbliche Veränderung im Phänotyp eines Gens.
2. Der Stimulus wirkt entweder auf die Keimbahn oder dafür relevante Zellen.
3. Die Veränderung im Phänotyp des Gens wird an die Nachkommen weitergegeben.

Diese Ereignisfolge ist in mehreren Hinsichten nicht mit Kernannahmen der modernen Synthese in Deckung zu bringen (Jablonka u. Lamb 1989): Die Natur epigenetischer Variation in diesem Modell ist nicht-zufällig, sondern direktional. Epigenetische Variation kann sowohl eine Modulation der evolutionären Veränderungs- wie auch Anpassungsraten hervorrufen. Zudem

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

kann epigenetische Innovation auf die temporale Koordination von Entwicklungsphasen und die DNA-Sequenz-Veränderungsraten Einfluss nehmen. Die Parallelisierung klassisch genetischer Konzepte wie Vererbung (bei Holliday), Variation und Information (bei Jablonka/Lamb) mit epigenetischen Befunden führt zu einer Umwälzung der evolutionstheoretischen Grundlagen.

Ende 1989 wird das Konzept „epigenetischer Vererbung“ auf Transkriptionszustände (stabile epigenetische Zustände der Genexpression) erweitert (Pillus u. Rine 1989): Dies wird am Beispiel des Transkriptionsfaktors SIR1 gezeigt, dessen reprimierende Rolle über einen Zellzyklus hinaus nachgewiesen wird. Anders als bei Holliday und Jablonka/Lamb beschreibt „epigenetische Vererbung“ nicht einen Vererbungseffekt zwischen Generationen von Organismen, sondern von Zellen. Mit anderen Worten: Es geht um einen mitotisch (und nicht meiotisch) stabilen, nicht-genetischen Effekt der Genregulation. Einerseits wird im jüngeren epigenetischen Verständnis die Nähe zur Genregulation betont, ohne dass von den mechanistischen Details auf eine Bedeutung der Genregulation für Ontogenese oder Phylogenese geschlossen wird. Andererseits ist bald schon vom „Erwerb“ eines Transkriptionszustandes die Rede (Pillus 1992), was eine erstaunliche Aneignung eines lamarckistisch konnotierten Terminus in einem genregulatorischen Szenario darstellt. 1994 wird der Terminus „epigenetische Information“ erstmals nicht nur auf die qualitative (also aktivierende oder hemmende) Wirkung epigenetischer Kontrolle, sondern auch auf die quantitative Dimension derselben angewendet: „steady-state levels of autoregulatory transcription factors are explored as potential form of epigenetic information“ (Keller 1994). In diesem Modell wird die mitotische Weitergabe/Vererbung als Erklärung für einen mitotischen stabilen Zustand der Expression eines Transkriptionsfaktors selbst betrachtet, dessen Bedeutung für die Stabilität (und Spezifität) von Zellzuständen angedeutet und kurz darauf auf die Fixierung epigenetischer Zustände in Populationen ausgeweitet (Keller 1995).

Im Laufe der 90er Jahre erweiterte sich die Zahl und Vielfalt an Befunden epigenetischer Regulation und Vererbungseffekte enorm: Die epigenetische Kontrolle eines Transposons (Schläppi u. a. 1994) und eines Centromers (Steiner u. Clarke 1994) werden entdeckt. Die mitotische und meiotische Vererbung epigenetischer Zustände bei Hefe (Grewal u. Klar 1996) und die Rolle epigenetischer Modifikationen bei der Genom-Reorganisation im Laufe der Ciliaten-Entwicklung (Meyer u. Duharcourt 1996) können nachgewiesen werden. Hinweise des Einflusses epigenetischer Mutationen auf die Morphologie bei Pflanzen (Cubas u. a. 1999) machen deutlich, dass kleine epigenetischer Veränderungen zu großen phänotypischen Veränderungen führen können: Epigenetische Makromutationen sind möglich. Die Ausweitung des Konzeptes „epigenetischer Regulation“ von DNA-Modifikationen auf andere Bereiche der Expressionskontrolle wird etwa durch die Rolle von Prionen bei der Translationskontrolle (True u. Lindquist 2000) deutlich. Diese Befunde stellen gleichzeitig eine Verbindung zu evolutionären Fragen her,

5 Genetische und epigenetische Evolution

weil die (metastabile, d.h. reversible und umweltabhängige) Vererbung von Proteinzuständen („Prionen“) einen direkten Einfluss auf die RNA-Translation nimmt und dadurch „verborgene“ („hidden“) genetische Variation „aufdecken“ („uncover“) und neue phänotypische Variation hervorrufen kann. In diesen Konzeptionen verbinden sich (erneut) Konzepte Waddingtons mit den Befunden der jüngeren Epigenetik. Gerade die Befunde zur Prion-Vererbung stellen auch eine konzeptionell relevante Weiterentwicklung der Epigenetik selbst dar, weil das Konzept der „epigenetischen Vererbung“, das Holliday in direkter Anlehnung an Waddington nutzte, nun selbst noch einmal auf neue Phänomenbereiche angewandt wird. Die jüngere Epigenetik etabliert dadurch zunehmend (wieder) eine Verbindung zwischen kybernetischen und entwicklungsbiologischen Konzeptionen des Organismus. Der größte Unterschied zu Waddington besteht darin, dass für epigenetische Informationen nun ein eigenes Vererbungssystem konzipiert und empirisch erforscht wird – vor allem in dieser Hinsicht geht die jüngere über die ältere Epigenetik hinaus. Erste Befunde zu transgenerationaler epigenetischer Vererbung bei Säugetieren (Morgan u. a. 1999; Roemer u. a. 1997) lassen schließlich die Relevanz epigenetischer Befunde für den Menschen klarer werden. Auch die Rolle von Histon-Modifikationen als zweiter (mitotisch und meiotisch erblicher) epigenetischer Mechanismus wurde zunehmend klarer und führt zur Formulierung des Konzeptes vom „Histon-Code“ (Jenuwein u. Allis 2001; Strahl u. Allis 2000; Turner 2002) bzw. noch allgemeiner eines „epigenetischen Codes“: „We favor the view that epigenetics, imposed at the level of DNA-packaging proteins (histones), is a critical feature of a genome-wide mechanism of information storage and retrieval that is only beginning to be understood. We propose that a ‚histone code‘ exists that may considerably extend the information potential of the genetic (DNA) code.“ (Jenuwein u. Allis 2001)

Die Pionierphase der jüngeren Epigenetik fällt interessanterweise in die Zeit der Konzeption und Durchführung des Humangenomprojekts (1990-2003). Einen ersten umfassenden Versuch, die neuen epigenetischen Befunde evolutionstheoretisch einzuordnen, machen Jablonka u. Lamb (2005) in „Evolution in vier Dimensionen“. Auch hier kommt es zu einer Parallelisierungsstrategie: Neben der genetischen Dimension der Vererbung werden drei weitere Dimensionen ergänzt: epigenetische Vererbung, Vererbung durch Verhalten und „symbolische“ Vererbung (durch Sprache und andere Kommunikationsformen). Alle vier Dimensionen liefern eine eigene Form natürlicher Variation, die der Wirkung natürlicher Selektion unterliegen können, und können untereinander in Wechselwirkung treten. Im Rahmen dieser erweiterten Konzeption evolutionären Wandels sind später auch die Konzepte von molekularer Erinnerung und epigenetischem Lernen entstanden (siehe 5.3.4). Theoretisch greifen die Autorinnen nicht nur auf die Befunde der jüngeren Epigenetik, sondern auch auf Waddingtons Epigenetik zurück. Mit der Konzeption mehrerer Vererbungssysteme entwickeln sie außerdem Baldwins Konzept der sozialen Vererbung weiter (siehe 4.3.4).

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

Im Rahmen des Humangenom-Nachfolgeprojekts ENCODE (seit 2003) wurden erstmals in systematischer Weise große Datensätze produziert, welche die Aufklärung einer funktionalen Rolle epigenetischer Prozesse zu einem Schlüsselthema der anbrechenden Post-Genom-Ära gemacht hat. Eine ganze Reihe von neuen Methoden zur Bestimmung epigenetischer Datensätze ist zum Motor dieser jüngsten Entwicklung gekommen. Gegenüber diesen sog. Hochdurchsatzmethoden stehen bislang nur wenige direkte Befunde epigenetischer Vererbung beim Menschen: statistische Vererbungseffekte beim Menschen (Pembrey u. a. 2006) und Hinweise auf humane Epiallele (Waterland u. a. 2010).

Mit den ersten Hinweisen für RNA-vermittelte Vererbung (Rassoulzadegan u. a. 2006) bei Mäusen, RNA-vermittelte Vererbung einer erworbenen Immunantwort (Rechavi u. a. 2011) und der künstlichen RNA-vermittelten Vererbung einer Traumatisierung (Gapp u. a. 2014) wurde erst jüngst klar, dass alle drei Biopolymere der molekularen Triade Cricks Vererbungsträger sein können und bei einer Vererbung erworbener Eigenschaften des Immun- bzw. Nervensystems eine Rolle spielen können.

Die jüngere Epigenetik gibt technischen Antworten auf die strategischen Fragen der älteren Epigenetik auf einer molekularbiologischen Ebene. Damit liefert diese wertvolle empirische Hinweise und eine Vielzahl möglicher molekularer Erklärungen für Konzepte, die beispielsweise in der evolutionären Entwicklungsbiologie entstanden sind. Die jüngere Epigenetik steht also trotz einer molekularbiologischen Fokussierung in einer historischen Kontinuität und Spannung mit der älteren Epigenetik. An der Art und Weise, wie sich die jüngere Epigenetik zunehmend etabliert, ist abzulesen, wie sehr die Evolutions- und Entwicklungsbiologie sich von der modernen Synthese absetzen.

Trotz der Parallelisierungen genetischer Konzepte mit epigenetischen Befunden gibt es zwei interessante Ausnahmen: Das Konzept der „epigenetischen Innovation“ wurde explizit erst 2010 im Rahmen der „erweiterten Evolutionstheorie“ (siehe nächster Abschnitt) thematisiert und bezieht sich ebenso auf das ältere Epigenetik-Verständnis wie das Konzept der „epigenetischen Selektion“ (Sachs 1988). Eine epigenetische Aneignung von Konzepten der „Innovation“ und „Selektion“ ist bislang noch nicht versucht worden, weil mit einem solchen Versuch die Parallelisierung genetischer und epigenetischer Konzepte wohl nicht mehr durchzuführen wäre. Erste populationsgenetische Modelle mit epigenetischen Elementen sind aber bereits entwickelt worden (Geoghegan u. Spencer 2012; Richards 2008; Tal u. a. 2010). Eine Synthese von jüngerer Epigenetik und Selektionstheorie wäre im Rahmen der bisherigen Erweiterungsstrategie (der Genetik um die Epigenetik) nicht mehr möglich. Hierzu müssten neue Fragen gestellt werden: In welchem Verhältnis stehen epigenetische Innovations- und Selektionsprozesse (im Sinne der älteren Epigenetik) zueinander? In welchem Verhältnis stehen diese Prozesse zum Konzept der natürlichen Selektion? Welche Rolle spielen die Befunde der jüngeren Epigenetik hierbei? Bis-

lang sind diese Fragen weder diskutiert noch empirisch untersucht worden.

5.3.4 Molekulare Erinnerung und epigenetisches Lernen

Erst in Reaktion auf die Befunde der jüngeren Epigenetik wurde erstmals über die Möglichkeit einer evolutionstheoretisch relevanten Lernfähigkeit des Organismus nachgedacht, die nicht als beobachterabhängige Illusion (Maturana) oder systemabhängige Simulation (Bateson) markiert ist. Wir haben in 5.3.3 gesehen, dass Jablonka u. Lamb (1989) zu Beginn der jüngeren Epigenetik eine „Vererbung erworbener epigenetischer Variation“ konzipiert hatten und später den Entwurf einer „Evolution in vier Dimensionen“ (Jablonka u. Lamb 2005) vorgelegt haben. Etwa eine Generation später hat die jüngere Epigenetik begonnen, sich als neuere Forschungsströmung der Biologie zu etablieren. Die synthetische Weiterentwicklung der älteren Epigenetik mit Hilfe der jüngeren epigenetischen Befunden hat im Zuge der jüngsten Entwicklungen zu einer lerntheoretischen Annäherung geführt: Ginsburg u. Jablonka (2009) diskutieren erstmals Mechanismen epigenetischen Lernens und setzen sich dabei nicht mehr (wie Bateson oder Maturana) mit dem Ob, sondern mit dem Wie eines onto- und phylogenetisch relevanten Lernens auseinander. Dabei werden zwar Intuitionen der postdarwinschen Debatten aufgegriffen (siehe 4.3.4), die mechanistischen Details unterscheiden sich aber deutlich.

In Analogie zu neuronalen und kybernetischen Modellen wird das Anpassungskonzept nun lerntheoretisch interpretiert: „Learning involves a usually adaptive response to an input (an external stimulus or the organism's own behaviour) in which the input-response relation is memorized; some physical traces of the relation persist and can later be the basis of a more effective response.“ (Ginsburg u. Jablonka 2009) Die Voraussetzung für die Möglichkeit eines so verstandenen Lernens hängt also von der Fähigkeit des zellulären bzw. molekularen Systems ab, „sich zu erinnern“. Im molekularbiologischen Kontext muss „Erinnerung“ neu gefasst werden. Dies erfordert eine Reflexion auf das bisherige Verständnis von Erinnerung, biologischer Zeit und genealogischer Kontinuität. Die mytho-, kosmo- und theologischen Implikationen der modernen Biologie könnten dadurch erneut eine Rolle für die aktuelle Theoriebildung spielen. Erneut könnte es zu einer Temporalisation zeitlos gedachter Konzepte und die Überwindung präformationistischer Intuitionen kommen: eine Temporalisierung des Informationskonzepts selbst. Im Konzept der Erinnerung spielt die Dualität von Prozessen des Speicherns und Ablesens eine Rolle, die noch das Erbe älterer Dualitäten von Explikation und Implikation (bei Cusanus) bzw. Evolution und Involution (u. a. bei Leibniz und Schelling) in sich tragen. Auch das Verhältnis von Variation und Selektion spielt eine entscheidende Rolle, da Erinnerungsprozesse nur als selektive (und konstruktive) Prozesse zu verstehen sind. Der in dieser Genealogie epigenetischer Evolution dargestellte Diskurs ist also nicht beendet. Wenn Ginsburg u. Jablonka (2009)

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

den lerntheoretischen Ansatz mit Bezug auf Psychologie, Neurobiologie und Kognitionswissenschaften fundieren, berühren sie daher nur die Spitze eines genealogischen Eisbergs.

Wie zuvor schon Hertwig (siehe 4.3.3) greifen Ginsburg u. Jablonka (2009) auf Semon zurück, um ihr Konzept der (molekularen, nicht-neuronalen) Erinnerung zu begründen. Dabei übernehmen sie von diesem die Konzepte des Engramms und des erneuten Aufrufs („recall“) und re-interpretieren diese: Epigenetische Engramme werden als zelluläre Strukturen oder Prozesse verstanden, die als Erinnerungs-Spuren zurück bleiben. Das platonisch-aristotelische Bild der Erinnerung als Einprägung in die Wachstafel erfährt somit eine molekularbiologische Neufassung. Diese Spuren, Einprägungen bzw. epigenetischen Engramme können selbst weitergegeben werden und ermöglichen damit eine „Rekonstruktion“ des früheren Antwortverhaltens. Das epigenetische Engramm ist als die molekularbiologische Erinnerung der Relation von Eingangssignal bzw. -reiz („input“) und Reaktions- bzw. Antwortverhalten („response“) zu verstehen. Alternativ wird das Engramm von den Autorinnen auch als (in Anführungszeichen gesetzte) „Repräsentation“ bezeichnet. Spätestens hiermit ist klar, dass sich lerntheoretische Zugänge auch in den Diskurs der Zeichentheorien begeben. Gerade die Verwendung eines vielfach gewandelten Konzeptes wie das der Repräsentation birgt Zündstoff für Missverständnisse, markiert aber auch den meist unsichtbaren semiotischen Hintergrund der biologischen Theoriebildung.

Dies wird auch am zweiten Konzept deutlich, das die Autorinnen mit Rückgriff auf Semon einführen: dem epigenetischen Wieder-Aufruf („recall“). Die erleichterte Rekonstruktion einer zuvor induzierten phänotypischen Antwort beruht demnach auf der Persistenz des epigenetischen Engramms. Die Autorinnen führen nicht aus, in welchem Verhältnis die Konzepte von Re-präsentation und Wieder-Aufruf stehen. Wenigstens seit Augustinus wissen wir aber, dass Zeit und Erinnerung in einem inhärenten Zusammenhang stehen, ohne dass Zeit deswegen zu einem subjektivistischen Konzept werden müsste. Für die Biologie ist ein kontextualisiertes Zeitverständnis fruchtbarer als das absolute (in der Physik selbst überwundene) Zeitkonzept. Biologische Zeit ist nicht mehr als Form des Prozesses zu begreifen, sondern rückt selbst in die Modelle zum Verständnis der Erinnerung ein. Damit schließt sich endgültig eine Epoche, in der Zeit Explanans, nicht aber Explanandum war. Die Dekonstruktion der absoluten Zeit in der Physik des 20. Jahrhunderts wird sich in der Biologie des 21. Jahrhunderts noch radikaler fortsetzen. Fragen zum Modus evolutionären Wandels sind der geeignete Ort für diese Denkbewegung.

Weil Erinnerung nicht nur die Folge, sondern auch die (notwendige) Voraussetzung für Lernprozesse ist, wird nun entscheidend, wie die beiden Seiten des Rememberns (also die Entstehung und der erneute Abruf epigenetischer Engramme) zusammenhängen. Die interne Logik des Rememberns ist somit relational zu fassen. Wie kommt es also zu Veränderungen bzw. Innovation in derartigen Prozessen? Es muss eine Spontaneität des Systems behauptet werden: Jede (neue) Situation bzw. jeder (neue) Input löst auch irgendein (neues) Antwortverhalten aus (Schritt 1).

5 Genetische und epigenetische Evolution

Erinnert wird aber nicht die neue Antwort selbst, sondern die Relation von Input und Antwort. Diese Überlegung greift auf Überlegungen Waddingtons zur Spontaneität des Entwicklungssystems zurück. Über die epigenetische Plastizität hinaus nehmen die Autorinnen aber an, dass dieser Prozess selbst eine Spur im System hinterlässt, die Einfluss auf zukünftiges Antwortverhalten hat (Schritt 2). Der erneute „Aufruf“ einer solchen Relation durch einen identischen (oder ähnlichen) Reiz zeigt einen (zu bestimmenden) Unterschied zwischen dem früheren und dem späteren Antwortverhalten (Schritt 3).

Als epigenetische Basis für Erinnern und Lernen nennen die Autorinnen vier verschiedene Typen epigenetischer Vererbungssysteme (selbst-erhaltende Feedback-Schleifen, strukturelle Vererbung, Chromatin-Markierungen und RNA-vermittelte Vererbung) und diskutieren einige Modellbeispiele („toy models“) des Antwortverhaltens der Gentranskription. Zugrunde gelegt wird in allen folgenden Beispielen eine mit dem DNA-Strang direkt oder indirekt assoziierte epigenetische Markierung. Die Autorinnen unterscheiden fünf Typen zellulärer Erinnerung anhand von Unterschieden im zeitlichen Antwortverhalten der Genexpression nach Induktion eines Reizes (Inputs). Hierbei handelt es sich noch nicht um epigenetisches Lernen, sondern ausschließlich um zelluläre Erinnerung. Die Unterschiede zellulärer Erinnerung ergeben sich daraus, ob der Antwortparameter dauerhaft oder für eine gewisse Zeit verändert ist, zu welchem Wert der Antwortparameter zurückkehrt und welchen zeitlichen Verlauf die Rückkehr zum alten oder dem veränderten Wert aufweist. Ähnlich wie bei der Alles-oder-Nichts-Regel am neuronalen Axonhügel werden auch Schwellenwerte diskutiert, die einen Einfluss darauf haben, ob und zu welchem Antwortverhalten ein Reiz führt.

Es mag zunächst irritieren, dass das Antwortverhalten selbst die Unterscheidung verschiedener Typen von Erinnerung motiviert. Diese Irritation beruht auf Intuitionen des gewöhnlichen Informationsverständnisses, bei dem nur die Weitergabe von Information temporal gedacht wird. Ginsburg u. Jablonka (2009) behandeln hingegen den Inhalt der Erinnerung selbst als prozessuale Information; als ein temporales Muster. Es ist also die Form der biologischen Zeit, die diesen Typus von Information ausmacht. Versuche, biologische Information prozessual zu deuten, sind nicht neu. Die allgegenwärtige Rede vom Informationsfluss ist der stehende Ausdruck des molekulargenetischen Verständnisses einer rein quantitativen, temporalen Information. Indem das temporale Muster selbst als Information verstanden wird, wird ein neues Verständnis von Information möglich: das temporale Muster ist Inhalt der Information. Die Form der biologischen Zeit ist selbst temporale Information. Informations- und Zeitkonzeption verändern sich wechselseitig.

Aufbauend auf den Modellen molekularer Erinnerung unterscheiden Ginsburg u. Jablonka (2009) vier Typen zellulären Lernens, wobei sie sich an etablierten Lerntypen in neuronalen Netzwerken orientieren und diese erneut auf die Gentranskription als Beispiel für ein nicht-

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

neuronales Netzwerk übertragen: Sensibilisierung, Habituation, Pseudo-Konditionierung und assoziatives Lernen ermöglichen epigenetisches Lernen potentiell erblicher Transkriptionszustände. Die Liste der von Ginsburg u. Jablonka (2009) diskutierten Fälle ist weder erschöpfend noch erscheint ihre Kategorisierung endgültig. Sie zeigt jedoch, wie mit Hilfe epigenetischer Markierungen einfache Formen des molekularen Erinnerns und Lernens konzipiert werden können. Dadurch wird gleichzeitig das Forschungsprogramm der jüngeren Epigenetik synthetisch erweitert: Die Zusammenschau genetischer, genregulatorischer und epigenetischer Befunde kann eine Rekonzeptualisierung biologischer Vererbung, Information und Anpassung motivieren.

Aus den lerntheoretischen Ansätzen bei Ginsburg u. Jablonka (2009) lassen sich einige Schlüsse ziehen. Im Vergleich zu dem Konzept einer „Vererbung erworbener Eigenschaften“ ist es zu einer Rekonfiguration gekommen: Eine einfache Theorie der Erbllichkeit erworbener Eigenschaften ordnet die Weitergabe einer erworbenen Eigenschaften zeitlich dem Erwerb derselben nach. In einer lerntheoretischen Erweiterung hingegen ist die Erinnerungsfähigkeit dem Lernprozess selbst vorgängig. Wir haben es nicht nur mit einer temporalen Umkehr einer (Kausal-)kette zu tun, sondern (in Analogie zu Kant) mit einer Erweiterung der Kausalkette. Ein lerntheoretischer Ansatz muss Erinnerungsfähigkeit voraussetzen und die konkrete Erinnerung selbst nachordnen. Die Fähigkeit zu erinnern ist jedoch keine abstrakte, einfach gegebene Fähigkeit, sondern selbst nur als das Ergebnis eines vorangehenden (evolutionären) Prozesses zu verstehen. Wir können also eine Koevolution von Erinnerungs- und Lernfähigkeit annehmen. Insofern stellt „epigenetisches Lernen“ auch eine Erweiterung zum Konzept der Anpassungsfähigkeit selbst dar, welches etwa bei Waddington von zentraler Bedeutung war. Anpassungsfähigkeit ist nunmehr nicht bloß eine notwendige Voraussetzung für epigenetische Evolution, sondern unterliegt selbst der evolutionären Veränderlichkeit. In Anlehnung an Gregory Bateson können Organismen also lernen zu lernen. Dies hat enorme Auswirkungen auf unser Verständnis vom Organismus.

Mit Rückgriff auf Kants Organismus-Konzept lässt sich zeigen, dass epigenetisches Lernen eine erhebliche Erweiterung dieses Konzeptes erfordert. Die genetische Evolutionstheorie konnte noch an einer generischen Präformation des Organismus festhalten, weil Organisation einfach als phänotypischer Ausdruck des Genotyp verstanden wurde und sich die Organisation nur ändert, wenn sich auch der Genotyp ändert. Dennoch konnte nach Kant Organisation zunehmend dynamischer verstanden werden. Selbst eine radikal dynamische Organisation kann bei Maturana noch im Sinne einer epigenetischen Drift verstanden werden, solange an der operationalen Geschlossenheit des Organismus festgehalten wird. Trotz der ablehnenden Haltung gegenüber der genetischen Selektionstheorie bestätigt Maturanas Ansatz die genetische Grenzziehung zwi-

5 Genetische und epigenetische Evolution

schen Onto- und Phylogenese. Ein lerntheoretisches Verständnis des Organismus legt hingegen die *Annahme einer operationalen Offenheit der Organisation* nahe. Die Offenheit des Systems und die Rückkopplungen im System sind kein Gegensatz, sondern ergänzen sich. Lernen ist kein Prozess, den wir nur mit Hinblick auf den Organismus verstehen können. Eine Selbstorganisation mit Beschränkung auf den Organismus kann es ebenso wenig geben wie die fensterlose Monade bei Leibniz. Die epigenetische Evolution des Organismus ist nicht denkbar ohne die Umwelt, das System nicht denkbar ohne Offenheit.

Mit der Annahme einer operationalen Offenheit geht auch eine Veränderung des organismischen Zeitkonzepts einher. Das noch heute auf Kant rückführbare Verständnis der Organisation betrachtet Systeme meist als Echo der Vergangenheit, die auf eine offene Zukunft zugehen. Die Zeit bleibt also systemextern, der Organismus ist in der Zeit präsent, hat aber selbst keine temporale Ausdehnung in Vergangenheit oder Zukunft, keine Dauer (im Sinne Husserls). Die Organisation bleibt eine infinitesimale Singularität auf dem Zeitstrahl der Naturgeschichte. Eine offene Organisation, deren Rückkopplungen auf die Organisation selbst Einfluss nimmt, ist nur denkbar, wenn wir dieser Dauer und damit biologische Zeitmodi der Erinnerung und Erwartung zugestehen. Dadurch wird möglich, dass der (husserlsche) Zeithof selbst Wirbel bildet, dass also noch anhaltende Effekte der Vergangenheit, das aktuelle System und die Dispositionen des Systems (Entwicklungstendenzen) für zukünftiges Verhalten miteinander in Wechselwirkung treten. Diese veränderte Rolle der Zeit ist in Waddingtons epigenetischer Landschaft implizit schon angelangt.

Eine evolutionäre Lerntheorie korrespondiert mit einer Synchronizität der biologischen Zeitmodi. Evolution ist nicht einfach als ein (beliebig komplexer) Vorgang „in“ der physikalischen Zeit, sondern als graduelle Komplexierung der biologischen Zeitmodi selbst zu begreifen. Frank Rosenzweigs Kommentar zum Zeitverständnis ist in der Anwendung auf die biologische Zeit von großer Relevanz: „Nicht in ihr geschieht, was geschieht, sondern sie, sie selber geschieht.“ (Rosenzweig 1925, S. 437) Was er über das Sprechen sagt, gilt auch für die epigenetische, lernende Organisation: sie ist „zeitgebunden, zeitgenährt“ (Rosenzweig 1925, S. 439 f.). In der Organisation finden wir nicht eine abstrakte Zeit, sondern viele Modi und Formen der biologischen Zeit: Erinnerungen, Präsenzen und Erwartungen - als temporale Muster.

Timing ist für ein epigenetisches Verständnis der Anpassung von entscheidender Bedeutung: Zu welchem Zeitpunkt entstehen welche Formen von Variation? Oder anders gesagt: Wie viel Variation ist zu welchem Zeitpunkt verfügbar und damit überhaupt selektierbar? Insbesondere die Unterscheidung verschiedener Zeitskalen und eine erhöhte zeitliche Auflösung der Systemdynamik eröffnet eine empirische Behandlung derartiger Fragen. Was Waddington nur andeutet, lässt sich heute klarer formulieren: Müssen wir nicht die Zusammenhänge zwischen Kurzzeitverhalten der molekularen Dynamik und dem Langzeitverhalten der transgenerationale Popu-

5.3 Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

lationsdynamik untersuchen? Wie direkt und wie vermittelt wirken sich kurzfristige Effekte auf die langfristige Dynamik aus? Inwiefern sind evolvierende Systeme chaotische, inwiefern selbstkontrollierte Systeme? Können evolvierende Systeme chaotische Dynamiken partiell kontrollieren? Und welche Rolle spielen bei diesen Prozessen epigenetische Mechanismen? Viel wird von einem hypothesenorientierten Design zukünftiger Studien abhängen, damit sich stichhaltige Hinweise für epigenetische Einflussfaktoren und Prozesstypen erhalten. Aus heutiger Perspektive besteht die Gefahr, dass wir die adaptive Rolle der genomischen Information selbst unterschätzen. Jahrzehnte des Gen-Zentrismus könnten dazu verleiten, die epigenetische Dimension des genetischen Systems zu unterschätzen. Die Evolution eukaryotischer Genome (bei vergleichsweise hoher Konservierung klassisch kodierender Sequenzbereiche) legt nahe, dass die sog. dunkle Materie des Genoms eine wichtige Rolle bei der Anpassungsfähigkeit epigenetischer Systeme spielt.

Eine epigenetische Lerntheorie ist nur möglich, wenn die Autopoiese nicht auf den Organismus beschränkt bleibt, sondern auf Relationen zwischen Organismen und Umwelten ausgeweitet wird. Die selbst-gesetzten Grenzen des autopoietischen Ansatzes müssen überwunden werden, um eine echte Lerntheorie erklären zu können. Eine epigenetische Lerntheorie ist nur möglich, wenn die apriorische Grenzen zwischen Genotyp und Phänotyp sowie Ontogenese und Phylogenese aufgehoben werden. Lernen lässt sich weder radikal vom Organismus aus noch radikal von der Umwelt aus denken, weder radikal autopoietisch noch radikal selektionstheoretisch denken. Lernen ist weder von innen gesteuert noch durch äußere Rahmenbedingungen erzwungen. Eine (molekulare) Lerntheorie erachtet (molekulare) Erinnerungen und (molekulare) Erwartungen als Teil der evolvierenden Gegenwart. Die biologische Gegenwart besteht nicht nur aus einem einzigen Augenblick. Die Naturgeschichte hat Lebewesen hervorgebracht, für die eine Gleichzeitigkeit des Nachzeitigen möglich wurde. Der Organismus bewegt sich nicht einfach durch Raum und Zeit, seine Situiertheit ist keine bloße Momentaufnahme, sondern eine Vielzahl von Momenten und Möglichkeiten, deren Auswahl nicht streng determiniert sein kann. Die operationale Offenheit ist ohne die partielle Unbestimmtheit der Momente nicht denkbar. Die Anpassungsfähigkeit der Organismen ist das Erbe ihrer Geschichte, das Erbe ist Voraussetzung ihrer Möglichkeiten. Die Fähigkeit sich zu erinnern und zu lernen, hat sich in nicht-neuronalen, molekularen Systemen wesentlich früher entwickelt als wir bislang annehmen. Diese semiotischen Fähigkeiten sind eine notwendige Voraussetzung für das Überleben des Organismus. Auch anthropozentrische Bedenken halten uns davon ab, für typisch menschlich gehaltene Fähigkeiten in einfacheren biologischen Systemen zu verorten. Auf mechanistischer Ebenen sind konzeptuelle Oppositionen zu überdenken, die eine Zusammenschau genetischer und epigenetischer Aspekte der Organisation verhindern. Wir haben im Laufe des letzten Kapitels einige (zum Teil paradigmatische) Beispiele dafür gesehen, dass genetische und epigenetische Dimension sich

5 Genetische und epigenetische Evolution

sowohl auf onto- als auch phylogenetischer Ebene nicht trennen lassen. Mit den jüngsten Befunden der Epigenetik und den lerntheoretischen Ansätzen epigenetischer Evolution scheint ein Schritt über Waddingtons Epigenetik-Verständnis hinaus angebrochen zu sein. Die Genealogie epigenetischer Evolution lässt theoretische Entwicklungstendenzen erkennen, die auf eine erneute Verwandlung der Konzepte von Epigenese und Evolution, von Genetik und Epigenetik hinweisen. Die Entwicklung der Theorien von genetischer und epigenetischer Evolution im Laufe der molekularbiologischen Revolution ist noch nicht abgeschlossen. Für die synthetische Überwindung beider Ansätze bietet sich ein Terminus an, der sowohl die Synthese als auch die Überwindung von rein genetischer und rein epigenetischer Evolutionstheorie veranschaulicht: *epi*genetische Evolution*.

6 Rekapitulation

Die Anfänge epigenetischer Konzepte reichen weit zurück und wirken bis heute auf das evolutionsbiologische Verhältnis von Entwicklung, Anpassung und Vererbung. Als späte Wissenschaft hat die Biologie eine lange Vorgeschichte. Als junge Wissenschaft ist sie gegenüber älteren Zugängen zur Entstehung und Entwicklung des Lebens selbst epigenetisch. Im folgenden wird die Genealogie epigenetischer Evolution rekapituliert. Abschließend werden einige Tendenzen und Lehren der Genealogie diskutiert.

Mytho-, kosmo- und theologische Implikationen der modernen Biologie

Die mythologische Verbindung von Embryo-, Theo- und Kosmologie reicht weiter zurück als wir dies heute rekonstruieren können. Schon vor Entstehung der monotheistischen Religionen begründeten Theogonien das genealogische Denken und manifestierten eine ewige Weltordnung. Die Epochalisierung der Welterschöpfung ermöglichte eine Chronologie der Schöpfung, die bereits den Übergang vom mythologischen zum naturphilosophischen Zugang markiert. Verschiedene Versionen des Erzählens vom Anfang der Welt schreiben sich in die Schöpfungsgeschichte(n) selbst ein. In der griechischen Mythologie lassen sich beispielsweise in Hesiods Theogonie Züge einer ironischen Reflexion des poetischen Charakters der Theogonie erkennen.

Auch Platons Kosmologie trägt poetische Züge. In seinem Timaios-Dialog wird die Weiterentwicklung der Kosmologie explizit vollzogen: Das Modell einer einfachen Schöpfung der Welt durch den Demiurgen wird in eine erweiterte Kosmologie eingebunden, in der das Verhältnis von Seiendem und Werdendem bestimmt wird. Dabei werden nicht nur zwei verschiedene Perspektiven auf die Welt vermittelt, sondern neue Figuren geschaffen. In der offenen Triade Platons steht *χορηα*, die Amme des Werdens, zwischen Unvergänglichem und Vergänglichem, Unsichtbarem und Sichtbarem, zwischen Chaos und Ordnung. Statt des omnipotenten, schaffenden Demiurgen rückt eine weibliche, helfende Figur in den Mittelpunkt der Kosmologie. Platons *χορηα* nimmt alles in sich auf. Ihre doppelte Hybridrolle als mytho-logische Raum-Zeit löst die Gegensätze nicht auf, sondern bezieht aus ihnen ihr explanatorisches Potential. Die eigentliche Schöpfung der Welt und der Geschöpfe ist eine Genesis im Modus der Degeneration vom Seienden zum Werdenden.

6 Rekapitulation

Aristoteles nimmt eine Trennung der mytho-logischen Verbindung von Kosmologie und Embryologie vor. Die Entstehung und Entwicklung der Tiere wird empirisch untersucht und begründet eine von mehreren möglichen Klassifikationen des Tierreichs. Die Entstehung der Lebewesen wird durch die Kombination einer vierfaltigen Aitiologie und der aristotelischen Psychologie gelöst: Physisches und Psychisches treten gemeinsam auf, die Entstehung neuer Formen aus Materie wird durch die Psyche vermittelt. Die Chronologie der entstehenden Formen erfolgt nicht simultan, sondern sukzessiv. Die Staffel der Formbildungsprozessen folgt Bedürfnissen und Notwendigkeiten des Organismus. Das triadische Modell der Formentstehung und die vermittelnde Rolle der Psyche in der Triade lässt sich als kryptosemiotisches Konzept verstehen, das eine rein kausale Erklärung ausschließt. Der teleologische Schritt von der „dynamis“ zur „energeia“ beim Formbildungsprozess greift nicht auf eine umgekehrte Kausalordnung zurück. Das explanatorische Primat des Aktuellen vor dem Potentiellen, des Adulten vor dem Embryo muss nicht als moderne Zweckursache gelesen werden, weil die Psyche den Übergang vermittelt. Die schrittweise Psychogenese bei Aristoteles greift auf die platonische Kosmogense der Weltseele zurück und zeigt, dass die Trennung von Kosmo- und Embryologie nicht vollständig ist. Aristoteles' Zoologie geriet in Vergessenheit und erlebte eine Renaissance im arabischen Raum und in der europäischen Frühmoderne. Anders als allgemein angenommen hat Aristoteles den Begriff „Epigenese“ nicht begründet. Die moderne Dichotomie von Präformation und Epigenese wurde nachträglich in seine Schriften hineingelesen.

Die antike Relativität der Zeit wird im Übergang zum Mittelalter von der Bewegung der Gestirne auf die Seele übertragen. Die Schöpfung selbst ist bei Augustinus kein zeitlicher Prozess. Es kommt zu einer doppelten, theologisch begründeten Einspannung der Zeit: zwischen creatio ex nihilo und creatio continua sowie zwischen flüchtiger Lebenszeit und eschatologischer Ruhe in der Zeit. Die Zeit steht als Brücke zwischen Mensch und Gott. Beim Übergang von der creatio ex nihilo zur creatio continua entstehen Zeit und Kreatur gemeinsam. Die temporalen Modi werden aus der Kosmologie in eine theologische Anthropologie verschoben: Die Zeit der Psyche ordnet den Augenblick zwischen Erinnerung und Erwartungen ein. Zeit, Seele und Schöpfung verharren in einer hybriden Sphäre und halten das theologische Modell zusammen. Die Chronologie der hebräischen Schöpfungsgeschichte wird entzeitlicht, weil die Zeit erst mit der Kreatur entsteht. Die sieben Tage der Schöpfung sind eine zeitlose Wiederholung ohne Zwischenräume, die Schöpfung aus dem Nichts vermutlich eine spätantike Konzeption. Die „Evolution“ des Grases hat exegetische Bedeutung: Der Same kommt ursprünglich aus der Pflanze, die Pflanze nicht aus dem Samen. Eine Präexistenz der Keime in den Samen wird zurückgewiesen. Die Entstehung der Lebewesen ist insofern Teil der creatio continua: Theologie und Embryologie sind miteinander verbunden. Darüber hinaus wird die Kontinuität der Sünde biologisch durch Zeugung und Fleisch erklärt: Augustinus vertritt eine Vererbungstheorie des Bösen, während das

Gute mittels der Seele horizontal aus der göttlichen Sphäre kommt. Der Mensch steht zwischen zwei Linien von Beeinflussung, seine Stellung im Kreuz der Einflüsse basiert auf einer strikten Trennung von Fleisch und Seele. Die augustinische Barriere ermöglicht das theologische Doppel von der Weitergabe und Aufhebung der Sünden. Die Problematik der Reinhaltung und Vermittlung der beiden Dimensionen ist dem einzelnen Menschen aufgetragen. Zahlreiche der augustinischen Erklärungsansätze präfigurieren spätere Diskussionen zu Embryologie und Vererbung. Zugleich lassen sich Rückgriffe auf platonische und aristotelische Konzepte erkennen, insbesondere die hybride und vermittelnde Stellung von Psyche und Schöpfung.

Im Übergang vom Mittelalter zur frühen Neuzeit wird bei Cusanus nicht nur die Seele, sondern alles Leben zwischen Zeit und Ewigkeit verortet. Die göttliche Ewigkeit wird auf die Gattung übertragen, die Welt nicht aus oder gegen, sondern in Gott gedacht. Die Welt ist die Ausfaltung (explicatio) Gottes, Gott die Einfaltung (implicatio) der Welt. Die Ausfaltung wird mit einem geometrischen Argument unterstützt: Die Linie ist die Evolution des Punktes. Dadurch kommt es auch zu einer Nominalisierung von „evolvere“ zu „evolutio“. Das cusanische Modelle unterliegt pythagoreischen Einflüssen, das platonische Zeitverständnis motiviert das Evolutionsverständnis. Gegenüber dem ursprünglichen, göttlichen, zeitlosen Einen sind die Konzepte von Differenz, Trennung und Diskontinuität defizitär. Das Potential des Einen umfasst Sein und Nichts. Ein- und Ausfaltung beziehen sich auch auf Raum und Zeit. Das gesamte Universum steht zwischen Gottes Sein und dem Nichts: Im Zuge der Entfaltung ergibt sich eine Stufenfolge der Lebewesen. Alle Geschöpfe stehen zwischen Sein und Nichts und tragen insofern die Züge der platonischen $\chi\omicron\rho\rho\alpha$, während der platonische Hybrid der Raum-Zeit durch Ein- und Ausfaltung relativiert wird. Die Konzepte von Ein- und Ausfaltung überbrücken und bedingen eine ontologische Ambivalenz der Geschöpfe. Die Konzepte von Zeit, Differenz und Rationalität verhindern die Koinzidenz (den Zusammenfall) von Gott und Welt. Die unauflösbare Verschränkung von Gott und Welt zeigt sich theologisch im Gott-Mensch. Die Zeitlosigkeit des Gottessohnes wird auf die Gattung, seine hybride ontologische Stellung auf alle Menschen übertragen. Die irdische Zeugung wiederholt die göttliche Ordnung, die cusanische Biologie ist pantheistisch. Die Verortung des universellen Göttlichen im Geschöpf präfiguriert den explanatorischen Status einer Vererbungssubstanz. Gattungen sind Entfaltungen der Universalien, aber nur die Einzelwesen sind wirklich. Zwischen den Einzelwesen gibt es keinen Übergang, sondern eine (infinite) Unberührbarkeit. Die Ordnung der Lebewesen besteht aus unendlich vielen Sprüngen, die Einzelwesen sind die rationalen Zahlen der Natur. In der Exegese der Genesis-Schrift wird das Bild vom Zusammenfall durch das Motiv vom Zusammenklang ersetzt: Der Klang ist die gestaltbare Stimme, die Schöpfung eine Komposition, die Rolle der Zeit während des Schöpfungsaktes unbestimmbar. Eine semiotische Lesart der theologischen Verhältnisse präfiguriert die späteren Metaphern der Naturphilosophie bis in die Genetik des 21. Jahrhunderts:

6 Rekapitulation

Die Natur ist ein Zeichen des Göttlichen, die Welt ein unlesbares Buch, die Unübersetzbarkeit bei Cusanus beschreibt das Verhältnis von Gott und Welt. Wie Cusanus die Genese der Welt im Modus der Lehre inszeniert, wird später die Erforschung der Genese der Welt im Modus des Lesens inszeniert. Die Schöpfung selbst ist anders als bei Platon keine Degeneration mehr, aber Abweichungen der Schöpfung sind Dissonanzen und Monstrositäten. Die Ähnlichkeit der Geschöpfe ist an ein Primat des Selben gebunden. Die spätere Transformation von der Ähnlichkeit zwischen Gott und Welt zur (Familien-)ähnlichkeit der Lebewesen zeigt beispielhaft, wie kosmotheologische Implikationen in die moderne Biologie eingehen konnten. Die cusanischen Grenzziehungen bereiten die modernen Entgrenzungen vor: Die moderne Biologie verfährt in einem Modus des fortschreitenden Ziehens und Überschreitens von Grenzen des Wissens. Die Explikation Gottes präfiguriert einerseits biologische Modelle der Genexpression. Das cusanische Modell der Entfaltung des Göttlichen nimmt andererseits auch den Modus der modernen Denkbewegung vorweg, weil Attribute der göttlichen Sphäre in die Natur übertragen werden. Säkularisierung heißt: Die göttliche Sphäre verblasst, das Universum wird verewigt.

Evolution und Epigenese

Wie in der Antike blieben biologische Fragen vom 15. bis 17. Jahrhundert im Verhältnis zu physikalischen und philosophischen Fragen sekundär. In der Renaissance kommt es gleichwohl zu einer Renaissance der aristotelischen Embryologie. William Harveys Schriften sind beispielhaft für die Anfänge der modernen Biologie: Die antike Autorität des Aristoteles, der moderne Lehrer Fabricius und die eigenen Beobachtungen bilden die Grundlage einer eigenständigen Theoriebildung. Harvey beschreibt eine permanente Revolution zwischen Henne und Ei. Die Entwicklung rotiert wie die Planeten. Damit verbindet Harvey kosmotheologische Konzepte und aristotelische Embryologie. Die Entstehung des Kükens aus dem Ei ist nur ein kleiner Teil seiner empirischen Beobachtungen zur Generation und beschreibt zwei Typen des Formbildungsprozesses: Bei der Epigenese wird das Ganze sukzessiv aus den Teilen zusammengesetzt, bei der Metamorphose wird das Ganze in Teile unterschieden und zerlegt. Es geht um eine Abgrenzung gegenüber Fabricius und nicht um eine Parallelisierung mit Aristoteles. Neue, gegen die aristotelische Tradition gerichtete Naturphilosophien favorisieren atomistische Präformationslehren (wie Gassendi) oder mechanistische Epigenese-Theorien (wie Descartes), bleiben aber spekulativ und unempirisch. Unter den Pionieren der Mikroskopie setzt sich eine mechanistische Präformationslehre durch, sie verfolgen ein reduktionistisch, aber auch theologisch motiviertes Forschungsprogramm.

Das cusanische Begriffspaar von „*explicatio*“/„*implicatio*“ wandelt sich zu den Begriffspaa- ren „*développements*“/„*enveloppement*“ bzw. „*evolution*“/„*involution*“: Die Motive von Ein-

und Ausfaltung werden in der Präformationslehre auf das Verhältnis von Keim und Lebewesen übertragen. Bei Leibniz kommt es zu einer rationalistischen Synthese von Präformationslehre und seiner eigenen kosmologischen Monadenlehre. Die natürliche Ordnung der Lebewesen ist kontinuierlich, die Lücken im Kontinuum müssen gefüllt werden. Die Systematik gründet auf einer Genealogie der Monaden und einem Kontinuum der natürlichen Ordnung. Die externalistische Epigenese Descartes' wandelt sich zur internalistischen Präformation Leibniz': Es gibt keine formbildenden Kräfte, die Generation folgt der harmonisch eingerichteten Ordnung. In der Schöpfung ist dennoch ein Streben zur Perfektion denkbar: Leibniz erweitert also die augustinische *creatio continua* und hält auch eine Seelenwanderung (*Transcreation*) durch die Stufen der natürlichen Ordnung für möglich. Die Präformationslehre ist der gotische Schlussstein eines unhaltbaren Systems, in dem es zu einer erneuten Verbindung und Rekonfiguration von kosmologischer Genese und der Entstehung der Geschöpfe kommt. Im Rahmen ontogenetischer Präformation wird eine Naturgeschichte denkbar, während der theologische Überbau erhalten bleibt. Mit der Widerlegung der Präformationslehre kommt es darum zu einer erneuten Trennung von Kosmo-, Theo- und Embryologie und einer erneuten Verschiebung von Eigenschaften der transzendenten in die lebensweltliche Sphäre. Noch die genetische Präformation trägt aber die Züge einer Ausfaltungstheorie des genetischen Keimes wie bei Leibniz.

Schon im prärevolutionären Frankreich kommt es bei Buffon zu einer radikalen De- und Rekonstruktion des Artkonzepts: Die Kontinuität der Art wird nun durch eine innere Form begründet, die selbst auf organischen Molekülen beruht und den Konflikt von Artkonstanz und Variabilität der Arten vermitteln muss. Die innere Form (*moule intérieur*) könnte selbst bereits ein Produkt des naturhistorischen Prozesses sein und tangiert bereits die spekulative Frage einer biochemischen Entstehung des Lebens. Abweichungen der inneren Form werden als eine Degeneration eines Familien-Stammes interpretiert, die Lockerung der natürlichen Ordnung hat aber bereits begonnen. Innerhalb der biologischen Familien kann es zu intrafamiliärer Artbildung kommen, eine divergente Tendenz vom Stamm zu den (degenerierten) Arten ist bereits angelegt. Buffons Konzept des ersten Stammes lässt sich als Stammart von Blumenbach bis Mendel nachweisen und belegt Kontinuitäten von der Protobiologie des 18. bis weit in die Biologie des 19. Jahrhunderts. Buffons Argumente für die Konstanz der Arten werden später zum Angriffspunkt für Lamarcks Transmutationstheorie.

Caspar Friedrich Wolffs „Theorie von der Generation“ greift noch einmal terminologisch auf Aristoteles zurück und zeigt den Übergang von der Protobiologie zur Biologie am Beispiel embryologischer Fragen. Wissenschafts- und erkenntnistheoretische Fragen werden diskutiert, erste Disziplinfragen kommen auf: Die Generationslehre soll die anatomischen Sätze beweisen, aus denen sich die physiologischen Sätze dann ableiten lassen. Wolff lehnt die bisherigen physiologischen, teleologischen, zirkulären Erklärungen ab. Die Generationstheorie soll das explanato-

6 Rekapitulation

rische Fundament werden, die Kontinuität der Lebewesen ist ihre Grundlage. Bei Wolff ist die spätere genealogische Kontinuität der Lebewesen präfiguriert. Die Grenze zwischen Seiendem und Werdendem wird bei Wolff ins Unbestimmte verschoben, die Verschiebung ist wegbereitend für die Epigeneselehre und die Veränderlichkeit der Arten. Es gibt keine Evolution (Präformation) in der Natur: Epigenetische sind kausale Erklärungen. Aristoteles, Hippokrates und der ganzen Antike wird die Epigenese-Überzeugung zugeschrieben. Epigenese und Lebendigkeit werden durch Annahme einer Kraft, die die Säfte des Körpers bewegt, miteinander verbunden. Wolff vertritt anders als die Mechanisten die Existenz einer Kraft, die sich aus der Verteilung der Körpersäfte ergibt. Der Übergang vom Anorganischen zum Organischen wird durch die Entstehung dieser Kraft erklärt. Diese wird von seinen Kritikern als unbegründete Lebenskraft angesehen, was Wolffs Argumentation explizit zurückweist. Wolff ist um eine durchgängig naturalistische, epigenetische Kausalität bemüht, erscheint in der Rezeption aber als Vertreter einer metaphysischen Kraft. Wolffs Theorie begründet die Epigenese mit einer Dynamik und Physiologie der Säfte. Der Samen ist der perfekte Nährstoff, der den göttlichen Ursprung der Keime ersetzt. Der Ablauf der Entwicklung wird durch die Verteilung der Nahrungssäfte erklärt. Der Mangel der Säfte ist das Signal zur Fruchtbildung. Durch die Verbindung von Generation(-en) durch die „Conception“ kommt es zum Schluss der Kausalkette. Die Zirkularität der Entwicklung wird notwendig, weil die vollkommene Ablehnung einer Präformation nicht mehr auf eine metaphysische (nicht-zirkuläre) Begründung zurückgreifen kann. Die Revolution der Epigenese beruht auf physikalischen Prinzipien. Wolffs Beschreibungen der Epigenese und seine Erklärungsansätze sind wegbereitend für die Entstehung einer Embryologie.

Mit dem endgültigen Scheitern der Präformationslehre kommt es zu einer relativ raschen Umkehrung der Verhältnisse. Die Entstehung der Biologie ist ein Effekt, aber kein Charakteristikum der Aufklärung. Das bei Cusanus angedeutete Umschlagen der transzendenten Konzepte in die Natur verzögert sich im Zeitalter der Aufklärung und beschleunigt sich erst im postrevolutionären Frankreich. Die spinozistische Gleichsetzung von Gott und Natur ermöglicht eine spezifische Naturphilosophie der Entwicklung, die bei Schelling einen Höhe- und Wendepunkt erreicht.

Schon zuvor entwickelt Johann Friedrich Blumenbach im deutschsprachigen Raum die Epigenese-Theorie zu einem Prinzip weiter, das Fragen der Generation und der Naturgeschichte umfasst. Blumenbach vertritt eine explizit revolutionäre Naturgeschichte: Eine Katastrophentheorie erklärt die Auslöschung zahlreicher Arten und die Unterscheidbarkeit naturhistorischer Epochen. Nach der Katastrophe können neue Arten „nacherschaffen“ werden. Blumenbach stellt Evolutionstheorie und Zeugungstheorie gegenüber und erklärt die Generation mit einer epigenetischen Zeugungstheorie. Der Terminus „Generation“ wird nun im heutigen Sinne gebraucht,

dient also der Unterscheidung der Generationen und nicht mehr zur Beschreibung der Entstehung der Lebewesen. Blumenbachs „Bildungstrieb“ vereint Phänomene der Zeugung, Ernährung und Reproduktion und unterscheidet diese von anderen Lebenskräften. Sein Bildungstrieb soll nichts erklären, sondern soll die Gemeinsamkeiten der Phänomene erfassen. Darum wendet sich Blumenbach ebenso gegen Wolffs (als metaphysische Kraft missinterpretierte) „vis essentialis“ wie gegen die Präformationslehren Albrecht von Hallers und Charles Bonnets. Blumenbachs Programm fordert die Aufklärung der Gesetze, die den Bildungstrieb erklären. Die Veränderlichkeit der Arten wird mit Bezug auf Kölreuters Experimente zur Hybridbildung bereits mit der Epigenese verbunden: Der Epigenese soll die Umwandlung der Arten erklären. Pathologische Bildungen zeigen, dass von der Anordnung adulter Strukturen nicht auf deren Präexistenz geschlossen werden kann. Blumenbach formuliert universelle Gesetze des Bildungstrieb: Dieser kann stärker oder schwächer sein, umfasst Phänomene der Generation und Reproduktion und ist kein teleologisches Prinzip. Die Richtung des Bildungstrieb kann abgelenkt werden. Der abgelenkte Bildungstrieb erklärt einerseits die Degenerationen einer Art. Andererseits kann der Bildungstrieb auch nach einer Totalrevolution abweichen und dadurch die Entstehung neuer Arten nach der Revolution erklären. Die beiden Typen von Ablenkung sind zu unterscheiden, sodass sich bei Blumenbach implizit eine onto- und eine phylogenetische Seite des Bildungstrieb unterscheiden lässt. Das Konzept der Degeneration kann nur auf die Generation, nicht aber auf die Naturgeschichte angewandt werden. Blumenbachs Bildungstrieb ist wegweisend für einen universellen Erklärungsanspruch epigenetischer Erklärungen.

Kant greift Blumenbachs Argumentation auf und nutzt sie für die Lösung eines Problems seiner eigenen Theoriebildung. Kants Unterscheidung von zwei Typen der Kausalität ist darin begründet, dass sich die Entstehung von zweckhaften Naturprodukten nicht physikalisch erklären lässt. Der reale Kausalnexus ist das Gesetz der raumzeitlichen Anschauung, der ideale Kausalnexus ist ein regulatives Prinzip, das der Vernunft nicht mehr zugänglich ist. Naturzwecke lassen sich weder auf materielle noch seelische Kräfte zurückführen, die Teleologie liegt außerhalb von Theologie und Naturwissenschaften. Während Kant in der vor-kritischen Phase eine Veränderlichkeit der Zeugungskraft der Organismen vollkommen ausschließt, wird sie später als möglich erachtet. Die Veränderungen der Zeugungskraft müssen aber in der Anlage zur Selbsterhaltung enthalten sein und mit der teleologischen Bestimmung des Organismus vereinbar sein. Insofern ist eine Korrespondenz von Generation und Systematik angelegt. Kant lehnt Leibniz' Prästabilmus ebenso ab wie eine individuelle Präformation (Evolution) und argumentiert für eine generische Präformation (Epigenese bzw. Involution bzw. Einschachtelung). Blumenbachs Bildungstrieb wird bei Kant somit für die Vermittlung der beiden Kausalitäten verwendet: Die Natur bringt die organischen Formen selbst hervor und folgt dem Bildungstrieb, der eine Brücke zwischen idealem und realem Kausalnexus ermöglicht. In seinem Opus postumum geht Kant weiter

6 Rekapitulation

zu einer Vermittlung von Gott und Natur und deutet eine Verschmelzung von Mechanismus und Organismus an. Organische Körper werden nun als natürliche Maschinen verstanden, deren teleologische Regulation nicht materiell, aber naturalistisch erklärt werden kann. Damit wird der kausale Dualismus von realem und idealem Kausalnexus überwunden. In Folge dessen spekuliert Kant über eine organisationstheoretische Interpretation der Naturgeschichte: eine natürliche Weltorganisation, die Welt als organisierter Körper. In einer revolutionären Naturgeschichte ist der Mensch ein später entstandenes Lebewesen. Auch die (biologische) Menschheitsgeschichte lässt sich anhand von revolutionären Umwälzungen verstehen.

Goethes Metamorphosentheorie setzt sich begrifflich von der Epigenese ab und vertritt eine Entwicklungstheorie ursprünglicher Formen. Die in der Entwicklung der Pflanzen identifizierten Wandlungen der Form hält Goethe für eine Beschreibung des Sichtbaren, während Schiller die Form als eine Idee erachtet. Goethe unterscheidet die regelmäßige (fortschreitende) von der unregelmäßigen (rückschreitenden) und der zufälligen (äußerlich bedingten) Metamorphose. Ein unbenanntes Organ metamorphosiert durch alle Phasen der Entwicklung hindurch. Die Formveränderungen der sich entwickelnden Pflanze erfolgen durch Zusammenziehung und Ausdehnung der ursprünglichen Form, eine formgebende Substanz gibt es nicht. Die Metamorphose weist Regelmäßigkeiten auf und könnte einen indirekten Einfluss auf Mendels Verständnis von Entwicklungsgeschichte genommen haben. Bei Goethe äußert sich die Lebenskraft in der Fortpflanzung simultan, im Wachstum sukzessiv. Goethes starker Bezug auf Wolff legt nahe, dass die Lebenskraft für die Metamorphose eine explanatorische Rolle spielt. Im Mittelpunkt steht aber bei Goethe die vergleichende Methode zur Beschreibung und Offenlegung der Prinzipien des Formenwandels selbst. Der Wandel erklärt die bestehenden Formen, zugleich liegt dem Formenwandel aber eine ursprüngliche Form zugrunde. Durch die Rückführung der Pflanzenmorphologien auf die Metamorphosen einer ursprünglichen Urpflanze erhellt die Metamorphosenlehre das Verständnis der Naturgeschichte. Für die Entstehung der Morphologie und der Embryologie spielt Goethe ebenso eine Rolle wie für das Konzept einer Variabilität von Formbildungsprozessen bei Thompson und Gregory Bateson. Einen direkten und starken Einfluss übte Goethes Theorie auch auf Schellings frühe Naturphilosophie.

Die Denkmöglichkeit eines allgemeinen Entwicklungsprinzips wird bei Schelling zum Postulat einer radikal dynamischen Philosophie erweitert. Es kommt zu einer bei Kant schon angedeuteten Synthese von Reellem und Ideellem, die sich in Begriffsidentifikationen niederschlägt: Epigenesis = Metamorphose = dynamische Evolution. Das Absolute, in dem Schelling die ursprüngliche Einheit der Natur erblickt, ist mit dem Gotteskonzept bei Cusanus verwandt. Das Geschichtliche ist das Empirische, das reale Produkt der natürlichen (ideellen) Produktivität. Die Naturprodukte bilden kein Kontinuum, die Arten sind nicht veränderlich, sondern das Produkt der involutiven Hemmung des unendlichen (evolutionären) Strebens der Produktivität. Die

Artkonstanz ist das epigenetische Resultat zweier genetischer, antagonistischer Prinzipien. Das Individuum steht in einer Zweckbeziehung zur Gattung. Der beschränkte Bildungstrieb resultiert in der Reproduktion der Gattung durch die Individuen. Der Wettstreit zwischen chemischen äußeren Einflüssen und den Organen erhält das Leben im Allgemeinen und die Arten im Besonderen. Statt eines „struggle for existence“ können wir von einem „struggle of productivity“ sprechen. Darwins spätere Konzepte von (theoretisch unbegrenztem) exponentiellen Wachstum der Population und dem hemmenden Prinzip natürlicher Selektion lassen sich als quantifizierte Wiedergänger der genetischen Prinzipien Schellings annähern. Während Darwin damit die Entstehung und Abfolge der Arten im Laufe der Naturgeschichte erklärt, wird bei Schelling eine Stufenfolge der Produktivität selbst beschrieben. Jede Stufe hat ihre eigene Entwicklungslogik und begründet eine introvertierte Epigenese vom Höheren zum Niederen. Der Organismus ist in die dynamische Organisation des Universums involviert und resultiert aus einem Antagonismus von Evolution und Involution, von inneren und äußeren Kräften. Der Schritt vom Anorganischen zum Organischen beruht auf der Annahme einer ständig werdenden Triplizität. Mit Rückgriff auf Ritters Galvanismus und Platons Kosmologie motiviert Schelling eine Figur physikochemischen, elektrophysiologischen und dynamischen Charakters, einen Widerspruch von beständiger Tätigkeit und Beständigkeit. Die ständig werdende Triplizität erklärt die Dynamik der organischen Duplizität. Die wiederholte Störung und Wiederherstellung von Gleichgewichten verweist auf ein rhythmisches Werden, das dem Leben zugrunde liegt. Schellings Naturphilosophie stiftet zu Beginn des 19. Jahrhunderts ein autonomes Verständnis der Biologie und wirkt mit dem universellen Denken der Entwicklung fort. Die Verzahnung von Kosmo-, Embryo- und Biologie wird von der entstehenden Physiologie aber zunehmend zurückgewiesen. Die Verzahnung von Fragen der Organisation, der Entwicklung und der Naturgeschichte bleibt aber bestehen: Die Erklärung der Organisation als das Produkt antagonistischer, dynamisch-genetischer Prinzipien wirkt fort und findet sowohl evolutions- als auch systembiologisch Anwendung. Schellings Denken eines rhythmischen Werden nimmt Grundprinzipien der Chronobiologie vorweg. Die Überwindung dualistischer Erklärungen prägt Haeckels Monismus, Whiteheads Prozessphilosophie, Waddingtons Epigenetik und Gregory Batesons Kybernetik. Eine direkte Rezeption Schellings bleibt aber aus, nicht zuletzt weil seine Naturphilosophie vielen als spekulativ und unzugänglich gilt.

Zur Zeit Mendels (Mitte des 19. Jahrhunderts) macht in der deutschsprachigen Biologie nichts Sinn außer im Lichte der Entwicklungsgeschichte. Verschiedene, epigenetische Theorien versuchen die sog. Entwicklungsgeschichte zu erklären. Hiermit ist die Entwicklung des einzelnen Organismus gemeint, die von Embryologen wie Pander und von Baer erforscht wurde. Der Botaniker und Physiologe Schleiden sieht in der Entwicklung eine Reihe von Zuständen, deren

6 Rekapitulation

Gesetze mathematisch beschrieben werden sollen. Goethes Metamorphosenlehre und Schellings Naturphilosophie wirken noch nach. In der Geschichte der Pflanzenwelt des österreichischen Biologen Franz Unger wird eine Entwicklungstheorie der Arten postuliert. Am Anfang der Pflanzengeschichte steht Goethes Urpflanze, die Arten sind nicht veränderlich, neue Arten können aber aus bestehenden Arten epigenetisch hervorgehen. Ungers Entwicklungsgeschichte ist eine Phylogenese individueller Metamorphosen, es gibt keinen Kampf ums Dasein. Im Laufe der Zeit werden die Lücken der Systematik gefüllt. Das Individuum ist in die Gesetze der Entwicklungsgeschichte eingereiht. Der heute grotesk wirkende Widerspruch zwischen Konstanz und Entwicklung der Arten verweist auf eine konzeptuelle Nähe zwischen Ungers Artbegriff und der platonischen *χορᾶ*. Darwins „Ursprung der Arten“ ruft im deutschen Diskurs zur Entwicklungsgeschichte ein geteiltes Echo hervor. Während Darwin von den verbessernden und bewahrenden Wirkungen der künstlichen Selektion auf die Existenz einer natürlichen Selektion schließt, weist Unger auf die degenerierenden Wirkungen der künstlichen Selektion hin.

Der Augustinermönch Gregor Mendel beschäftigt sich weder mit Fragen der Evolution noch der Vererbung. Im Mittelpunkt seiner aus der Zuchtpraxis hervorgehenden Untersuchungen steht eine Suche nach Entwicklungsgesetzen der Hybrid-Bildung. Mendels Versuchsansatz verbindet die Suche nach mathematischen Gesetzen der Entwicklung mit einem experimental-physikalisch motivierten Versuchsaufbau. Die Einführung eines Experimentalsystems beruht auf empirischer Gründlichkeit und idealisierter Empirie. Mendel kann auffällige Regelmäßigkeiten der Hybrid-Forschung und allgemeines Züchterwissen bestätigen und formalisieren: Die Hybrid-Pflanzen aus Individuen differierender Merkmale bilden laut Mendel Samen, von denen die Hälfte wieder Hybride bildet, die andere Hälfte hingegen dominante und rezessive Formen. Mendel verwendet keine binäre Notation, die chromosomalen Grundlagen der entdeckten Zahlenverhältnisse sind nicht bekannt. Mendel interpretiert seine Befunde als Beleg für eine wiederholte, insofern epigenetische Neubildung der Hybriden. Die sog. Entwicklungsreihe der Hybrid-Nachkommen ist das Ergebnis der Vorgänge während der Epigenese. Mendels Verständnis der „Entwicklungsgeschichte“ ist selbst hybrid: Mendel versteht den Begriff schon genealogisch (wie Unger), sein Entwicklungsbegriff ist aber auf die Epigenese bezogen. Die „Entwicklungsgeschichte“ Mendels ist eine Genealogie der Epigenesen. Wie Unger konstatiert Mendel keine Entstehung neuer Arten: Die Erbsen-Hybriden sind nur vorübergehende Hybriden. Der Widerstreit der unterschiedlichen, elterlichen Elemente wird im Laufe der Epigenese unterdrückt, zeigt sich aber bei der Bildung der neuen Keimzellen wieder: Die hybriden Pflanzen bilden die reinen Elemente der Eltern, sind also keine konstant gewordenen Arten. Für die Bildung der hybriden Keimzellen wendet Mendel seine Rekombination der distinkten Elemente A und a an. Wie beim Hybrid-Forscher Gärtner verlegt auch Mendel die Erklärung des Grades der Wahlverwandtschaft zwischen zwei Arten ins Innere und erklärt es über die Vorgänge während der Entwicklung.

Abweichungen von seinem gefundenen Entwicklungsgesetz führt Mendel auf Probleme des Experimentalsystems und Störungen der Entwicklung zurück. Durch „freiwillige Bastardbildung“ entstandene Hybriden sind zwar noch überlebensfähig, aber degeneriert und sterben auf Dauer aus.

Das Entwicklungsgesetz Mendels ist in eine mathematische Form gebracht, die schon Goethe angedacht hatte und von Schleiden und Fries auch zur Zeit Mendels als höchstes Ziel der Naturphilosophie bzw. -wissenschaften gilt. Mendel behauptet ein Naturgesetz der Hybrid-Entwicklung bei der Erbse und glaubt, dass es für viele Kulturpflanzen gilt. Die Anwendung der Kombinatorik von Pollen- und Keimzellen bleibt auf die Verbindung der Hybriden (der Aa-Individuen) beschränkt. In einer mathematischen Exploration Mendels setzen sich die Rein- gegenüber den hybriden Mischformen langfristig durch. Mendel berechnet die Entwicklung aller Nachkommen der Hybriden aus der Summe der Entwicklungsreihen von Hybriden (Aa) und der Reinformen (A und a) und nicht mittels einer gemeinsamen Kombinatorik aller A- und a-Gameten. Mendels „vierte Regel“ ist falsch, belegt aber, dass Mendel die Hybridbildung epigenetisch und seine Ergebnisse im Rahmen einer entwicklungsgeschichtlichen Lesart interpretiert hat. Rein formal ist das später entdeckte Hardy-Weinberg-Gleichgewicht bereits zum Greifen nahe. Mendels Verständnis der epigenetischen Hybridbildung verhindert eine epochale Entdeckung und beweist, dass Mendel im Diskurs seiner Zeit forschte.

Mendel geht nachweislich nicht über die Annahme einer kulturellen Veränderlichkeit der Arten hinaus. Aufbauend auf seinem Entwicklungsgesetz zeigt er, dass die Entwicklung neuer Kulturpflanzen durch Hybridisierung oder Umwandlung zwischen existierenden, instabilen Hybriden möglich ist. Formal betrachtet legt Mendel einen rationalen Zahlenraum an, durch den die Kulturpflanze mittels Zuchtpraxis (künstlicher Selektion) bewegt werden kann. Konstante Arten sind mit ganzen Zahlen und Hybride mit Brüchen assoziiert. Die Veränderlichkeit der Kulturpflanzen führt Mendel somit auf das Entwicklungsgesetz der Hybridbildung zurück. Die Konstanz gezüchteter Pflanzen ist darauf zurückzuführen, dass durch wiederholte Hybridisierungen eine konstante Kombination von Merkmalen gefunden wurde. Die selbstständigen Kulturpflanzen sind aus einer Reihe von hybriden Verbindungen hervorgegangen. Mendel kann damit eine Umwandelbarkeit der Arten ohne die Entstehung neuer Arten annehmen. Den doppelten Schritt zu einer evolutionären Perspektive wie bei Darwin geht Mendel nicht: Weder schließt er von künstlicher auf natürliche Selektion, noch verallgemeinert er die Hybridbildung zu dem, was später die mendelsche Population genannt wird. Die Unterscheidung von Natur und Kultur spielt bei Mendels Festhalten an der Artkonstanz eine entscheidende Rolle.

Eine Vererbungstheorie hat Mendel nicht vertreten. Seine Theorie beruht weder auf der Annahme partikulärer Erbträger noch einer Mischvererbung, sondern auf physikochemischen Affinitäten in den Keimzellen. Der Kontinuität stiftende Prozess in Mendels Denken ist weder die

6 Rekapitulation

Naturgeschichte im Sinne Darwins noch die Vererbung im Sinne Weismanns und der späteren Genetik. Bei Mendel stehen hinter der Kalkulierbarkeit der Entwicklungsgeschichte Naturgesetze der Entwicklung. Erst vor dem Hintergrund der späteren Chromosomentheorie der Vererbung bekommen Mendels Befunde paradigmatischen Charakter und werden grundlegend neu interpretiert. Mit der sog. Wiederentdeckung beginnt die Geschichte von genetischer und epigenetischer Evolution. Zwischen Mendels Entwicklungsgeschichte und der Entstehung der Genetik steht aber eine ganze Epoche von konzeptuellen Veränderungen.

Phylo- und ontogenetische Evolution

Die entscheidende Veränderung erfolgt im postrevolutionären Frankreich: Während Buffon, Goethe, Schelling, Kant und Blumenbach verschiedene Typen einer Veränderlichkeit der Natur diskutieren, wird der Schritt zu einer progressiven, radikalen Veränderlichkeit der Natur nicht vollständig vollzogen. Noch bei Mendel sind die Arten im Naturzustand konstant. Bei Lamarck findet eine Temporalisierung der zirkulären Epigenese statt: Die epigenetische Revolution zwischen Henne und Ei (im alten Sinne) wird selbst (im neuen Sinne) als revolutionierbar gedacht. Nicht nur können alte Merkmale (wie bei Mendel) wiederkehren, sondern auch neue Merkmale entstehen, die dauerhaft werden. Die politische Revolution, der damit verbundene Begriffswandel und die Übertragung auf die Naturgeschichte führt zu einer vollkommen neuen Vorstellung: einer radikalen Veränderlichkeit der Arten, die keine prinzipiellen Grenzen mehr kennt. Durch die Temporalisierung der epigenetischen Dynamik wird bei Lamarck eine Unterscheidung angelegt, die erst später (bei Haeckel) klar benannt wird: der Unterschied zwischen der individuellen Ontogenese und der Phylogenese der Arten. Alle folgenden Diskussionen zum Verhältnis von Entwicklung, Anpassung und Vererbung und der Vermittlung zwischen Onto- und Phylogenese sind darum die Kinder der lamarckschen Revolution.

Lamarcks „zoologische Philosophie“ will eine neue Ordnung der Natur begründen, in der nur die Einzelwesen real, die Arten bloß nominelle Bezeichner sind. Die Natur selbst, nicht die Umwelt, hat bei Lamarck allmählich die Organismen hervorgebracht: Nur die einfachsten Organismen können unter günstigen Umständen durch Urzeugung entstehen. Im Laufe der Naturgeschichte kommt es zur allmählichen Ausbildung und Diversifikation der Organe. Die Fähigkeiten zu Vermehrung und Fortpflanzung entwickeln sich aus der Fähigkeit zu wachsen und sind die Grundlage zur Weitergabe erworbener Eigenschaften. Lebensort und Gewohnheiten können die Organisation verändern. Die Wirkung der Umgebungsverhältnisse auf die Organismen ist aber nicht direkt, sondern dreistufig und zweischrittig: Veränderte Umgebungsverhältnisse bedingen bzw. ermöglichen veränderte Bedürfnisse – veränderte Bedürfnisse bedingen bzw. ermöglichen neue Tätigkeiten und Gewohnheiten. Weder sind die Bedürfnisse selbst für die Veränderlichkeit

der Arten ursächlich, noch gibt es einen direkten Übergang von den Umgebungsverhältnissen zu den Gewohnheitsänderungen der Lebewesen.

Lamarck formuliert zwei grundlegende Gesetze. Das erste Gesetz gilt bis zum Höhepunkt der Entwicklung: Der Gebrauch oder Nichtgebrauch nehmen Einfluss auf die Entwicklung und Konstitution der Organe. Vererbung ist bei Lamarck noch eine Tradierung von Abweichungen. Das zweite Gesetz beschreibt den verzögerten Übergang von Anpassungen an die nächsten Generationen. Die beiden Gesetze beschreiben jeweils eine kritische Periode, in welcher Einflüsse möglich sind und lassen sich mit der späteren Unterscheidung von Ontogenese (1. Gesetz) und Phylogenese (2. Gesetz) annähern. Implizit begründet Lamarck damit eine neue Perspektive auf die Naturgeschichte: Das kausale Verhältnis von Gestalt und Zustand der Teile zu ihrem Gebrauch wird umgekehrt. Lamarcks Umkehrung basiert auf einem epigenetischen Zweckbegriff: Er schließt nicht mehr vom Status quo auf die beobachtbaren Gewohnheiten, sondern begriff den Status quo als Resultat der Gewohnheitsveränderungen. Lamarck vertritt darum keine teleologische Naturgeschichte. Die Epigenese ist ateleologisch, die Naturgeschichte schreitet im verzweigenden Modus von Stufe zu Stufe. Die neue Ordnung der tierischen Systematik ist nicht kontingent, sondern orientiert sich an einer idealisierten, stufenweisen Entwicklung des Nervensystems. Lamarck formuliert keinen Selektionsmechanismus, bei der Entwicklung vom Affen zum Menschen herrscht aber ein imperiales Verdrängungsgeschehen. Entscheidende Schritte der Humanevolution (wie die Entwicklung des aufrechten Ganges und der Sprache) nimmt Lamarck vorweg.

Das Fundament der Stammesgeschichte bildet bei Lamarck eine physikalistische Weiterentwicklung der Säftelehre. Die Bewegung der Fluide erklärt Variation und Veränderlichkeit der organischen Komponenten des Körpers. Eine Vielzahl von erregbaren Teilchen führt zur epigenetischen Ausformung der Organisation. Die Fluide haben Eigenschaften der formbildenden Seele, sind jedoch vollkommen physikalisch konzipiert. Eine genealogische Abstammungslehre ist bei Lamarck nicht formuliert, weil die epigenetische Kontinuität auf Ebene der Fluidodynamik verortet wird. Die Konzepte von Epigenese, Evolution, Involution und Präformation spielen bei Lamarck (wie Darwin) keine Rolle und begründen daher eine neue Perspektive auf die Naturgeschichte. Lamarck steht nicht außerhalb seiner Zeit, aber außerhalb des deutschen Diskurses zur Entwicklungsgeschichte. In Frankreich erlebt er erst spät Anerkennung, wird aber bereits hier politisch instrumentalisiert. Die spätere Rezeption Lamarcks beruht zum Teil auf Übersetzungsfehlern und fehlender Auseinandersetzung mit seinen Schriften. Für den Streit zwischen Neodarwinisten und Neolamarckisten und deren Nachfolgedebatten wird Lamarck zunehmend zur Projektionsfläche. Seine Rolle in heutigen Schul- und Lehrbüchern trägt noch deutlich die Züge dieser Polarisierungen.

6 Rekapitulation

Nicht nur Mendel, sondern auch Darwin ist später als Vorläufer der genetischen Evolutionstheorie vereinnahmt worden. Die später konstruierte Opposition von Darwinismus und Lamarckismus ist unhaltbar. Darwins Theoriebildung ist in vielerlei Hinsicht typisch für das 19. Jahrhundert: Die Auflösung des Unterschiedes von Art und Varietät hat gravierendere Folgen als Buffons Aufhebung der Artgrenzen. An die Stelle unveränderlicher Arten rückt ein Kontinuum von Varietäten, die den Ursprung der Arten als graduellen Prozess versteht. Anders als bei Lamarck führt die Überwindung des Artkonzepts nicht zur Etablierung einer neuen Ordnung, sondern einer kontingenten Genealogie der Varietäten.

Mit der Übertragung von Befunden künstlicher Zuchtpraxis auf die Existenz natürlicher Selektion vollzieht Darwin eine Infinitesimalisierung des Selektionsprinzips, welche das gradualistische Credo „*natura non facit saltum*“ begründet. Rhetorisch schwankt Darwins Beschreibung natürlicher Selektion zwischen hymnischer Überhöhung und wissenschaftlicher Selbstkritik bzgl. der Reichweite des Konzeptes und der Eignung der Begriffswahl. Darwins romantische Ökonomie schreibt bestimmten Eigenschaften absolute Attribute von „gut und schlecht“ zu. Nicht das Individuum, aber die guten Eigenschaften werden bewahrt. Auch wenn Darwin nicht an der universellen Gültigkeit des Selektionsprinzips zweifelt, behauptet er keine universelle Erklärungskraft des Prinzips: Die Reduktion von Organen und die Entstehung von Sterilität kann nicht selektionstheoretisch erklärt werden. Die Einflüsse der Umgebung auf die Organismen und die Akkumulation vorteilhafter Veränderungen durch die Selektion stehen in einer explanatorischen Konkurrenz. Voraussetzung für die Wirkungen natürlicher Selektion ist die natürliche Variabilität: das Vorhandensein geeigneter, direktionaler Variationen.

Im Gegensatz zu Mendel formuliert Darwin tatsächlich Vererbungsgesetze. Es gibt eine Tendenz zur Erbllichkeit aller Merkmale bzw. Variationen. Vererbung kann eine adaptive Rolle spielen, progressive oder regressive Wirkungen zeigen und wird durch die Variabilität beeinflusst. Erbliche Merkmale können im Laufe des Lebens entstehen und weitergegeben werden. Durch die Rezeption der Hybridforschung sind Darwin die Uniformität der ersten Hybriden-Generation und das Verschwinden und Wiedererscheinen von erblichen Merkmalen bekannt. Nicht Mendels Versuche, aber die mendelschen Phänomene kannte Darwin demnach. Von den konstanten Zahlenverhältnissen und Mendels gesetzmäßigem Anspruch wäre er vielleicht überrascht gewesen. In eigenen Kreuzungsversuchen sammelt Darwin Befunde, die für eine Mischvererbung sprechen und im Sinne der „vierten Regel“ Mendels ausfallen. Darwins Interesse an den Experimenten gilt aber den Wechselwirkungen zwischen Umwelt, Entwicklung und Vererbung. Darwin verbindet Befunde der Sterilitäts- und Hybridforschung zu einer Erklärung über die sexuellen Elemente und neigt zu einer Lesart im Sinne Spencers: Er erklärt Sterilität über ein Übermaß an Homogenität oder Heterogenität gepaarter Individuen.

Die Ursachen und Gesetze der Variabilität spielen bei Darwin eine wichtige explanatorische

Rolle, sind jedoch zu seiner Zeit empirisch kaum erforscht. Variabilität der Organisation kann erhöht oder erniedrigt werden, träge sein und verzögert werden. Hierbei können natürliche Selektion und die Vererbung eine Rolle spielen. Variationen können aber auch das indirekte Ergebnis von Umweltveränderungen sein. Kreuzungen können (ähnlich wie bei Mendel) zur Entstehung neuer und zum erneuten Erscheinen vermeintlich verschwundener Merkmale führen. Konstante Umweltbedingungen führen auf Dauer zum Verlust der Variabilität. Trotz einer hohen Tendenz zur Erbllichkeit muss nicht jede Variation vererbt werden. Blumenbachs Bildungstrieb wird durch Gesetze der Variation ersetzt, die Vielzahl der zu erklärenden Phänomene bleibt aber erhalten. Organisationstheoretische Prinzipien zur Koordination und Reparation der Organisation oder zur Kompensation von Wachstumseffekten entlehnt Darwin von Blumenbach, Goethe und St. Hillaire. Die Korrelationen des Wachstums und der Variabilität werden bereits in synchrone und diachrone Effekte unterschieden. Insgesamt spielt auch die Organisation eine adaptive Rolle.

Ursachen und Gesetze der Variabilität sind mit Entwicklungs- und Vererbungsprozessen verbunden und bilden die Basis für Darwins Pangenestheorie. Die explanatorische Aufgabe der Theorie lässt einen Syntheseversuch erkennen, der das Ganze der darwinschen Theorien betrifft. In der Architektur seiner Argumentation steht die Pangenestheorie zwei Stufen über der natürlichen Selektion: Die Pangenese muss Gesetze der Variabilität, die Kontinuität der Vielfalt und die Einflüsse der Umweltbedingungen erklären. Zugleich ermöglicht die Pangenese eine Auswahl geeigneter Variationen durch natürliche Selektion. Die Pangenese vermittelt insofern die Interaktionen von Variabilität und Selektion.

Darwins Hypothese selbst scheitert, weil sie empirisch wenig Halt hat und ihre explanatorische Aufgabe zu groß ist. Mit makroskopischen Analogien postuliert Darwin einen Mikrokosmos des Organischen: Die pangenetischen „gemmules“ (Keimlinge) sind zugleich Repräsentanten der individuellen Entwicklung, der Vorfahren und der Lebensereignisse. Die lebendigen Keimlinge werden von den Einheiten des Körpers zu jeder Phase der Entwicklung abgegeben, sammeln sich in den Fortpflanzungsorganen und werden an die nächste Generation weitergegeben. Die Keimlinge entstehen also epigenetisch und haben präformierende Bedeutung für die Nachkommen. Anders als bei Lamarck ist die Kontinuität der Generationen nicht durch physikochemische Fluide, sondern biologische, lebendige Elemente begründet.

Darwins selektionstheoretischer Lamarckismus erklärt Anpassung aus der Eigengesetzlichkeit und Variabilität von Vererbung und Organisation unter Einfluss von Umweltveränderungen. Natürliche Selektion stellt ein universelles Auswahlprinzip dar, soll aber weder die Variabilität der Entwicklung noch die Entstehung neuer Merkmale erklären. Selektionstheoretische, organisationstheoretische und lamarckistische Prinzipien bilden gemeinsam eine Theorie der Anpassung. Schon bei Darwin ist nicht nur eine Erbllichkeit von Anpassungen, sondern auch der

6 Rekapitulation

Anpassungsfähigkeit angedeutet.

Darwin war weder Genetiker noch Evolutionsbiologie. Die Geschichte des Darwinismus ist das merkwürdige Resultat einer Rezeption, Vereinnahmung und Ignoranz von Darwins Schriften. Nach Darwin wird der Erklärungsanspruch der Pangenestheorie bald aufgegeben. Die explanatorischen Aufgaben werden durch eine Reihe von Dichotomisierungen aufgeteilt: Die schrittweisen Unterscheidungen von Onto- und Phylogenese, Keimbahn und Soma, Geno- und Phänotyp, sowie ultimer und proximaler Kausalität vollziehen eine Disziplinierung der Biologie. Der Problemhorizont der Pangenese-Theorie gerät in Vergessenheit. Mit der späteren Verbindung von Epigenetik und Evolution wird er bei Waddington wieder sichtbar.

Im deutschsprachigen Raum spielt Ernst Haeckel in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine große Rolle bei der Rezeption des Darwinismus. Haeckel selbst integriert und interpretiert Darwins Prinzipien im Rahmen seiner eigenen epigenetischen Morphologie. In Bezug auf Lamarck und Goethe sucht er nach einer Erklärung der Form-Veränderungen in der Entwicklungsgeschichte. Erst bei Haeckel kommt es (im selben Jahr wie der Veröffentlichung von Mendels Befunden) zu einer Aufteilung der Entwicklungsgeschichte in die individuelle und die Stammes-Geschichte der Entwicklung. Haeckels Unterscheidung von Onto- und Phylogenese konnte sich durchsetzen. Haeckel formuliert ähnlich wie Schelling, dass alle Evolution und Entwicklung der organischen Individuen Epigenese sei. Indem Haeckel die Begriffe „Evolution“ und „Entwicklung“ synonym gebraucht und die neue Unterscheidung von Onto- und Phylogenese einführt, wird die Entstehung der heutigen Begriffe nachvollziehbar: „Entwicklung“ wird heute ontogenetisch und „Evolution“ phylogenetisch verstanden. Bei Haeckel wird die Einheit der „Entwicklungsgeschichte“ durch eine dreifache Parallelisierung der genealogischen Individualitäten von Individuum, Art und höheren Taxa der Systematik ermöglicht. Haeckels Monismus der Entwicklung idealisiert die drei Genealogien, eine reale Vermittlung findet zwischen ihnen nicht statt. Haeckels Darwinismus ist ein morphogenetischer Materialismus, der auf Blumenbachs Bildungstrieb zurückgreift: Vererbung und Anpassung werden als innerer und äußerer Bildungstrieb verstanden, durch die alle Charaktere des Organismus erworben werden. Anders als bei Schelling ist das Ringen zweier antagonistischer Prinzipien nicht mehr ideeller, sondern materieller Natur. Den „struggle for existence“ versteht Haeckel als die Summe der Einflüsse, unter denen die Wechselwirkung von Vererbung und Anpassung stattfinden. Aus der Wechselwirkung der beiden Bildungstriebe (Vererbung und Anpassung) ergibt sich ein Kausalnexus zwischen Selektion und Divergenz. Das Ergebnis der genealogischen Parallelisierungen ist Haeckels widerlegtes Rekapitulationsgesetz. Seine Parallelisierung von Onto- und Phylogenese hat sich nicht durchsetzen können. Weismanns Isolierung von Onto- und Phylogenese hingegen hat die Geschichte der Biologie des 20. Jahrhunderts entscheidend geprägt. Zwischen beiden besteht

jedoch eine Gemeinsamkeit: Sie schließen eine wechselseitige Einwirkung onto- und phylogenetischer Prozesse aufeinander aus. Dieser Ausschluss kann noch als Ausläufer einer genetischen Stufentheorie gesehen werden, deren Wandel sich über Schelling, Leibniz, Cusanus und Augustinus zurück bis zu Platons Degeneration der Weltseele verfolgen lässt. Deren Ursprung kann im genealogischen Element der mythologischen Theogonien gesehen werden.

August Weismann ist von der Vollständigkeit der Epigenese-Theorie nicht überzeugt. Er argumentiert gegen eine anlagenlose Keimsubstanz. Wie Wolffs „Theorie der Generationen“ soll Weismanns neue Evolutionstheorie die Entwicklung erklären statt nur behaupten. Weismann sieht in der Unabhängigkeit und Rekombinatorik variierender Merkmale in physiologischer und ontogenetischer Dimension das schlagende Argument dafür, dass auch in der Keimsubstanz selbst eine analoge Differenziertheit, Unabhängigkeit und Rekombinierbarkeit vorliegen muss. Weismann schlägt eine Rückführung der natürlichen Variabilität auf die Variation der Determinanten vor. Die Bedeutung der organismischen Adaptivität wird im Vergleich zu Darwin eingeschränkt. Auch wenn Weismann der Neodarwinist schlechthin ist und der genetischen Evolutionstheorie als Vorläufer gilt, weicht seine Theoriebildung von der späteren ab: Weismann behauptet keine lineare Zuordnung zwischen Determinanten und Eigenschaften, die Determinanten müssen Teil einer internen Organisation sein. Die Plastizität und Anordnung der Determinanten in der Kernsubstanz spielt eine wichtige Rolle. Die Determinanten selbst sind aus sog. Biophoren zusammengesetzt. Letztere sind physikalisch-chemische, aber auch lebendige Entitäten, deren Wirkung nicht apriorisch feststeht, sondern vom Entwicklungskontext abhängig ist. Weismann vertritt keinen Vorläufer des genetischen Determinismus. Die Ontogenese beschreibt er als Prozess der allmählichen Zerlegung und Aufteilung der Erbsubstanz auf die Zellen. Die alternative Theorie einer in allen Zellen vorhandenen Keimsubstanz und Aktivierung relevanter Determinanten diskutiert Weismann. Er lehnt sie ab, weil eine Vielzahl spezifischer Reize nicht vorstellbar und erklärbar ist. Durch die Aufteilungsthese ergibt sich bei Weismann auch die Notwendigkeit zur Abspaltung der Keimzellen, deren Kernsubstanz nicht aufgeteilt und beeinflusst werden darf. Es sind zum Teil sehr spezifische (heute widerlegte) Annahmen seiner Determinanten-Theorie, die zum Postulat der sog. Weismann-Barriere führen. Während bei Darwin die Variation der Erbanlagen zu jeder Zeit möglich ist, ist sie bei Weismann auf die Verschmelzung der Erbanlagen beschränkt. Die Ursachen der Variation werden bei Weismann eingeschränkt: Natürliche Variation ist (1) das Ergebnis der Rekombination von Determinanten (2) zu einem einzigen Zeitpunkt am Beginn der Ontogenese. Weismanns Ablehnung einer Vererbung erworbener Eigenschaften reduziert die Quellen der Variation auf die Rekombination der Determinanten des Keimplasmas. Ähnlich wie Darwin und Haeckel spiegelt auch Weismann die phylogenetische Genealogie in die Ontogenese und Mikrobiologie. Das Keimplasma wird bei Weismann zum eigentlichen Ort der Naturgeschichte.

6 Rekapitulation

Die Konzeption einer Vererbungssubstanz führt später zu theoretischen Beschränkungen der Genetik: Die physikalisch-chemische Kohärenz und Abgrenzbarkeit der Vererbungssubstanz ontologisiert die Unterscheidung von Erblichkeit und Nichterblichkeit. Weismann unterscheidet genau genommen zwei Barrieren: (1) die (frühere) Unterscheidung von Keim- und Körperzellen und (2) die (spätere) Unterscheidung von Nucleoplasma (im Kern) und Cytoplasma. Der nur in eine Richtung mögliche Fluss der Biophoren aus dem Kern ins Cytoplasma stellt eine Vorform des molekularen Dogmas dar. Aus heutiger Sicht muss das Konzept der Barriere selbst hinterfragt werden, da Belege für und gegen die Existenz von Barrieren der Vererbung existieren. Diese Befunde verlangen neue Typen der Erklärung für die Selektivität und Spezifität von Vererbungsbarrieren. Die Geschichte des Neolamarckismus und Neodarwinismus lässt sich als eine Geschichte der gegenseitigen Ignoranz empirischer Belege lesen. Weismanns Barriere wurde im weiteren Verlauf der Theoriebildung mehrfach verschoben. Die Kontinuität der Unidirektionalitäts-Annahme von Weismanns Vererbungstheorie bis zur modernen Genetik hat eine getrennte Untersuchung von Fragen der Vererbung und Fragen der Entwicklung auf den Weg gebracht und zur Isolation von Onto- und Phylogenese beigetragen. Aus heutiger Sicht kann die Annahme der Barriere nicht ersatzlos gestrichen werden. Das Problem von Grenze und Grenzüberschreitung erlangt zentrale Bedeutung. Insofern wird die lange Geschichte der platonischen *χώρα* fortgeschrieben.

Oscar Hertwig gehört zu den schärfsten Kritikern des neuen Evolutionismus Weismanns. Mit der Unterscheidung von Erbanlage und Anlageprodukten ermöglicht Hertwig die These von der Vererbung erworbener Anlagen. Im Gegensatz zu Weismanns Glaube an die „Allmacht der Selektion“ argumentiert Hertwig für deren Ohnmacht: Natürliche Selektion ist nicht kreativ, die Reichweite selektionstheoretischer Erklärungen ist von der Natur der Variabilität und der Responsivität des Organismus abhängig. Selektion hat einen modulierenden Charakter, ist aber in eine epigenetische Kausalität einzuordnen. Hertwig favorisiert einen neuen Kompromiss von Evolutionismus und Epigenese: Statt Weismanns Entweder-oder von Selektion und Vererbung funktionaler Anpassungen argumentiert Hertwig für eine Synthese: Unter verschiedenen äußeren Einflüssen kann sich dieselbe Anlage zu verschiedenen Endprodukten entwickeln. Dazu ersetzt Hertwig die Determinantentheorie Weismanns durch eine relationale Theorie von Zellverbänden und eine Verbindung von epigenetischem und organisationstheoretischem Denken. Hertwigs relationistische Epigenese greift auf Konzepte Goethes und Darwins zurück und betont den korrelativen Charakter aller Veränderungen. Hertwig stützt sich u. a. auf Befunde zur polymorphen Entwicklung des Bienen-Eies, die heute bestätigt und durch epigenetische Mechanismen erklärt werden können. Spencer, Hertwig und andere Kritiker Weismanns behalten Recht, dass (fast) alle Zellen, sowohl Gameten wie Körperzellen, dieselben Erbanlagen besitzen.

Ähnlich wie Semon und andere Bio- und Psychologen Ende des 19. Jahrhundert zieht Hertwig Parallelen zwischen Nerven- und Vererbungssystem und denkt über eine Erinnerungsfähigkeit der Vererbung nach.

In der anhaltenden Diskussion zwischen Neodarwinisten und Neolamarckisten werden neue Selektionskonzepte entworfen: Romanes will mit der physiologischen Selektion die Artbildungsprozesse erklären. Roux' „Kampf der Teile“ wird von Weismann aufgegriffen. Intra- und Keim-Selektion dienen der Erklärung von Variabilität und Plastizität der Ontogenese. Der Erwerb neuer Eigenschaften wird bei Weismann auch dann selektionstheoretisch erklärt, wenn Darwins natürliche Selektion dies nicht leisten kann. Henry Osborn postuliert einen „doppelten Ursprung“ natürlicher Variation: ontogenetische Variation entsteht im Laufe der individuellen Entwicklung, phylogenetische Variation bezeichnet die Variation innerhalb eines Stammes. Er formuliert Gesetze der individuellen Evolution: Ontogenetische Variation kann umweltinduziert entstehen und zur internen Anpassung dienen. Die Phylogenese folgt der Ontogenese, die graduelle Selektion erblicher Dispositionen der Entwicklung sieht darum aus wie eine Vererbung erworbener Eigenschaften. Osborn vertritt einen Pluralismus zur Erklärung der Anpassungsleistungen: Natürliche Selektion, die Vererbung erworbener Eigenschaften und die Selektion erblicher Entwicklungstendenzen schließen sich nicht aus. Demgegenüber schließt Lloyd Morgan die Vererbung erworbener Eigenschaften aus und argumentiert mit Bezug auf Weismanns Intra-Selektion für eine Interaktion von erblicher Variation und ontogenetischer Modifikation. Natürliche Selektion ermöglicht bei Veränderungen der Umwelt eine erhöhte Plastizität der Variation. Bei Selektionsdruck zur Anpassung an neue Verhältnisse ist so die Entstehung und die erbliche Fixierung ontogenetischer Modifikationen möglich.

James Baldwin postuliert die Existenz von zwei getrennten Vererbungssystemen: Biologische und soziale Vererbung fundieren das phylo- und das ontogenetische System. In Absetzung zu Romanes erweitert Baldwin die Rolle der Vererbung: Es werden nicht nur Variationen bewahrt, sondern auch neue Entwicklungsmöglichkeiten eröffnet. Natürliche Selektion ist ein negatives Prinzip, während Anpassungen das positive Prinzip darstellen. Eine Vererbung erworbener Eigenschaften ist nicht notwendig, weil die Ontogenese ausreichend Zeit für Anpassungen und Auswahl neuer Eigenschaften ermöglicht. Organische Selektion erweitert das Spektrum positiver Anpassungen, die gleichwohl auch dem negativen Prinzip natürlicher Selektion unterliegen. Die Weitergabe von Verhaltensänderungen erfolgt über Imitation, natürliche Selektion ermöglicht deren Weitergabe und favorisiert die Anpassungsfähigkeit der Organismen. Intelligenz und Aufmerksamkeit werden evolutionäre Faktoren, weil sie bei Entstehung und Etablierung neuer Verhaltensweisen beteiligt sind. Dadurch wird eine soziale Evolution möglich: Lebewesen mit erblichen Anpassungs-, Imitations- und Lernfähigkeiten haben Vorteile. Es kommt zu einer organischen Selektion von ontogenetischen Anpassungen. Bei Säugetieren kommt es zur Umkehr

6 Rekapitulation

zwischen angeborener Anpassung und ontogenetischer Anpassungsfähigkeit. Die Verlängerung der Entwicklung bei sozial lebenden Organismen und noch die Entstehung einer jahrelangen Kindheit und Jugend beim Menschen sind Ergebnisse der sozialen Evolution lernfähiger Organismen. Ähnlich wie bei Haeckel wird bei Baldwin eine psychische Evolution denkbar: eine Phylogenese des Geistes. Die Evolution der Anpassungsfähigkeit ermöglicht also soziale Evolution und Vererbung und erweitert damit den Einfluss von natürlicher Selektion und Organismus auf die eigene Entwicklung. Die ontogenetischen Entwicklungstendenzen spielen eine direktionale Rolle für die Phylogenese.

Francis Galton lehnt eine Vererbung erworbener Eigenschaften ab und postuliert eine partikuläre Grundlage der Vererbung. Eine strikt getrennte und eine vollständig mischende Vererbung der Charaktere sind Extremfälle seiner Vererbungstheorie und schließen sich nicht gegenseitig aus. Zwischen den Generationen besteht eine Familienähnlichkeit, Unterschiede zwischen den Generationen werden durch vererbte Abweichungen und die unterschiedliche Entwicklung der gleichen Erbanlagen ermöglicht. Das System der Vererbungspartikel stabilisiert sich im Laufe der Epigenese: organische Stabilität. Stabile Formen sind seltene, günstige Kombinationen der Partikel im System. Stabile epigenetische Systeme werden bei Galton klassifiziert und deuten eine Genealogie der Systeme an. Das epigenetische System ist sowohl robust als auch flexibel und ermöglicht diskontinuierliche Variationen und abrupte Veränderungen stabiler Systeme. Das Kontinuum von Varietäten kann auf diskontinuierlichen Veränderungen genetischer Systeme beruhen. Als einige Jahre später Mendels Befunde entdeckt werden, deutet William Bateson dies mit Bezug auf Galtons „organische Stabilität“ und eine Vielzahl empirischer Befunde als Bestätigung für die Existenz diskontinuierlicher Variation und die Möglichkeit sprunghafter Veränderungen im Laufe der Naturgeschichte.

Genetische Evolution

Beim Entwicklungsbiologen Hans Driesch wird Anfang des 20. Jahrhundert noch einmal das alte Evolutionsverständnis aufgegriffen und mit einem von Aristoteles abgeleiteten Entelechie-Verständnis ergänzt. Alles Geschehen wird als Evolution verstanden und durch das Wirken der Entelechie erklärt. Die Entelechie ist aus dem Strom der Ereignisse herausgehoben und steht als unbewegter Beweger im Hintergrund der Ereignisse. Obwohl Drieschs metaphysische Entwicklungsbiologie abgelehnt wird, entsteht mit dem Gen ein Konzept, das ebenfalls aus dem Strom der ontogenetischen Ereignisse herausragt und später sogar als unbewegter Beweger stilisiert wird. Das von Johannsen zunächst als hypothetische, mathematische Entität konzipierte Gen wird zur $\chi\rho\rho\alpha$ in der Biologie des 20. Jahrhunderts.

Bei der Entdeckung der mendelschen Befunde kommt es zu einer vererbungstheoretischen Reinterpretation. Mendels Zahlenverhältnisse werden schon kurz darauf auf die Aufteilung der Chromosomen während der Meiose zurückgeführt. Obwohl die prinzipielle Rückführung rasch klar ist, halten sich bis heute falsche Vorstellungen davon, was sich aus der mendelschen Vererbung über die molekulare Natur der Vererbung ableiten lässt. Zur Erklärung der mendelschen Vererbungsregeln reichen die meiotische Chromosomendynamik, der alternierende Wechsel von Haploidie und Diploidie und die zufällige Aufteilung der Chromosomen (in Anaphase I) aus. Die Distinktheit der mendelschen Merkmale beruht auf der Distinktheit der Chromosomen. Hiervon ist die Hypothese von der Existenz molekularer Vererbungseinheiten zu unterscheiden, die sich nicht direkt aus Mendels Versuchen ableiten lässt. Auch zwischen der molekularen Erklärung des mendelschen Erbganges und der molekularen Natur der Merkmale ist zu unterscheiden. Eine verblüffende Konsequenz: Nicht nur Allele, sondern auch Epiallele können prinzipiell den mendelschen Regeln folgen. Die molekularen Grundlagen von Erbgang und Merkmal sind selbst verändert worden: Die evolutionäre Entstehung der Diploidie ist eine notwendige Voraussetzung für die Möglichkeit des mendelschen Erbganges. Die Regeln der mendelschen Erbgänge sind das Produkt eines Zusammenwirkens von molekularen Prozessen der Chromosomendynamik und der Populationsdynamik.

Auf dem Weg zur sog. modernen Synthese sind Disziplinen und Konzepte durch eine heterogene Gruppe von Theoretikern und Empirikern zusammengeführt worden. Im Mittelpunkt der Synthese steht das Verhältnis von darwinscher und mendelscher Population. Bei der mathematischen Fundierung der genetischen Evolutionstheorie werden zahlreiche Konzepte Darwins verändert. Die genetische und evolutionäre Population werden verschmolzen: Das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht beschreibt eine idealisierte, mendelsche Population (mit 2 Allelen). Unter idealisierten Rahmenbedingungen, die zum Teil auf die Konfiguration des mendelschen Experimentalsystems zurückgehen, ist das Gleichgewicht zwischen den Erscheinungsmerkmalen der asymptotische Grenzwert der mendelschen Populationsdynamik. Es bildet sich ein genetischer Real-Idealismus: Die reale („evolutionäre“) Dynamik ist nicht ohne den Bezug zum idealen Gleichgewicht verständlich. Der Chiasmus von ideeller und realer Population ist nicht auflösbar, die synthetische Population eine hybrides Konzept dieser Verbindung.

In der Populationsgenetik modifizieren Mutation und Migration die Genfrequenz direkt, der Organismus verschwindet hinter einer statistischen Populationsdynamik. Ronald Fisher und Sewall Wright sind sich nicht einig, ob der Selektionsdruck auf dem einzelnen Gen oder dem genetischen System lastet, die Quantifizierung der Population führt aber zu einer Dekonstruktion des Organismus. Der explanatorische Status des Organismus unterscheidet sich zwischen mathematischen und nicht-mathematischer Evolutionsbiologie. Das Konzept der genetischen Mutation

6 Rekapitulation

wird aus der Systemdynamik herausgehalten, eine kausale Verursachung derselben scheidet aus. Darwins Variabilitätsdenken wird normiert: Ein erste rote Linie zwischen den Generationen begründet die Unterscheidung von „nature“ und „nurture“, eine zweite Trennung von zufälliger und gerichteter Variation ermöglicht den Ausschluss einer direktionalen Rolle natürlicher Variation. Mit der zufälligen Mutation sind Effekte des ontogenetischen Systems auf Ort, Spezifität und Rate von Mutation ausgeschlossen. Darwins Variation wandelt sich zur statistischen Varianz der Population. Als Ursachen erblicher Variation werden mendelsche und kontinuierlich variierende Faktoren etabliert. Darwins Ursachen und Gesetze der Variabilität werden als ersatzlos streichbare Spekulationen angesehen. Extranukleären Faktoren wird eine Rolle zugestanden, ontogenetische Aspekte natürlicher Variation werden aber ausgeschlossen. Mutationen sind der Motor genetischer Innovation, aber bestimmen nicht die Richtung evolutionärer Veränderungen. Mutation, Rekombination, Migration und Selektion erklären die gesetzmäßige Veränderung der Varianz und damit die Richtung der Evolution. Eine Vererbung erworbener Eigenschaften kann es nicht geben. Fisher behauptet in seiner genetischen Selektionstheorie, er habe die Entstehung und Etablierung neuer Gene erklärt, indem Mutationen die Populationsdynamik mit neuen Allelen versorgen und diese sich in der Population selektionstheoretisch etablieren.

Auch das Fitness-Konzept Darwins wird quantifiziert. Die bei Darwin vorherrschende Bedeutung als Angepasstheit bzw. Passung von Organismus und Umwelt wird in der Populationsgenetik zum Reproduktionserfolg des Individuums bzw. der Gene selbst umgedeutet. Das statistische Fitnesskonzept blendet aber die kausalen Gründe für die Überlebens- und Reproduktionsraten in der Population aus. Die Auswirkungen von Verhalten, Physiologie und Umwelt auf die Fitness sind aufgrund des statistischen Zugangs vermeintlich irrelevant. Aus der statistischen Beschreibung der Populationsdynamik werden aber kausale Aussagen abgeleitet. Die Relevanz der Ontogenese für die Fitnessdynamik bleibt auch in Fishers kontinuierlichem Modell ausgeblendet. Die altersabhängige Reproduktionsrate beschreibt einen Kurvenverlauf, über dessen kausale Ursachen im Laufe der Ontogenese die Theorie nichts sagen kann.

Die Normierungen der darwinschen Konzepte führen bei Fisher schließlich zum „fundamentalen Theorem natürlicher Selektion“: Die Fitnessveränderungen der Population sind identisch mit der selektionsbedingten, genetischen Varianz der Population und immer positiv. Mit der Analogie zum Anstieg der Entropie des 2. Hauptsatzes der Thermodynamik macht Fisher den grundsätzlichen Anspruch seines Theorems deutlich. Abweichungen vom Theorem behandelt Fisher im Sinne eines statistischen Standardfehlers. Mit dem Einfluss einer statistisch konzipierten „Umwelt“ auf die Fitnessdynamik werden bei Fisher genetische Systemeffekte, relevante Gen-Umwelt-Interaktionen und die mögliche epigenetische Dimension der Fitnessdynamik ausgeblendet bzw. zu einem statistischen Effekt zusammengefasst. Das Beinahe-Gleichgewicht der Fisher-Population ist die Summe von Selektions- und Umwelt-Effekten, welche die Fitness

erhöhen bzw. erniedrigen. Dieser Antagonismus von Selektion und Umwelt hat konzeptuelle Ähnlichkeiten mit früheren Antagonismen bei Haeckel und Schelling. Das dynamische Gleichgewicht der Population beruht auf zwei sich nahezu neutralisierenden Effekten von Selektion und Umwelt auf die Fitness. Fishers Theorem ist ähnlich ideell wie das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht: Mutationen, Migration, Drift, Umweltveränderungen und nicht-additive Effekte zwischen Allelen stellen eine Reihe von möglichen Gründen für Abweichungen von Fishers Theorem dar. Aus heutiger Sicht sind einfache Unterscheidbarkeit und Summierbarkeit von Selektions- und Umwelteffekten unplausibel. Fishers Population kann keiner realen Population entsprechen, weil die Direktionalität der Populationsdynamik auf einem komplexen System von Wechselwirkungen beruht, die sich allenfalls theoretisch und unter idealisierten Annahmen in additive Komponenten zerlegen lassen. Die beiden anderen Begründer der Populationsgenetik, Wright und Haldane, haben Fishers Theorem zurückgewiesen. Fishers Theorem negiert zentrale Elemente der Selektionstheorie Darwins, weil Natur und Veränderlichkeit der Variation selbst darin keine Rolle mehr spielen.

Johannsens Genotyp war noch als die Summe genetischer Möglichkeiten und Wirklichkeiten angelegt. Er begründet insofern einen modaltheoretischen Dualismus der Genetik. Das Verständnis des Genkonzepts ist dadurch unklar, weil bspw. nicht klar ist, ob ein Gen als die Summe aller realen oder aller potentiellen Allele zu verstehen ist. Auch die Unterscheidung zwischen zwei Genen wird auf Basis der graduellen, sequentiellen Unterschiede der Allele später unklar. Die mendelsche Population setzt sich aus „genetischen“ Einheiten zusammen, aber jede Einheit repräsentiert wenigstens ein Gen, zwei Allele und drei Allelkombinationen. Die Vorstellung von einfachen „Einheiten der Vererbung“ und Analogisierung zwischen Atom und Gen sind problematische Abstraktionen. Eine allgemeine Distinktheit der Gene wird mit dem heutigen Wissen von alternativem „Splicing“ und den Effekten im genetischen System unhaltbar. Im Raum der genetischen Potentialitäten verschwimmt der Unterschied zwischen Allelen eines Gen und Allelen verschiedener Gene. In molekularen Modellen der Populationsdynamik ersetzt die Exploration von Sequenzräumen die ältere Populationsgenetik und macht den Status des distinkten Gens fraglich. Mit den Befunden der heutigen Genomik ist das Gen nur noch mit Hilfe von artifiziellen Definitionen aufrechtzuerhalten, während sich in der Praxis mehrere, heuristische Genverständnisse etabliert haben.

Ronald Fisher hat in seiner genetischen Selektionstheorie zahlreiche Bezüge zur Eugenik hergestellt. Er tritt für eine staatliche Beeinflussung der Reproduktionsraten ein und bemängelt die Reproduktion der falschen (unteren) Klassen. Natürliche Selektion wird bei Fisher zu einem Aufreinigungs- und Veredelungsprozess, den sich die eugenische Praxis zu Nutze machen soll. Mehrere Vertreter der genetischen Evolutionstheorie waren Befürworter der Eugenik, dieselbe hatte über politische und nationale Grenzen hinweg viele Anhänger in den Wissenschaften.

6 Rekapitulation

Paradoxerweise haben die Eugeniker den Widerspruch zwischen einer explanatorischen Überhöhung des natürlichen Selektionsprinzips und dem eigenen Eintreten für eine künstliche Selektionspraxis des Staates nicht zu Ende gedacht. Die Verantwortung der Populationsgenetik für die eugenischen Praktiken wird bis heute kaum thematisiert. Ernst Mayr kritisierte noch Anfang der 80er Jahre lediglich die politische Instrumentalisierung einer an sich richtigen Eugenik durch den Nationalsozialismus und ist von den guten Absichten der frühen Eugeniker überzeugt. Fishers „Hoffnungen eines Eugenikers“ sprechen eine andere nationalistische, biologistische und klassistische Sprache. Auch wenn die Vertreter der genetischen Evolutionstheorie die schärfsten eugenischen Praktiken in Deutschland, England und den USA nicht befürwortet haben, tragen sie eine Mitverantwortung für den eugenischen Diskurs in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts. Die biopolitische Rolle der vermeintlich reinen, praxisfernen Theoriebildung stellt aus wissenschaftsethischer Sicht ein neues Phänomen dar, weil es nicht um die Verantwortung für Daten und Techniken, sondern Theorien und Konzepte selbst geht. Die biopolitische Dimension der Konzepte reicht über die Aufklärung zurück in die antike Philosophie. Schon bei Platon ist eine Degenerationstheorie in die Unterscheidung von Mann, Frau und Tier eingeschrieben. Mit der Umkehr von der absteigenden Ordnung der natürlichen Skala zur aufsteigenden Ordnung der natürlichen Genealogie wurden die wertenden Konnotationen nicht abgestreift.

Am Beispiel von Fishers Problem, der „Evolution der Dominanz“ lässt sich nachvollziehen, wie paradigmatische Elemente der genetischen Evolutionstheorie selbst den Paradigmenwechsel herbeiführen. In Fishers genetischer Selektionstheorie ergibt sich eine explanatorische Lücke aus der Tatsache, dass mutierte Allele in aller Regel rezessiv, Wildtyp-Allele hingegen dominant sind. Fishers Lösungsansatz hat nur die Mittel der genetischen Selektionstheorie zur Verfügung: Neue Allele müssen durch natürliche Selektion dominant werden bzw. natürliche Selektion muss auf Dauer den Dominanzgrad mutierter Allele mit Selektionswert steigern. Fisher verwendet eine Zusatzhypothese, um diesen Prozess zu erklären: Modifizierende Gene kontrollieren das mutierte Allel, die Evolution der Dominanz erfolgt über eine Selektion der modifizierenden Gene. Ontogenetisch kann der Dominanzgrad bei Fisher nicht verändert werden, weil diese Veränderungen nicht vererbt werden können. Durch Fishers Lösungsansatz wird das Feld genetischer und selektionstheoretischer Annahmen geschlossen. Weiterhin geht Fisher davon aus, dass vorteilhafte oder neutrale Mutationen nicht notwendig rezessiv sein müssen. Im Falle einer Gewinnmutation wäre jedoch von einem kodominanten Erbgang auszugehen, weil das Wildtyp-Allel und das mutierte Allele zwei verschiedene Genprodukte besitzen, die ohne weiteren Annahmen keinen dominant-rezessiven Erbgang aufweisen können. Hierzu müsste entweder eine Regulation der Genexpression eines oder beider Allele, eine kausale Wechselwirkung zwischen beiden Allelen, nicht-additive Effekte oder gar epigenetische Einflüsse zwischen den beiden Genvari-

anten angenommen werden. Fishers Hypothese basiert auf falschen Intuitionen über die molekulare Natur der Gene. Wright und Haldane favorisieren anders als Fisher eine metabolische Erklärung für die Verschiebung des Dominanzgrades von Allelen.

Die verschiedenen Lösungsansätze der klassischen Populationsgenetik für Fishers Problem decken einen theoretischen Graben innerhalb der genetischen Evolutionstheorie auf. Fishers rein selektionstheoretische und Wrights rein physiologische Erklärung für die Verschiebung des Dominanzgrades stellen grundsätzlich verschiedene Zugänge dar, beharren aber beide auf der fehlenden Vermittlung zwischen onto- und phylogenetischen Prozessen. Auch die spätere metabolische Kontrolltheorie verbleibt innerhalb der diskursiven Fronten. Eine epigenetische Evolution der Dominanz könnte den Konflikt und das Problem lösen. Waddington hat für diese Option eine argumentative Basis geschaffen, indem er den Dominanzgrad im genetischen Ansatz epigenetisch re-interpretiert. Weder natürliche Selektion noch das molekulare System können Veränderungen des Dominanzgrades von Allelen alleine bestimmen. Unter Annahme einer früh entstandenen Verbindung zwischen genetischem und epigenetischem System und einer Koevolution des genetisch-epigenetischen Systems ist eine epigenetische Lösung für Fishers Problem denkbar. Eine häretische Lösung des Problems Fishers könnte gleichwohl auch darin bestehen, auf den Prozess des Dominantwerdens rezessiver Allele zu verzichten bzw. dessen explanatorische Rolle zu relativieren. Es ist nicht auszuschließen, dass genetische rezessive Mutationen zwar zur Aufklärung genetischer Grundlagen geeignet sind, nicht aber die genetische Basis für evolutionäre Veränderungen stellen.

Insgesamt war die moderne Synthese heterogen und unterlag einem ständigen Wandel, der paradigmatische Brüche erkennen lässt. Die Komplexität des genetischen Systems und die molekularen Grundlagen der Vererbung zeigen die Grenzen der populationsgenetischen Modelle. Die Grenzen der klassischen Populationsgenetik sind nicht die Grenzen der Evolutionstheorie. Konzepte der klassischen Populationsgenetik verstellen theoretische Alternativen, die Verhärtung des Diskurses setzt schon bei der Bildung der genetischen Selektionstheorie ein und ist kein späterer Effekt wie Gould angenommen hat. Die sog. Synthetische Evolutionstheorie war in mehreren Hinsichten nicht synthetisch, sondern antithetisch: Die Verhältnisse von Ontogenese und Phylogenese, Organismus und Evolution, sowie Variabilität und Entwicklung sind bis heute ungeklärt. Die Geschichte der Genetik hat sich in ihre klassischen Konzepte eingeschrieben. Der Wechsel von Mendel zum Gen der klassischen Genetik und der Wechsel vom klassischen zum molekularen Gen erfolgte fließend, obwohl die beiden Gene unterschiedlichen explanatorischen Status haben. Die Ambiguität des Genkonzepts hat sich bis heute gehalten, dessen exakte Bedeutung lässt sich nicht bestimmen.

Epigenetische Evolution

Auch in Zeiten der modernen Synthese wurden ältere Konzepte wie diskontinuierliche Variation, organische Stabilität und Selektion, die adaptive Rolle des Organismus und der Einfluss ontogenetischer Effekte auf die Phylogenese diskutiert. Conrad Waddington gelang es, viele dieser Aspekte zu einer eigenständigen Perspektive auf evolutionäre Prozesse zu bündeln. Seine Epigenetik geht aus einer Zusammenschau von genetischen und entwicklungsbiologischen Konzepten und Befunden hervor. Mit dem Epigenotyp prägt er einen ontologisch konnotierten Begriff, der auf die explanatorische Lücke zwischen Phänotyp und Genotyp hinweist. Später erweitert er mit seinem Konzept und Bild der „epigenetischen Landschaft“ die Rolle der Gene. An die explanatorische Stelle der Gene rückt eine epigenetische Raum-Zeit, welche die Rolle der *χώρα* als Amme des Werdens übernimmt. Dabei prägt Waddington ein neues Bild von Entwicklung und Evolution, das eine ähnlich zentrale Rolle wie Darwins „Baum des Lebens“ spielt. Beide Konzepte zeigen einen verzweigenden Modus an. Bei Darwin beschreibt das Bild die phylogenetische, bei Waddington die ontogenetische Entwicklung.

Waddingtons Epigenetik basiert auf einem relativistischen Verständnis von Organisation: Der analytische Zugang soll nach Konstruktionsgesichtspunkten vorgehen, also diejenigen Einheiten identifizieren, aus denen der Organismus zusammengesetzt wird. Es gibt mehrere Ebenen der Organisation und mehrere Zeitskalen, von denen aus der Organismus zu betrachten ist. Die zwei Kategorien von „form“ und „end“, die für Waddingtons Zugang entscheidend sind, weisen Parallelen zu den beiden aristotelischen Prinzipien (*αιτία*) von *λογος* und *τελος* auf. Waddington formuliert Konzepte, um die Entwicklung integrierter Form und die Zielstrebigkeit der Entwicklung erklären zu können. Individuation ist der umfassende Entwicklungsprozess, der sowohl auf Differenzierung als auch Integrierung der Teile des Organismus beruht. Die Entwicklung des Systems ist nicht alleine als divergenter Prozess zu beschreiben. Mit Rückgriff auf Galton und Bateson unterscheidet Waddington genetische und epigenetische Typen von Kontinuität und Diskontinuität.

Kybernetische Prinzipien wie positives und negatives Feedback ermöglichen mittels Rückkopplung auf biochemischer Ebene Wettbewerbs- und Selektionsprozesse innerhalb des Systems. Es kommt zu einer Rückübertragung phylogenetischer Prinzipien und Modelle der Populationsdynamik in das Entwicklungssystem. Das System basiert auf einem epigenetischen Kausalnexus mit Rückkopplung innerhalb einer oder zwischen mehreren Kausalketten. Die epigenetische Systemdynamik lässt sich nicht aus einfachen Ursache-Wirkungs-Verhältnissen rekonstruieren. Mit der Komplexität des Systems steigt die Zahl der möglichen Entwicklungspfade und Endpunkte der Entwicklung an. Genetische Kontrolle und Kanalisierung bzw. Pufferung der Entwicklungspfade modulieren die sog. epigenetische Landschaft: Waddingtons Bild eines sich

aufspaltenden Flussdeltas visualisiert die Projektion eines multidimensionalen Phasenraums, in dem jede Dimension eine Variable des Systems repräsentiert. Von den vielen möglichen Punkten in diesem Raum sind nur wenige durch das System erreichbar. Die epigenetische Landschaft besteht aus Trajektorien und erreichbaren Punkten im Phasenraum der möglichen Entwicklung. Die epigenetische Landschaft ist durch das genetische System geformt, aber nicht determiniert. Die Verräumlichung des epigenetischen Werdens eröffnet eine neue Dimension evolutionärer Veränderungen: Die Bestimmtheit und Robustheit eines Pfades ist onto- und phylogenetisch veränderlich. Die genetische Determination wird ersetzt. Die Dominanz eines Alleles ist Ausdruck einer Pufferung des Systems gegen Heterozygotie. Die Grenzphänomene der modernen Synthese (wie genetische Dominanz, Epistase, multiple Allelie, Polygenie) bilden ein Phänomen *sui generis*. Veränderungen von Eigenschaften der epigenetischen Pfade beruhen auf Veränderungen des gesamten genetischen Systems und lassen sich nur selten auf einzelne Mutationen zurückführen. Von der spezifischen Ausschaltung von Entwicklungspfaden durch Manipulation des Systems lässt sich nicht einfach auf die Konstruktion des Systems schließen.

Die Entwicklungslandschaft muss sowohl gegen interne und externe Quellen der Variation gepuffert werden. Systemstörungen werden informationstheoretisch betrachtet zu einem Teil der epigenetischen Systemdynamik. Variabilität und Stabilität sind sich ergänzende Eigenschaften des Entwicklungssystems: Verschiedene Typen von Gleichgewichten erklären die Fähigkeit des Systems zur Kontrolle von physiologischen Zuständen, zur Kontrolle der Robustheit von Entwicklungspfaden und zur Kontrolle der Wahrscheinlichkeit, mit der Zielpunkte der Entwicklung erreicht werden. Waddingtons Systemtheorie der Entwicklung vereint wichtige Konzepte der späteren System-, Chrono- und Entwicklungsbiologie. Ein epigenetisches Vererbungssystem gibt es aber nicht. Dies erfordert die Unterscheidung der älteren Epigenetik Waddingtons von der jüngeren Epigenetik, die sich auf Konzepte epigenetischer Vererbung und Information konzentriert.

Waddington kritisiert die genetische Selektionstheorie, weil ihre zentralen Parameter schwer bestimmbar sind, sie keine neuen Phänomene erklären kann und vielfach nur ältere Einsichten in eine mathematische Form gebracht hat. Die Grenzen der populationsdynamischen Modelle dürfen nicht als die Grenzen der Populationsdynamik missverstanden werden. Die Konzepte von natürlicher Variation und natürlicher Selektion werden epigenetisch erweitert. Systemische Einflüsse auf die eigene Variation, ontogenetische Variabilität und die selektionstheoretisch unsichtbare genetische Variation sind Ursachen natürlicher Variation. Natürliche Selektion ist in modaler und temporaler Hinsicht zu differenzieren. Die Unterscheidung von Ebenen, Graden und Objekten der Selektion ermöglicht eine Integration von System- und Umwelteffekten auf die Richtung der Selektion. Selektion kann nicht die einzelnen Gene angreifen, sondern bezieht sich auf den Phänotyp. Innerhalb der genetischen Evolutionstheorie ist diese Frage zum

6 Rekapitulation

Objekt der Selektion nie gelöst worden, die Annahme mehrerer Ebenen der Selektion eine mögliche Lösung des Problems. Inter- und transgenerationale Finesseffekte können die Effektivität natürlicher Selektion erhöhen, die Gleichzeitigkeit mehrerer Generationen schafft eine Rückkopplung zwischen Generationen und biologischer Fitness. Die Häufigkeit einzelner Gene und die Häufigkeit von Genkombinationen sind nicht identisch und erfordern eine Unterscheidung in Selektion erster und höherer Ordnung. Der Industriemelanismus könnte mit Hilfe einer Selektion höherer Ordnung zu erklären sein. Womöglich sind lamarckistische Phänomene auf Selektionseffekte höherer Ordnung und die Wechselwirkung mehrere Selektionsebenen zurückzuführen. Die Eigenschaften der Entwicklungspfade erfordern eine Differenzierung stabilisierender Selektionseffekte auf die Allelfrequenzen, die Entwicklungspfade und die Entwicklungsendpunkte. Waddington entwickelt Darwins neolamarckistische und die postdarwinsche, organische Selektionstheorie zu einer kybernetisch fundierten Selektionstheorie weiter: (1) Rückkopplungen im Entwicklungssystem ermöglichen Kanalisierung. (2) Kanalisierung, Umwelt und Selektion bewirken genetische Assimilation: Genetische Veränderungen können zur Fixierung von epigenetischen Anpassungen führen. (3) Rückkopplungen zwischen genetischer Variation und genetischer Assimilation erhöhen die Anpassungsfähigkeit des Systems. Darüber hinaus folgen Populationen stochastischen (Eigen-)Dynamiken. Drift-Effekte entziehen die Individuen einer Population dem Wirken natürlicher Selektion. Populationen mit zahlreichen Isoformen von Genen und multipler Allelie verhalten sich nicht wie die Populationen der Lehrbuch-Genetik.

Die Effekte von Umwelt und Vererbung sind nicht einfach zerlegbar bzw. aufsummierbar, wenn die Differenz von Gen-Umwelt-Zuordnungen selbst umweltabhängig ist. Schon zur Zeit der genetischen Evolutionstheorie entstanden zwei verschiedene Verständnisse von Gen-Umwelt-Interaktionen: Das statistische Verständnis hält den nicht-additiven Teil für vernachlässigbar, kann ihn aber nicht erklären. Für das entwicklungsbiologische Verständnis ist die Relation von Gen und Umwelt hingegen selbst abhängig von weiteren Faktoren. Damit zusammenhängend ist nicht klar, wie viele Typen kausaler Interaktionen sich hinter den statistischen Parametern von Gen-Umwelt-Interaktion oder fehlender Heritabilität verbergen. Ein zirkuläres Verhältnis von Population und Umwelt ruft eine Reihe von epigenetischen Fitness-Effekten hervor und beeinflusst daher die Populationsdynamik. Verhaltensweisen können darauf Einfluss nehmen, welche Genotype gekreuzt werden und im Wettbewerb stehen, und nehmen indirekten Einfluss auf die Variation innerhalb einer Population. Verschiedene Typen von Selektion beeinflussen zudem das Maß an genetischer und umweltbedingter Variation im epigenetischen System.

Nicht nur das Verhältnis von Genen und Umwelt, auch das Verständnis biologischer Fitness ist aus epigenetischer Sicht weiter aufzuschlüsseln. Die reine Fitnesskurve eines phänotypischen Parameters wird durch viele Neben- und Kontereffekte beeinflusst, weil hinter einem Parameter eine Vielfalt von kausalen Einflüssen stehen kann. Die Fitness-Landschaft kann darüber hinaus

Abgründe enthalten: Diskontinuierliche Sprünge beruhen nicht auf einzelnen Parametern, sondern der Fitness des Gesamtsystems. Die dynamische Fitnesslandschaft unterliegt einer Wechselwirkung von Anpassungsprozessen und der sich ändernden Fitness. Der Zeitraum, über den Fitness im Modell gemessen wird, und das reale Verhältnis von Kurz- und Langzeiteffekten hat Einfluss auf den explanatorischen Status des Fitness-Konzeptes. Der gemeinsame Boden des heutigen Pluralismus an Fitness-Konzepten ist nicht klar, weil zwischen der Fitness bei Darwin, in der genetischen Selektionstheorie und vor dem Hintergrund einer dynamische Fitnesslandschaft ein Unterschied besteht. Fishers Gleichsetzung von Varianz und selektionsbedingtem Fitnesszuwachs ist im epigenetischen System nicht mehr denkbar. Die Wechselwirkung zwischen natürlicher Selektion und epigenetischem System relativiert die Bedeutung des Theorems und erfordert eine Aufschlüsselung des sog. Umwelt-Parameters bei Fisher.

Während bei Fisher genetische Variation zufällig ist, nehmen Organismus und Umwelt bei Darwin und Waddington Einfluss auf die Populationsdynamik. Natürliche Variation ist nicht auf genetische Variation reduzierbar und von der Systemdynamik abhängig. Abweichungen von der zufälligen Verteilung können verschiedene Ursachen haben und sind nicht notwendig selektionsbedingt. Kanalisierung einzelner Entwicklungspfade beruht auf dem Zusammenspiel verschiedener Typen von Variabilität und Selektion. Die Form der epigenetischen Landschaft selbst bestimmt, in welchem Maße natürliche Selektion greifen kann. Das epigenetische System kann die Blindheit natürlicher Selektion partiell aufheben, andere Aspekte des Systems sind für natürliche Selektion unsichtbar und damit unbeeinflussbar. Selektionseffekte können systemische Effekte verstärken oder abschwächen. Bei Waddington wird die Populationsstruktur von zahlreichen epigenetischen Aspekten beeinflusst: von Umwelteinflüssen auf den Phänotyp, der Verteilung der Genfrequenzen, den Kanalisierungen der epigenetischen Landschaft, der aktuellen und potentiellen Umweltvariabilität, epigenetischen Rückkopplungen und den Eigendynamiken des Systems. Die verborgene genetische Variation und deren Kontrolle ist epigenetisch beeinflussbar. Oft ist also nicht klar, ob Struktur und Dynamik der Population auf natürlicher Selektion, den Anpassungen des epigenetischen Systems oder kombinierten Effekten systeminterner und -externer Dynamik beruhen. Waddington erweitert den Anpassungsbegriff auf das ganze System von Entwicklung und Anpassung. Er setzt damit das pangenetische Programm Darwins auf Basis vererbungstheoretischen Wissens fort.

Mit Adaptabilität und Responsivität des epigenetischen Systems verschieben sich bei Waddington Explanans und Explanandum von Entwicklung, Vererbung und Anpassung grundsätzlich. Die universelle Gültigkeit, die Darwin dem Selektionsprinzip zuschrieb, beruhte auf einem Anpassungsbegriff, in dem Prozess *und* Produkt der Anpassung gemeint waren. Vorliegende Anpassungen lassen sich durch viele hypothetische Anpassungsszenarien erklären. Waddington differenziert den Anpassungsbegriff und unterscheidet zwischen bereits existierenden Anpas-

6 Rekapitulation

sungen, Anpassungsmöglichkeiten und der Anpassungsfähigkeit. In der genetischen Evolutionstheorie beruht Anpassungsfähigkeit ausschließlich auf der Existenz vorhandener, genetischer Variation und der Realisierung neuer genetischer Rekombinationen/Mutationen. Neu entstehende Variation ist für das System weder steuer- noch kalkulierbar. Der Organismus ist internen genetischen und umweltbedingten Veränderungen gleichermaßen ausgeliefert. Die Ohnmacht des Systems beruht auf einem evolutionstheoretischen Fatalismus. In Waddingtons epigenetischer Evolutionstheorie hat das integrierte System mehrere Dimensionen der Anpassungsfähigkeit. Erhöhte Anpassungs- und Freiheitsgrade stehen in einer Korrespondenz und können selbst die Populationsdynamik beeinflussen. Prozesse der Eröffnung und Erschließung neuer Handlungsräume leisten einen Beitrag zur Erklärung von Irreversibilität und Direktionalität evolutionärer Veränderungen. Wechselwirkungen zwischen genetischer, epigenetischer und physiologischer Anpassungsfähigkeit geben dem System erhöhte Anpassungsgrade. Die Vermittlung dieser Ebenen von Adaptabilität erfordert aber auch neue Fähigkeiten zur Pufferung gegen verschiedene Typen von Variabilität. Anpassungsfähige Systeme müssen sowohl Flexibilität als auch Robustheit beeinflussen, denn Anpassungsfähigkeit kann sowohl Stabilität als auch Plastizität erfordern. Ein integriertes System benötigt und besitzt Faktoren, die derartige Systemeigenschaften unabhängig voneinander modulieren. In der genetischen Evolutionstheorie wird die Anpassungsfähigkeit des Organismus direkt durch das Zusammenspiel von Variation und Selektion erklärt. In der epigenetischen Evolutionstheorie wird dieses Zusammenspiel durch das System beeinflussbar und erlaubt eine Synergie von Selektion und Organismus für die Evolution der Anpassungsfähigkeit.

Waddington transformiert die explanatorische Konkurrenz von Selektion und Vererbung erworbener Eigenschaften, indem er drei Typen von Anpassung unterscheidet: direkte „exogene“ Anpassungen an die Umwelt, „endogene“ Anpassungen innerhalb des Systems und „pseudo-exogene“ Anpassungen. Bei letzteren handelt es sich um adaptive Antworten auf Umweltveränderungen, die entweder auf zufälliger genetischer Mutation oder einer Vorgeschichte beruhen. Am Beispiel des Industrie-Melanismus lässt sich zeigen, dass der Ursprung rascher, adaptiver Reaktionen bis heute nicht geklärt ist. Belege rascher genetischen Evolution oder des direkten Erwerbs adaptiver Eigenschaften können also in Wirklichkeit auf der Aktivierung früherer Anpassungen oder der Anpassungsfähigkeit des Systems selbst beruhen. Die direkte Anpassung wird zur Chimäre: Steht dem System ein Antwortverhalten auf Umweltveränderungen zur Verfügung, hat die Umwelt keine Veränderung bewirkt, sondern nur hervorgerufen. Steht dem Organismus noch kein Antwortverhalten zur Verfügung, hat die Umwelt ebenfalls keine Veränderung bewirkt. Sollte es im Laufe der Zeit zur Entwicklung eines Antwortverhaltens kommen, ist dies nicht auf die direkte Wirkung der Umwelt zurückzuführen.

Waddington diskutiert zwei Hypothesen, wie Umweltveränderungen den Erwerb von neuen

Eigenschaften in der Population ermöglichen können: durch Simpsons Modell organischer Selektion oder sein eigenes Modell genetischer Assimilation. Der sog. Baldwin-Effekt einer genetischen Fixierung einer zuvor adaptiven Anpassung an die Umwelt führte die moderne Synthese an explanatorische Grenzen. Simpson rezipiert Baldwins „organische Selektion“ verzerrt: Die Hypothese einer sozialen Vererbung wird nicht in Erwägung gezogen, die direktionale Rolle der Ontogenese für die phylogenetische Entwicklung ausgeschlossen und der Mechanismus auf dem Boden einer genetisch determinierten Epigenese betrachtet. Simpsons Modell lässt den Schritt von der Anpassung durch nicht-erbliche Umwelt-Organismus-Interaktionen zur genetische Fixierung offen. Im Paradigma der genetischen Evolutionstheorie bleibt nur die occasionalistische Theorie der richtigen Mutation zur richtigen Zeit durch reinen Zufall. Auf eine kausale Erklärung im Sinne Darwins wird verzichtet.

Eine Anpassung beruht in Waddingtons Modell der genetischen Assimilation sowohl auf der Adaptivität des epigenetischen Systems an die Umwelt als auch an der adaptierenden Wirkung der Selektion auf das epigenetische System. Die Umwelt hat wenigstens zwei verschiedene Rollen im Prozess der epigenetischen Anpassung und der genetischen Assimilation. Der Anpassungsprozess selbst beruht wiederum auf mehreren Typen von Prozessen, deren konzertierte Wirkung die epigenetische Landschaft verändert. Eine solche Differenzierung im Verständnis von Anpassungsleistungen ist in der modernen Evolutionstheorie kaum möglich. Ihre „Verhärtung“ ist eine Unfähigkeit, Anpassungen nicht nur als das Produkt von Variation und Selektion zu verstehen.

Waddingtons Lösungsvorschlag sieht vor, dass die Umwelt nicht nur eine selektive Rolle spielt, sondern bei der Erzeugung von Anpassungen selbst beteiligt ist. Er postuliert keine direkte Induktion von Anpassungen. Die Anpassungsfähigkeit des Organismus und die genetische Assimilation der Anpassungen sind zwei verschiedene Aspekte und können durch natürliche Selektion beeinflusst werden. Unter Annahme der epigenetischen Landschaft wird der Übergang vom Erwerb zur Fixierung erklärbar und verschiedene Typen genetischer Assimilation werden unterscheidbar: Die Entstehung neuer Entwicklungspfade, die Kanalisierung bestehender Entwicklungspfade und die Feinjustierung von Entwicklungsendpunkten sind verschiedene Typen von Anpassungen und erlauben eine genetische Fixierung. Waddington favorisiert ein Modell bereits vorhandener, seltener Mutationen in der Population, die sich im Falle von Umweltveränderungen als adaptiv erweisen können, schließt die Induktion von Mutationen aber nicht aus. Vorhandene sichtbare und verborgene genetische Variation stellt das wichtigste Potential für die Anpassungsfähigkeit des epigenetischen Systems dar.

Unser heutiges Wissen über die „technischen“ Seite von Genetik und Epigenetik erlaubt eine Erweiterung von Waddingtons „Strategie der Gene“: Auf der molekularen Ebene lassen sich Erklärungen für die Anpassungsfähigkeit des epigenetischen Systems finden, die den Widerspruch

6 Rekapitulation

zwischen der Induktion von neuer Variation und genetischer Assimilation aufheben könnte. Die Umwelt kann Einfluss auf die systemisch bedingte Erzeugung und Aktivierung genetischer Variation nehmen. Die Anpassungsfähigkeit des epigenetischen Systems lässt sich auf die Dynamik der molekularen Triade (DNA, RNA und AA) und deren epigenetische Modifikationen ausweiten. Die Responsivität des epigenetischen Systems ist zum Teil mit der Responsivität des Genoms selbst erklärbar. Epigenetische Variation stellt eine neue Quelle natürlicher Variation dar. Die Aktivierung und Kontrolle genetischer Variation kann auf epigenetischen Mechanismen beruhen.

Vom Endprodukt eines Anpassungsprozesses lässt sich nicht ohne weiteres ablesen, wie es entstanden ist. Zur evolutionären Erklärung der Naturgeschichte gehört eine Genealogie der Anpassungen und eine Genealogie der Anpassungsfähigkeit. Waddingtons Erweiterung des Anpassungskonzepts beruht auf einer prozessphilosophischen Kritik an der „Bifurkation der Natur“ in Dichotomien von Organismus und Umwelt, Genotyp und Phänotyp oder Ontogenese und Phylogenese. Potentialität und Temporalität des Genotyps werden bei Waddington epigenetisch erweitert: Die ontogenetischen Möglichkeiten sind nicht im Genom festgelegt, sondern durch dieses ermöglichte Entwicklungsprozesse. Die epigenetische Landschaft gibt Anpassungsmöglichkeiten vor und erlaubt verschiedene Typen der Anpassung. Die Rolle eines zentralen darwinschen Prinzips, der natürlichen Selektion, wird weder verworfen noch beibehalten: Die Reichweite des Konzeptes wächst mit seinen Aufgaben. Die epigenetische Evolutionstheorie vollzieht eine Metamorphose der Kernkonzepte und lässt den Gegensatz von theoretischer Erweiterung und Revolution der genetischen Evolutionstheorie hinter sich. Waddingtons prozessphilosophische Perspektive auf die Genetik führt zu einem einfachen, aber paradoxen Ergebnis: Die Strategie der Gene ist epigenetisch. Waddingtons epigenetische Evolutionstheorie setzt die Synthese von selektions- und organisationstheoretischen Erklärungen bei Darwin, Galton oder Waddington fort. Damit nimmt Waddington wegweisenden Einfluss auf die Entstehung verschiedener Verständnisse von Evolution und Entwicklung in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts und kann als der Begründer einer evolutionären Entwicklungs-Systemtheorie verstanden werden.

Die Molekularisierung von genetischer und epigenetischer Evolution

Im Gegensatz zu Waddingtons Einklammerung der „technischen“ Fragen lässt sich die molekularbiologische Revolution vor allem als Erkundung von „technischen“ Fragen begreifen. Der Einfluss der genetischen Evolutionstheorie ist groß genug, um eine weitere Synthese mit der Molekularbiologie einzugehen. Trotz einer Vielzahl genetischer und epigenetischer Befunde setzt sich eine rein genetische Terminologie in der molekularbiologischen Revolution zunächst durch. Wie schon die Entstehung der klassischen Genetik die konzeptuellen Debatten zu An-

passung und Vererbung am Ende des 19. Jahrhunderts kanalisiert, führt die Aufklärung der DNA-Struktur zu einer Verfestigung der genetischen Evolutionstheorie. Die Befunde der molekularen Genetik werden maßgeblich an die explanatorische Perspektive der klassischen Genetik angepasst.

Mit der Aufklärung der DNA-Struktur kommt es Mitte des 20. Jahrhunderts zur Überwindung des genetischen Materialismus. Die DNA ist nicht nur ein chemisches Molekül mit besonderen Eigenschaften, sondern stellt eine biologische Sphäre für Erhaltung, Transfer und Veränderung sequentieller Information zur Verfügung. Die Aufklärung des semikonservativen Replikationsmechanismus zeigt, dass die DNA im eigentlichen Sinne nicht kopiert, sondern ein sequentiell passender, komplementärer Strang gebildet wird. Die strukturellen Eigenschaften der biochemischen Materie ermöglichen semiotische Eigenschaften. DNA-Replikation und DNA-Transkription beruhen auf einer semiotischen (ikonischen) Eigenschaft des chemischen Moleküls.

Nanneys Versuch, die molekularen Grundlagen einer epigenetischen Kybernetik zu bestimmen, ist von Waddington motiviert. Er unterscheidet ein DNA-basiertes genetisches Informationssystem von einem epigenetischen Kontroll- und Hilfssystem, das keine eigenen Informationen generieren kann. Es deutet sich eine Synthese von kybernetischen und semiotischen Aspekten an: Es gibt ein genetisches Potential für die Ausbildung verschiedener (nicht im heutigen Sinne verstandener) stabiler Expressionsmuster und erklärt die Unterschiede zwischen verschiedenen Zellen mit dem gleichen genetischen Material. Die Regeln des epigenetischen Systems beruhen auf Kommunikation und metabolischer Verbindung, eine Kontrolle erfolgt durch spezifische Zeichen. Stabilität und Variabilität beruhen auf epigenetischer Homeostase. Erste Befunde der Genregulation werden als zeitlich begrenzte, zelluläre Erinnerungsfähigkeit interpretiert. Das gerade erst entstandene Konzept der genetischen Information wird durch das einer epigenetischen Erinnerung erweitert.

Nanneys Ansatz setzt sich nicht durch. Die Befunde zur Genregulation von Jacob, Monod und anderen zeigen Anfang der 60er Jahre, dass Proteine bei der Regulation der Genexpression eine entscheidende fördernde oder hemmende Wirkung haben. Die kybernetische Kontrolle erfolgt innerhalb der molekularen Triade von DNA, RNA und AA. Zahlreiche epigenetische Aspekte der molekularen Kybernetik werden im Konzept der Genregulation ausgeblendet. Auf Basis der genetischen Kybernetik etabliert sich die Metapher vom genetischen Programm. In der Interpretation ihrer Befunde gehen Jacob und Monod auseinander. Jacob identifiziert kybernetische, informationstheoretische Prinzipien (Nachricht, Feedback-Regulation), Monod eine funktionale Aufteilung von Invarianz (der Nukleinsäuren-Sphäre) und Teleonomie (der Aminosäuren-

6 Rekapitulation

Sphäre). Von der cartesianischen Metapher des Uhr-Mechanismus bleibt in Monods materialistischer Lesart die Richtung des tickenden Uhrzeigers übrig. Wie zuvor schon Weismanns wandernde Biophoren oder Fishers fundamentales Theorem soll nun der gerichtete Informationstransfer von der Nukleinsäuren- zur Aminosäurenwelt die evolutionäre Direktionalität begründen. Die Genregulation eröffnet nach Ansicht vieler jedenfalls eine eigene Sphäre biologischer Systeme und begründet laut Ernst Mayr die Autonomie der Biologie durch Entstehung einer biologischen Kausalität. Erst später schlägt John Maynard-Smith eine explizit semiotische Lesart der monodschen „Zwangsfreiheit“ (*gratuité*) im genetischen System vor: Die Genregulation ermöglicht symbolische Relationen zwischen Genen. Die semantische und syntaktische Dimension des Genoms steht jenseits des statistischen Informationskonzepts von Shannon.

Brian Goodwin kann schon Mitte der 60er Jahre zeigen, dass im genetischen System durch Feedback-Effekte neue Phänomene (wie Rhythmisität) entstehen können. Monods Annahme einer einfachen Logik der Organisation ist insofern widerlegt, als die Wechselwirkungen innerhalb der molekularen Triade von DNA, RNA und AA eine Voraussetzung für die Eigenzeitlichkeit molekularer Systeme schafft. Ohne Feedback gibt es keine Oszillationen, ohne Oszillationen keine molekularen Uhren, ohne molekularen Uhren keine Möglichkeit zur Synchronisierung molekularer Prozesse. Die Evolution mehrzelliger Systeme ist ohne diese Fähigkeiten kaum erklärbar.

Ungeachtet empirischer und theoretische Hinweise auf epigenetische, kybernetische, chronobiologische und biosemiotische Aspekte molekularer Systeme setzt sich in den 70er Jahren Mayrs Unterscheidung von funktionaler und historischer Biologie bzw. von proximat und ultimat Gründen durch: Evolution ist ein ateleologischer Prozess, die Entwicklung hingegen ein teleonomischer Prozess des genetischen Programms. Das sog. molekulare Dogma wird mehrfach formuliert, seine Bedeutung ist bis heute verwirrend und mit einer funktionalistischen Konnotation von DNA und Proteinen verbunden: Watson schlägt einen linearen Informationsfluss von DNA zu RNA zu Proteinen vor, während Crick wesentlich spezifischer den sequentiellen Informationstransfer von Proteinen zu DNA, RNA oder Proteinen ausschließt. Um missverständliche Lesarten des molekularen Dogmas auszuschließen, ist zwischen der Richtung, in der Informationen zwischen den drei Biopolymeren DNA, RNA und AA ausgetauscht werden, und dem Typ des Informationstransfers zu unterscheiden. Bis heute ist nur die These haltbar, dass Translation ein unidirektionaler Übersetzungsvorgang vom NA- in das AA-basierte Alphabet darstellt. Diese Feststellung ist nicht mit der Spezifikation des genetischen Codes zu verwechseln, die selbst ein evolutionäres Produkt ist und deren Erklärung bis heute zu den großen Rätseln molekularer Evolution gehört.

Die Etablierung der molekularen Genetik erlaubt im Rückblick auch eine Neubetrachtung der mendelschen Merkmale. Die rezessiven Merkmale in Mendels Untersuchungen beruhen auf

Störungen der Epigenese. Ihre Ursachen sind sequentielle Veränderungen, die in einem Fall epigenetischen Ursprungs und vermutlich reversibel sind. Mit der Aufklärung der molekularen Grundlagen der klassischen Genmerkmale entwickelt sich eine bis heute verschärfende Krise der Gen-Definition.

In den 60er und 70er Jahren unternimmt Gregory Bateson eine kommunikations- und lerntheoretische Neuformulierung von Fragen evolutionärer Anpassungsfähigkeit: Warum kann es keine direkte Vererbung erworbener Eigenschaften geben? Und was wäre wenn? Zur Beantwortung dieser Grundlagenfragen der Evolutionstheorie dient die Unterscheidung von Ebenen des Systems und Typen des Lernens. Die Ontogenese kann zwar lernen und besitzt eine somatische Anpassungsfähigkeit, ein Lernen vom Typ II („lernen zu lernen“) bleibt dem genotypischen Vererbungssystem vorbehalten. Es gibt einen generellen Unterschied zwischen der somatischen Ökonomie der Flexibilität und der genotypischen Ökonomie der Variabilität. Der Genotyp ist gegenüber dem Soma ein höheres Kontrollsystem und muss darum auch langsamer auf Veränderungen reagieren. Geno- und phänotypische Veränderungen beruhen auf zwei verschiedenen stochastischen Systemen mit mechanistisch getrennten Ursachen der Variabilität. Zwischen beiden Sphären bilden Zeit und das System selbst einen Puffer, der eine direkte Beeinflussung des Genotyps durch die Umwelt, den Verlust der genotypischen Flexibilität und genetischer Informationen verhindert. Eine direkte Vererbung erworbener Eigenschaften ist eine unerlaubte, allenfalls in Ausnahmen mögliche „Abkürzung“. Statt einer unökonomischen und systemzerstörenden direkten Weitergabe von Anpassungen postuliert Bateson eine informationelle Trennung der stochastischen Systeme. Diese ermöglicht die Kontrolle ontogenetischer Veränderungen und eine „Simulation“ lamarckistischer Vererbung. Die Kluft zwischen den Systemen wird durch „unsichtbare“ Mutationen gelöst und ist kybernetisch und informationell nicht überwindbar.

Bei Bateson ist die Unterscheidung von analogen (somatischen) und digitalen (genotypischen) Informationen entscheidend, um die informationelle Barriere zwischen den Systemen zu begründen. Seine Trennung der Systeme ist eine Weiterentwicklung des molekularen Dogmas und steht in der Tradition der Weismann-Barriere. Die logische Unterscheidung von Informationstypen erfordert keine kausale Unabhängigkeit derselben. Die heute bekannten epigenetischen Modifikationen lassen sich als ein Hybrid analoger und digitaler Informationen verstehen und zeigen, dass analoge Informationen die Bedeutung digitaler Informationen verändern können. Die Unmöglichkeit einer solchen Wechselwirkung ist Batesons Fundament für die strikte Trennung der stochastischen Systeme. Batesons Trennung systemischer Ebenen ist ein wichtiger Schritt. Heute bekannte epigenetische Mechanismen können aber eine Rolle bei der Vermittlung von Informationssystemen spielen. Der semantische Wert der epigenetischen Information ist kontextabhängig und kann selbst die Bedeutung genetischer Information modulieren. Mon-

6 Rekapitulation

ods Konzept der „gratuité“ ist auch auf epigenetische Informationen anwendbar und verweist auf den systemischen Zusammenhang zwischen Genregulation und Epigenetik. Epigenetische Informationen lassen sich als ein Aspekt der evolutionär gewachsenen Anpassungsfähigkeit biologischer Systeme verstehen. Eine Evolution der Lernfähigkeiten könnte Auswirkungen auf die Rekonstruktion der Naturgeschichte und die Systematik haben.

In Maturanas Autopoiese-Theorie ist eine Anpassungsfähigkeit der Organisation selbst ausgeschlossen. Die operative Geschlossenheit des Organismus macht die Wechselwirkung zwischen Organismus und Umwelt unmöglich. Sowohl natürliche Selektion als auch evolutionäres Lernen sind Illusionen einer falschen Perspektive auf die deterministische, epigenetische Strukturodynamik. Es gibt nur eine ontogenetische Drift, die eine Vielzahl möglicher Entwicklungen zulässt, aber durch die Ausgangsstruktur streng determiniert ist. Die Selbstorganisation bewahrt Organisation und Anpasstheit des Systems. Naturgeschichte ist als eine Abfolge onto- und phylogenetischer Strukturtransformationen zu verstehen. Maturanas epigenetische Organisationstheorie kann aufgrund der operativen Geschlossenheit Evolution selbst nicht als poetischen Prozess beschreiben. Eine Synthese von evolutionärem und autopoietischem Denken durch die Epigenetik wäre nur unter Annahme einer operationalen Offenheit der Organisation möglich, auch wenn damit der epistemische Status des autopoietischen Organismus im strengen Sinne aufgegeben werden muss.

Schon Huxley verstand die Epigenetik mit Bezug auf Waddington allgemein als eine Wissenschaft der Entwicklungsprozesse. In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts haben sich mehrere Perspektiven auf das Verhältnis von Ontogenese und Phylogenese, von Entwicklung und Evolution gebildet. Mit der Überwindung von biogenetischem und genetischem Reduktionismus wird eine Untersuchung der Evolution von Entwicklungssystemen mit molekulargenetischen Methoden möglich.

In der Evolutionären Entwicklungsbiologie werden kausale Zusammenhänge zwischen Phylo- und Ontogenese mit empirischen Mitteln untersucht. Zu den Schwerpunkten der Forschung und den wichtigsten Konzepten gehören Interaktionen von Umwelt und Entwicklung, Genetik und Entwicklungssystem oder die Plastizität der Entwicklung und des Phänotyps. Mit dem von Stephen Gould bekannt gemachten Konzept der „Heterochronie“ werden Veränderungen in Wachstumsraten und resultierende Veränderungen in Form und Größe von Organen untersucht. Später werden auch Veränderungen in der Reihenfolge von Entwicklungsprozessen, die Identifizierung von molekularen Aspekten heterochroner Effekte auf die Entwicklung und die temporale Regulation und Organisation der Ontogenese untersucht. Ein zweites Konzept ist die Evolution von Körperbauplänen. Mit der Entdeckung von Master-Kontrollgenen der Entwicklung wird die

genetische und ontogenetische Kontrolle der Morphogenese, die Evolution von genomischen Kontrollregionen möglich. Weitere Konzepte wie Modularität, Robustheit und Beschränkungen der Entwicklungsmöglichkeiten ergänzen eine Synthese von systembiologischen, entwicklungs- und evolutionsbiologischen Konzepten.

Die Entwicklungs-System-Theorie ist eine interdisziplinäre Theorieströmung, die das Entwicklungssystem als eine evolvierende Entität versteht. Ein prozessuales Verständnis biologischer Information führt zur Erweiterung und Temporalisierung des Informationskonzepts. Die Ontogenese der Information beruht u. a. auf einem kausalen Pluralismus der Entwicklung und einem erweiterten Vererbungsbegriff. Mit der Verbindung von zirkulärer Kausalität und Kontingenz wird auch eine konstruktivistische Alternative zur operativen Geschlossenheit bei Maturana verfolgt. Der Lebenszyklus ist der evolvierende Prozess, der als Grundlage für ein epigenetisches Organisationsverständnis gelten kann, in dem die Dichotomie von Organismus und Umwelt überwunden werden soll. Der Gegensatz von Epigenese und Präformation wird informationstheoretisch noch einmal aktiviert, um für ein epigenetisches Informationsverständnis zu werben: Die Gene präformieren die Entwicklung nicht, sondern sind Teil des Entwicklungssystems.

Die Entstehung der jüngeren Epigenetik beginnt Ende der 80er Jahre und leitet einen konzeptuellen Trend zur Parallelisierung von Epigenetik und Genetik ein: Begriffe wie Epimutation, Epiallel, epigenetische Information, epigenetischer Code und epigenetisches Vererbungssystem werden etabliert. Die jüngere Epigenetik beantwortet zum Teil „technische“ Fragen der älteren Epigenetik, ermöglicht damit aber auch neue „strategische“ Konzepte: (1) Jablonka und Lamb diskutieren eine „Vererbung erworbener epigenetischer Variation“: Ein Umweltreiz führt zu einer epigenetischen, erblichen Veränderung, die über die Keimbahn weitergegeben wird. Die epigenetische Variation ist in diesem Modell nicht zufällig, sondern directional. Epigenetische Variation kann sowohl eine Modulation der evolutionären Veränderungs- wie auch Anpassungsraten hervorrufen. Epigenetische Innovationen können auf die temporale Koordination von Entwicklungsphasen und die DNA-Sequenz-Veränderungsraten Einfluss nehmen. (2) Das Konzept „epigenetischer Vererbung“ wird durch empirische Entdeckungen im Laufe der 90er Jahre erweitert: Transkriptionszustände können mitotisch und/oder meiotisch erworben und weitergegeben werden. „Epigenetische Informationen“ regulieren nicht nur die Aktivität oder Inaktivität von Genen, sondern auch die Konzentration autoregulatorischer Transkriptionsfaktoren. Empirische Befunde zeigen, dass kleine epigenetische Veränderungen zu großen phänotypischen, selbst morphologischen Veränderungen führen können. Es folgen erste mechanistische und statistische Hinweise auf transgenerationale epigenetische Vererbung bei Säugetieren und Mensch. Die Pionierphase der jüngeren Phase fällt in die Zeit der Konzeption und Durchführung des Humangenomprojekts. (3) Am Nachfolgeprojekt ENCODE Anfang des 21. Jahrhunderts lässt sich

6 Rekapitulation

der Beginn einer systemweiten Identifikation der funktionalen Rolle epigenetischer Prozesse exemplifizieren. Genomweite Methoden zur Identifikation von Histon- und DNA-Modifikationen etablieren sich und leiten die Hochdurchsatz-Untersuchung epigenetischer Markierungen ein. Erst jüngst mehren sich Hinweise auf eine Vielzahl potentieller Erbträger: Neben DNA- und Histon-Modifikationen werden auch Prionen und RNA-Moleküle als molekulare Basis epigenetischer Vererbung untersucht. Aus evolutionstheoretischer Perspektive läuft die bisherige Erweiterung bzw. Parallelisierung genetischer Konzepte um epigenetische Analogien auf die Frage hinaus, in welchem Verhältnis epigenetische Innovations- und Selektionsprozesse (im Sinne der älteren Epigenetik) zueinander und zum Konzept der natürlichen Selektion stehen.

In Reaktion auf die Befunde der jüngeren Epigenetik diskutieren Jablonka, Lamb und Ginsburg über die Möglichkeit einer evolutionär relevanten Lernfähigkeit des Organismus, die über Batesons und Maturanas Ansatz hinaus geht und dabei die Argumentation Waddingtons und seiner Vorläufer (wie Baldwin) fortführt. In Analogie zu neuronalen und kybernetischen Modellen wird das Anpassungskonzept lerntheoretisch interpretiert: Molekulare Erinnerungsfähigkeit basiert auf der Entstehung epigenetischer Spuren (Engramme) und deren Wiederaufruf. Die Weitergabe der epigenetischen Engramme ermöglicht eine transgenerationale Vererbung dieser erworbenen epigenetischen Erinnerungen. Das Engramm repräsentiert eine Relation von Eingangsreiz und Antwortverhalten, das spontane Antwortverhalten hinterlässt eine Veränderung und nimmt darüber Einfluss auf zukünftiges Antwortverhalten. Das epigenetische Vererbungssystem besteht aus Chromatin-Markierungen, RNA-vermittelter Vererbung, selbst-erhaltenden Feedback-Schleifen und strukturellen Formen der Vererbung. Es ermöglicht mehrere Typen zellulärer Erinnerung und darauf aufbauend zellulären Lernens. Die relevanten Unterschiede betreffen den zeitlichen Verlauf des Antwortverhaltens nach Induktion eines Reizes. Der Inhalt der Erinnerung ist selbst ein temporales Muster: Informations- und Zeitkonzeption verändern sich wechselseitig. Eine einfache Theorie der Erbllichkeit erworbener Eigenschaften ordnet die Weitergabe einer erworbenen Eigenschaft zeitlich dem Erwerb derselben nach. In einer lerntheoretischen Erweiterung hingegen ist die Erinnerungsfähigkeit dem Lernprozess selbst vorgängig. Eine Koevolution von molekularer Erinnerung- und Lernfähigkeit wird denkbar. „Epigenetisches Lernen“ erweitert das Konzept der Anpassungsfähigkeit und macht dessen biosemiotische Grundlagen erkennbar.

Die Zusammenschau genetischer, genomischer, genregulatorischer und epigenetischer Befunde motiviert gegenwärtig eine Rekonzeptualisierung biologischer Vererbung, Entwicklung und Anpassung. Eine epigenetische Evolution des Organismus ist nicht denkbar ohne die Umwelt, das System nicht denkbar ohne operationale Offenheit: Selbstkontrolle und Unkontrollierbarkeit ergänzen sich. In der Organisation finden wir verschiedene Formen und Modi biologischer

Zeit: Erinnerungen, Präsenzen und Erwartungen. Die Naturgeschichte hat Lebewesen hervorgebracht, für die eine (simulierte) Gleichzeitigkeit des Nachzeitigen möglich wurde. Eine evolutionäre Lerntheorie ist weder rein autopoietisch noch rein selektionstheoretisch denkbar. Die Anpassungsfähigkeit der Organismen ist das Erbe ihrer Geschichte, das Erbe ist Voraussetzung ihrer Entwicklungsmöglichkeiten. Die Genealogie epigenetischer Evolution lässt theoretische Entwicklungstendenzen erkennen, die auf eine synthetische Überwindung der Opposition genetischer und epigenetischer Aspekte von Vererbung, Entwicklung und Anpassung hinweisen.

Tendenzen und Lehren der Genealogie

Im Laufe der hier vorgelegten Genealogie machte sich eine Reihe von wiederkehrenden Phänomenen bemerkbar, die den Wandel im Laufe der (Proto-)biologiegeschichte charakterisieren. Es ist Vorsicht geboten, aus historischen Phänomenen verallgemeinernde Schlüsse zu ziehen. Wissenschaftsgeschichte wiederholt sich nicht einfach, aber da Probleme strukturverwandt sein können, weisen auch Lösungsansätze und Paradigmenwechsel Parallelen auf.

Das Verständnis der Entwicklung war über die Jahrtausende in andere Kontexte und Diskurse eingebunden, bis sich die Biologie Anfang des 19. Jahrhunderts bildete. Die Entstehung der Biologie als autonome Wissenschaft fällt mit der Emanzipation epigenetischer Fragen von den mytho-, kosmo- und theologischen Systemen zusammen. Deren Implikationen blieben jedoch erhalten. Die Entstehung der Biologie als Wissenschaft lässt sich als Umdeutungsprozess der protobiologischen Konzepte verstehen. Beispielhaft hierfür ist die Übertragung des kosmotheologischen Ähnlichkeitsverhältnisses zwischen Gott und Kreatur auf die (Familien-)ähnlichkeiten zwischen den Kreaturen.

Die Ersetzung bzw. Verwendung von triadischen Modellen zur Erklärung von Anfangs- und Übergangsproblemen zeigt eine Kontinuität von der Protobiologie zur Biologie. Die Rolle von Platons *χορᾶ* fand eine Reihe von strukturähnlichen Wiedergängern. Schon bei Aristoteles wird die Entwicklung mit Hilfe der vermittelnden Psyche erklärt, bei Augustinus gerät die theologisch verstandene Seele zwischen die irdische und göttliche Zeit, bei Cusanus sind alle Geschöpfe zwischen Gott und Welt verschränkt. Platons dritte Gattung wurde zu einem generellen kosmotheologischen Prinzip erweitert. Dessen Universalität im cusanischen Denken fällt mit dem Umkippprozess von der Kosmotheologie in die Natur zusammen. Nachdem die Unzulänglichkeit des platonischen Demiurgen für die gesamte Schöpfung erkannt worden ist, kommt es zur Säkularisierung und Naturalisierung der kosmotheologischen Konzepte. Die spätere Rolle der Triplizität bei Schelling erscheint schließlich als eine Naturalisierung und Historisierung der triadischen Figur selbst. Die molekulare Triade der Molekularbiologie (DNA, RNA, AA) und

6 Rekapitulation

ihre Rhythmisität stellt einen semiotisch und chronobiologisch gefassten Wiedergänger der bereits naturalisierten Triplizität dar. Heutige epigenetische Mechanismen beziehen sich auf die Vermittlung und Kontrolle der temporalen Dynamik dieser molekularen Triade.

Platons kosmologische Überlegungen haben noch weitere Spuren gezogen. Die Rolle einer Amme des Werdens wurde mit der Aufgabe einer transzendenten Sphäre in der Biologie nicht obsolet. Verschiedene Konzepte wie Darwins Keimlinge, die Pangene Ende des 19. Jahrhunderts, die Gene der klassischen und molekularen Genetik und die epigenetische Landschaft bei Waddington haben eine ähnliche Aufgabe: Diese vermitteln zwischen onto- und phylogenetischen Prozessen. Je nach Konzeption dieser vermittelnden Konzepte ist eine Vererbung erworbener Eigenschaften denkbar oder nicht denkbar. Der neue, biologische Präformationismus hat wie der alte, theologische Präformationismus eine gleichwertige Wechselwirkung zwischen den jeweiligen Sphären ausgeschlossen: So wenig wie die Welt auf Gott rückwirken kann, so wenig kann die Umwelt auf die Gene wirken. Die Isolierung von Onto- und Phylogenese hat darum ein ähnliches Vermittlungsproblem wie der cartesianische Substanzdualismus. Die genetische Selektionstheorie und das reduzierte Verständnis der organischen Selektion bei Simpson stehen beispielhaft für die Aufrechterhaltung dieser Dichotomie. Im Gegensatz dazu greift Waddingtons epigenetische Landschaft als ein Raum der Entwicklung (ein Zeit-Raum) auf den platonischen Vermittlungsansatz zurück: Platons kosmologischer Raum des Werdens kehrt bei Waddington als epigenetischer Raum des Werdens wieder.

Der Umgang mit epistemischen und ontologischen Grenzen spielte in der Geschichte der (Proto-)biologie eine wichtige Rolle. Die autoritäre Haltung des Augustinus bezüglich schöpfungstheoretischen Problemen weicht bei Cusanus einem transparent gemachten Ziehen von Grenzen des Wissens. Damit bereitet Cusanus zugleich den Prozess der fortlaufenden Grenzverschiebung epistemischer Grenzen vor. In der Biologie ist die Aufhebung von ontologischen Grenzen (insbesondere bei Aufgabe der Konstanz der Arten) eben so prägend wie das Ziehen neuer ontologischer Grenzen: Weismanns neuer Präformationismus führt explizit Grenzen zwischen Onto- und Phylogenese ein. Die genetische Evolutionstheorie, das molekulare Dogma und Mayrs kausaler Dualismus haben diese Grenzen ebenso aktualisiert wie Batesons' informationstheoretische Barriere zwischen analogen und digitalen Informationen. Epigenetische Befunde der letzten zwei Jahrzehnte lassen erkennen, dass die zunehmend abstrakter konzeptualisierten Grenzen nicht haltbar sind. Konzepte der Vermittlung und Kontrolle werden an die Stelle von Konzepten der Unvermitteltheit und prinzipiellen Isoliertheit von onto- und phylogenetischen Prozessen treten müssen.

Nicht nur der Umgang mit epistemischen und ontologischen Grenzen prägt die Genealogie epigenetischer Evolution. Seit der Renaissance kam es mehrfach zur Entdeckung zirkulärer Kausalketten: Mit der Naturalisierung der Epigenese übertrug Harvey die Idee der Revolution auf

die Epigenese der Lebewesen. Die Zirkularität von Henne und Ei wird zum Vorläufer für die Idee des Lebenszyklus. Kants kausaltheoretische Überlegungen zum idealen Kausalnexus verweisen auf eine Zirkularität von Ursache und Wirkung in der Teleologie und stellen damit einen Vorläufer späterer biologischer und biochemischer Zyklen dar. In Darwins Pangenestheorie wird die Zirkulation der Keimlinge selbst erklärend für den Lebenszyklus. Die Veränderlichkeit des pangenetischen Lebenszyklus wird bei Darwin durch die epigenetische Neubildung der Keimlinge gewährleistet. Die spätere Genetik hat diesen Typus von Zirkularität zurückgenommen. Die Annahmen der Genetik führen also zu einer Zäsur im epigenetischen Lebenszyklus und betonen die universelle Zirkularität zwischen Selektion und Population. In der Biologie des 20. Jahrhunderts sind zirkuläre Kausalitäten allgegenwärtig. Uneinigkeit besteht darüber, *welche* Zyklen universell und damit evolutionstheoretisch entscheidend sind. Waddingtons Epigenetik, die Entwicklungs-Systemtheorie und die erweiterte Evolutionstheorie stehen der genetischen Selektionstheorie in dieser Frage gegenüber: Ähnlich wie schon bei Darwin ist die Wirkung natürlicher Selektion bei diesen durch zahlreiche weitere Prozesse vermittelt, in ihrer Effektivität durch die Organismen, ihr Verhalten und die Wechselwirkungen zwischen Organismen und Umwelten eingeschränkt. Die Veränderlichkeit der Gene und die Wirkungen der natürlichen Selektion werden also selbst in größere Zirkularitäten eingespannt. An die Stelle einer tautologischen Selbstbestätigung rückt die Naturalisierung der Tautologie: die Feststellung übergeordneter Kausalketten.

Neben der Entdeckung und Integration kausaler Zyklen spielten auch Temporalisierungen eine wiederholte Rolle: Schon bei Augustinus, Cusanus und Leibniz lassen sich Veränderungen im temporalen Verhältnis von Gott und Welt belegen. Im Schritt vom prärevolutionären Buffon zum postrevolutionären Lamarck wird die Temporalisierung der gesamten Systematik vollzogen. Mit der Verzeitlichung der Schöpfung und der Geschöpfe kommt es auch zur Durchsetzung der Epigenese-Theorie am Anfang des 19. Jahrhunderts. Durch die Formulierung neuer ontologischer Annahmen über Gene und genetische Informationen kehrten im 20. Jahrhundert atemporale Argumentationen wieder. Mitte des 20. Jahrhunderts wird die verzeitlichte Epigenese verräumlicht: Die Ontogenese ist bei Waddington ein veränderlicher Zeit-Raum. Mit der jüngeren Epigenetik deutet sich an, dass das Verständnis der biologischen Informationen selbst noch einmal temporalisiert wird: Es gibt keine Entitäten, die dem phylogenetischen Wandel enthoben sind, und es gibt keine Entitäten, die diesen Wandel linear determinieren können. Die Veränderungen des biologischen Zeit-Verständnisses spielen für die Biologiegeschichte eine zentrale und wenig beachtete Rolle. Sollten Veränderungen temporaler Muster selbst eine Grundlage epigenetischer Erinnerung auf molekularer Ebene darstellen, würde das Verständnis biologischer Zeit ein weiteres Mal grundsätzlich verändert werden.

Die wichtigsten Veränderungen im Verständnis der Genese vollzogen sich nicht nur auf kon-

6 Rekapitulation

zeptueller Ebene, sondern auch durch die Veränderung der prägenden Bilder: Im Mythos stellte das Ur-Ei eine wichtige Verbindung zwischen Kosmo- und Embryologie her. Für das mythologische Chaos der Griechen und die platonische Philosophie spielte die Höhle und der Ausgang aus dieser Höhle eine wichtige Rolle. Die Entstehung der Welt und die Erlangung von Erkenntnis waren durch Geburtsvorgänge verbildlicht. Die platonische Amme des Werdens verbindet das kosmologische und das philosophische Werden. Von der Antike bis zur Moderne spielten die beiden Bewegungen der Ein- und Ausfaltung (des Samens) eine wichtige Rolle zum Verständnis der individuellen Entwicklung, ihrer Präformation, aber auch auch der Kosmologie (insbesondere bei Cusanus, Leibniz und Schelling). Dass die heutige Evolutionstheorie die Entfaltung noch immer im Namen trägt, zeigt die große Bedeutung dieses einfachen, bewegten Bildes. Mit Darwins Baum des Lebens entsteht ein neues Bild für die zentrale Idee seiner Abstammungslehre. Die phylogenetische Divergenz wird hier ebenso verbildlicht wie in Waddingtons epigenetischer Landschaft die ontogenetische Divergenz. Beide Bilder stehen paradigmatisch für das Verständnis der onto- bzw. phylogenetischen Entwicklung. Die große Rolle dieser Bilder zeigt sich daran, dass diese jeweils Prozesse verräumlicht darstellen und so eine Grundevidenz stiften, die über die konzeptuellen Feinheiten hinausreicht und eine Einheit der wissenschaftlichen Perspektive herstellt. Die Grenzen der Bilder markieren darum auch paradigmatische Grenzen.

Obwohl in dieser Untersuchung nur am Rande thematisiert, ist die politische und biopolitische Dimension der Fragen zu Epigenese, Evolution und Epigenetik nicht zu verkennen. Die lange Tradition einer Degenerationstheorie hat das genealogische Verständnis der Naturgeschichte lange verhindert. Noch bei Buffon sind die Anfänge einer Veränderlichkeit der Arten im Modus der (platonischen) Degeneration gefasst. Die Bedeutung politischer Umbrüche, insbesondere die französische Revolution, aber auch der Ost-West-Konflikt zeigen Korrespondenzen zwischen Politik- und Biologiegeschichte. Mit der Eugenik-Bewegung und ihrer engen Verbindung zur genetischen Selektionstheorie bei Fisher stellt sich heute die Frage einer ethischen Verantwortung vermeintlich reiner Theoriebildung.

Im Laufe dieser Untersuchung wurden eine Reihe von alternativen Lesarten zur Biologiegeschichte vorgelegt. Falsche Rückprojektionen, Anachronismen und falsche Kontinuitäten haben sich bis heute gehalten: Nicht Aristoteles, sondern Harvey hat den Epigenese-Begriff geprägt, der Gegensatz von Epigenese und Präformation ist nicht bei Harvey angelegt, sondern erst später diskutiert worden. Der Blick auf die Biologiegeschichte erfordert eine Neubewertung zentraler Biologen des 19. Jahrhunderts: Darwin hat neolamarckistische, organisations- und selektionstheoretische Mechanismen der Anpassung in seiner Theoriebildung integriert. Mendel hat seine eigenen Befunde nicht im Sinne einer Vererbungs-, sondern einer Entwicklungslehre interpretiert. Die genetische Evolutionstheorie ist insofern in entscheidenden Punkten nicht mit der Biologie des 19. Jahrhunderts vereinbar. Diese zunächst nur historischen Klarstellungen bekommen

dadurch an Bedeutung, dass die von der heutigen Rezeption ignorierten Verbindungen zwischen entwicklungs-, vererbungs- und anpassungstheoretischen Theorieelementen durch die heutige Epigenetik eine Bestätigung und Erweiterung erfahren.

Am Beispiel von Lamarck und Mendel lässt sich zeigen, dass bedeutende Übersetzungsfehler zu einer falschen Rezeption der beiden Autoren im englischsprachigen Raum geführt haben. Der Gang der biologischen Wissenschaftsgeschichte wurde so durch Sprachbarrieren irritiert und nachhaltig beeinflusst. Neben Übersetzungsfehlern spielten auch Bedeutungsveränderungen zentraler Begriffe eine verwirrende Rolle für die Diskurse zu Onto- und Phylogenese: Die Begriffe von Evolution und Epigenese standen selbst für äußerst verschiedene Perspektiven auf die Ontogenese, bevor sie phylogenetische Bedeutung erlangten und sich in der evolutionsbiologischen Synthese von Genetik und Epigenetik heute wieder annähern. Die Begriffsgeschichte von Evolution und Epigenese spiegelt so auch das wechselvolle Verhältnis von Onto- und Phylogenese wider.

Dass die Opposition von genetischer und epigenetischer Evolution im Wesentlichen noch vor den Anfängen der molekularbiologischen Revolution liegt, gibt Anlass über den gegenwärtigen Zustand der Theoriebildung nachzudenken. Die heutige Bedeutungsvielfalt des Gen-Konzeptes ist Ergebnis eines ungeklärten Übergangs von der klassischen zur molekularen Genetik. Bis heute scheint die genetische Evolutionstheorie durch die molekularbiologischen Befunde bestätigt zu werden. Der Blick in Schul- und Lehrbücher verrät nicht, in welcher grundlegenden Veränderung sich die Grundlagen der Biologie befinden. Angesichts der gesellschaftlichen, politischen und ethischen Relevanz der Lebenswissenschaften stünde eine weniger hermetische Darlegung der heutigen Situation im Dienst einer wissenschaftlich verantwortungsvollen Haltung und könnte ein Gespür für die Gewordenheit und Unabgeschlossenheit der Evolutionstheorie geben. Die Genealogie epigenetischer Evolution erlaubt einen veränderten Blick auf die historische Entstehung und Entwicklung der heutigen Biologie. Viele konzeptuelle Veränderungen konnten in dieser Untersuchung nur am Rande betrachtet werden. Die Konsistenz der hier vorgelegten Perspektive ist weiter zu prüfen und kontextualisieren. Die Untersuchung von Querverbindungen zwischen Wissenschafts-, Kultur- und Politikgeschichte könnten die hier vorgelegte Genealogie ergänzen und erweitern.

Eine Methodologie zur Diskursanalyse von Texten im Schnittfeld von Natur- und Geisteswissenschaften muss erst noch entwickelt werden. Hierzu müssten zunächst (in wiederholten Übungen) neue Methoden entwickelt werden, die in ihrer Analyse (1) den Besonderheiten naturwissenschaftlicher Diskurse gerecht wird, (2) den Wandel naturwissenschaftlicher Diskursivität bedenkt, (3) und der Reziprozität naturwissenschaftlicher Diskurse mit anderen wissenschaftlichen und nicht-wissenschaftlichen Diskursen gerecht wird.

Genealogische Untersuchungen können Impulse für die aktuelle Theoriebildung geben. Im

6 Rekapitulation

Laufe dieser Untersuchung wurden einige wissenschaftstheoretische Hypothesen entwickelt, die sich aus der genealogischen Perspektive ergaben: beispielsweise zur Möglichkeit epigenetischer Vererbung nach mendelschen Regeln, zur epigenetischen Evolution der Dominanz oder zum informationstheoretisch hybriden Status epigenetischer Modifikationen. Wir stehen erst am Anfang einer Synthese zahlreicher, bislang nur isoliert betrachteter Befunde und Konzepte. Die hier verfolgten genealogischen Linien lassen vermuten, dass sich Entwicklung, Vererbung und Anpassung nur durch eine Zusammenschau von Genetik *und* Epigenetik erklären lassen. Für die aus dieser Synopse entstehende Theorie wurde der Begriff „epi*genetische Evolution“ vorgeschlagen. Die Epigenetik beginnt bereits, unser Bild auf die Entstehung und Weitergabe von Krankheiten, das Verhältnis von Umwelten und Organismen und die Erklärungen vom Verlauf der Naturgeschichte grundlegend zu verändern. Der Blick in die Geschichte macht klar, dass bereits sicher geglaubte Gewissheiten ins Wanken geraten und bereits widerlegt erscheinende Vorstellungen wiederbelebt werden. Aufgrund der Aktualität von historischen Debatten und Positionen kann der genealogische Zugang ein Bewusstsein für die lange Vorgeschichte der heutigen Epigenetik wecken und die gegenwärtige Theoriebildung unterstützen.

Literaturverzeichnis

lam 1829

Lamarck, French Naturalist, Is Dead! In: *London News Obituaries* (1829). – zitiert nach: Wikisource, http://en.wikisource.org/wiki/Lamarck,_French_Naturalist,_Is_Dead! (abgerufen am 1. April 2015)

Abrams 2009

ABRAMS, Marshall: The unity of fitness. In: *Philosophy of Science* 76 (2009), Nr. 5, S. 750–761

Alberch 1982

ALBERCH, Pere: Developmental constraints in evolutionary processes. In: *Evolution and development*. Springer, 1982, S. 313–332

Aristoteles u. Gohlke 1959

ARISTOTELES ; GOHLKE, Paul: Über die Glieder der Geschöpfe. In: GOHLKE, Paul (Hrsg.): *Die Lehrschriften* Bd. 8. Paderborn : Schöningh, 1959

Aristoteles u. Lasson 1907

ARISTOTELES ; LASSON, Adolf ; HOLZINGER, Michael (Hrsg.): *Metaphysik*. Jena : Diederichs, 1907

Aristotle u. Peck 1979

ARISTOTLE ; PECK, A.L.: *Generation of animals*. Harvard University Press, 1979

Audergon u. a. 2015

AUDERGON, Pauline N. ; CATANIA, Sandra ; KAGANSKY, Alexander ; TONG, Pin ; SHUKLA, Manu ; PIDOUX, Alison L. ; ALLSHIRE, Robin C.: Restricted epigenetic inheritance of H3K9 methylation. In: *Science* 348 (2015), Nr. 6230, S. 132–135

Augustinus 1925

AUGUSTINUS, Aurelius: Enchiridion oder Buch vom Glauben, von der Hoffnung und von der Liebe. In: *Des heiligen Kirchenvaters Aurelius Augustinus ausgewählte Schriften* Bd. 8. Kempten, München : Kösel-Verlag, 1925

Augustinus u. a. 1989

AUGUSTINUS, Aurelius ; FLASCH, Kurt ; MOJSISCH, Burkhard ; FLASCH, Kurt (Hrsg.) ; MOJSISCH, Burkhard (Hrsg.): *Bekenntnisse*. Ditzingen : Reclam, 1989

Augustinus u. Perl 1961

AUGUSTINUS, Aurelius ; PERL, Carl J. ; SIMON, Paul (Hrsg.): *Über den Wortlaut der Genesis*. Paderborn : Verlag Ferdinand Schöningh, 1961

Avery u. a. 1944

AVERY, Oswald T. ; MACLEOD, Colin M. ; MCCARTY, Maclyn: Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types induction of transformation by a desoxyribonucleic acid fraction isolated from pneumococcus type III. In: *The Journal of experimental medicine* 79 (1944), Nr. 2, S. 137–158

Bach u. Breidbach 2005

BACH, Thomas (Hrsg.) ; BREIDBACH, Olaf (Hrsg.): *Naturphilosophie nach Schelling*. Stuttgart : Frommann-Holzboog, 2005

von Baer 1828

BAER, Carl-Ernst von: *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere*. Königsberg : Gebrüder Bornträger, 1828

Bagheri u. Wagner 2004

BAGHERI, Homayoun C. ; WAGNER, Günter P.: Evolution of dominance in metabolic pathways. In: *Genetics* 168 (2004), Nr. 3, S. 1713–1735

Bailey 1894

BAILEY, Liberty H.: Neo-Lamarckism and Neo-Darwinism. In: *American Naturalist* (1894), S. 661–678

Baldwin 1896a

BALDWIN, J. M.: Heredity and instinct. In: *Science* (1896), S. 438–441

Baldwin 1896b

BALDWIN, J. M.: A new factor in evolution (Continued). In: *American naturalist* (1896), S. 536–553

Baldwin 1896c

BALDWIN, J. M.: A new factor in evolution. In: *The American Naturalist* 30 (1896), Nr. 355, S. 536–553

Bateson 1987

BATESON, Gregory: *Geist und Natur: eine notwendige Einheit*. Frankfurt am Main : Suhrkamp, 1987

Bateson 1992

BATESON, Gregory: *Ökologie des Geistes*. Frankfurt am Main : Suhrkamp, 1992

Bateson u. Bateson 2005

BATESON, Gregory ; BATESON, Mary C.: *Wo Engel zögern: Unterwegs zu einer Epistemologie des Heiligen*. Frankfurt am Main : Suhrkamp, 2005

Bateson 1909

BATESON, William: *Mendel's Principles of Heredity*. New York : Cambridge University Press, 1909

Bateson u. Pellew 1915

BATESON, William ; PELLEW, Caroline: On the genetics of rogues among culinary peas (*Pisum sativum*). In: *Journal of Genetics* 5 (1915), Nr. 1, S. 13–36

Benzer 1957

BENZER, Seymour: The Elementary Units of Heredity. In: *The Chemical Basis of Heredity*, 1957, S. 70–93

Bhattacharyya u. a. 1990

BHATTACHARYYA, Madan K. ; SMITH, Alison M. ; ELLIS, TH ; HEDLEY, Cliff ; MARTIN, Cathie: The wrinkled-seed character of pea described by Mendel is caused by a transposon-like insertion in a gene encoding starch-branching enzyme. In: *Cell* 60 (1990), Nr. 1, S. 115–122

Birney u. a. 2007

BIRNEY, Ewan ; STAMATOYANNOPOULOS, John A. ; DUTTA, Anindya ; GUIGÓ, Roderic ; GINGERAS, Thomas R. ; MARGULIES, Elliott H. ; WENG, Zhiping ; SNYDER, Michael ; DERMITZAKIS, Emmanouil T. ; THURMAN, Robert E. u. a.: Identification and analysis of functional elements in 1% of the human genome by the ENCODE pilot project. In: *Nature* 447 (2007), Nr. 7146, S. 799–816

Bischoff 1842

BISCHOFF, Theodor Ludwig W.: *Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen*. Leipzig : Leopold Voss, 1842

Bishop 1996

BISHOP, B. E.: Mendel's Opposition to Evolution and to Darwin. In: *Journal of Heredity* 87 (1996), Nr. 3, S. 205–213

Bleecken 2007

BLEECKEN, Stefan: Die Seelenlehre des Aristoteles im Lichte der modernen Wissenschaft. In: *Tabula rasa* (2007), Nr. 28

Blumenbach 1789

BLUMENBACH, Johann F.: *Über den Bildungstrieb*. 2. Auflage. Göttingen : Dieterich, 1789

Blumenbach 1790

BLUMENBACH, Johann F.: *Beyträge zur Naturgeschichte*. 1. Auflage. Göttingen : Dieterich, 1790

Bourguet 1999

BOURGUET, Denis: The evolution of dominance. In: *Heredity* 83 (1999), Nr. 1, S. 1–4

Brakefield 2006

BRAKEFIELD, Paul M.: Evo-devo and constraints on selection. In: *Trends in Ecology & Evolution* 21 (2006), Nr. 7, S. 362–368

Breidbach 1998

BREIDBACH, Olaf: Monismus um 1900 - Wissenschaftspraxis oder Weltanschauung? In: *Kataloge des Oberösterreichischen Landesmuseums* (1998), Nr. 131, S. 289–316

Callender 1988

CALLENDER, LA: Gregor Mendel: an opponent of descent with modification. In: *History of Science* 26 (1988), Nr. 1, S. 41–75

Cannings u. Edwards 1968

CANNINGS, C. ; EDWARDS, A. W. F.: Natural selection and the de Finetti diagram. In: *Annals of human genetics* 31 (1968), Nr. 4, S. 421–428

Carroll 2008

CARROLL, Sean B.: Evo-devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphological evolution. In: *Cell* 134 (2008), Nr. 1, S. 25–36

Carus 1846

CARUS, Carl G.: *Psyche, zur Entwicklungsgeschichte der Seele*. Pforzheim : Flammer u. Hoffmann, 1846

Claverie 2001

CLAVERIE, Jean-Michel: What if there are only 30,000 human genes? In: *Science* 291 (2001), Nr. 5507, S. 1255–1257

Cobb 2006

COBB, Matthew: Heredity before genetics: a history. In: *Nature Reviews Genetics* 7 (2006), Nr. 12, S. 953–958

Cohen 2012

COHEN, S. M.: Aristotle's Metaphysics. In: ZALTA, Edward N. (Hrsg.): *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. 2012

Consortium 2004

CONSORTIUM, International Human Genome S.: Finishing the euchromatic sequence of the human genome. In: *Nature* 431 (2004), Nr. 7011, S. 931–945

Cook 1908

COOK, OF: The mendelian inheritance of mutations. In: *Science* (1908), S. 86–88

Corsi 2011

CORSI, Pietro: Jean-Baptiste Lamarck: From Myth to History. In: GISSIS, Snait (Hrsg.) ; JABLONKA, Eva (Hrsg.): *Transformations of Lamarckism: From subtle fluids to molecular biology*. Cambridge : MIT Press, 2011, S. 9–18

Cremer 1985

CREMER, Thomas: *Von der Zellenlehre zur Chromosomentheorie*. Berlin, Heidelberg : Springer, 1985

Crick 1956

CRICK, Francis: Ideas on Protein Synthesis. (1956)

Crick 1970

CRICK, Francis: Central dogma of molecular biology. In: *Nature* 227 (1970), Nr. 5258, S. 561–563

Crick u. a. 1957

CRICK, Francis H. ; GRIFFITH, John S. ; ORGEL, Leslie E.: Codes without commas. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 43 (1957), Nr. 5, S. 416

Cubas u. a. 1999

CUBAS, Pilar ; VINCENT, Coral ; COEN, Enrico: An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. In: *Nature* 401 (1999), Nr. 6749, S. 157–161

Darlington 1939

DARLINGTON, Cyril D.: *The evolution of genetic systems*. Cambridge University Press, 1939

Darwin 1868

DARWIN, Charles: On the Character and Hybrid-like Nature of the Offspring from the Illegitimate Unions of Dimorphic and Trimorphic Plants. In: *Journal of the Linnean Society of London, Botany* 10 (1868), Nr. 47, S. 393–437

Darwin u. Stauffer 1987

DARWIN, Charles ; STAUFFER, R. ; STAUFFER, R. C. (Hrsg.): *Charles Darwin's natural selection: being the second part of his big species book written from 1856 to 1858*. Cambridge University Press, 1987

Darwin 1858

DARWIN, Charles R.: *Letter to Charles Lyell*. 18. Juni 1858. – zitiert nach: Darwin Correspondence Database, <https://www.darwinproject.ac.uk/entry-2285> (abgerufen am 7. April 2015)

Darwin 1875a

DARWIN, Charles R.: *The variation of animals and plants under domestication*. Bd. 2. London : Murray, 1875

Darwin 1875b

DARWIN, Charles R.: *The variation of animals and plants under domestication*. Bd. 1. London : Murray, 1875

Darwin 1876

DARWIN, Charles R.: *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 6th. edition. London : Murray, 1876

Darwin 1878

DARWIN, Charles R.: *The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom*. Bd. 2. London : Murray, 1878

Dawkins 1999

DAWKINS, Richard: *The extended phenotype: the long reach of the gene*. Oxford : Oxford University Press, 1999

Dawkins 2004

DAWKINS, Richard: Extended phenotype, but not too extended. A reply to Laland, Turner and Jablonka. In: *Biology and Philosophy* 19 (2004), Nr. 3, S. 377–396

Daxinger u. Whitelaw 2012

DAXINGER, Lucia ; WHITELAW, Emma: Understanding transgenerational epigenetic inheritance via the gametes in mammals. In: *Nature Reviews Genetics* 13 (2012), Nr. 3, S. 153–162

De Beer 1940

DE BEER, Gavin: *Embryos and ancestors*. Oxford : Oxford University Press, 1940

De Robertis 2008

DE ROBERTIS, E. M.: Evo-devo: variations on ancestral themes. In: *Cell* 132 (2008), Nr. 2, S. 185–195

Depew u. Weber 2011

DEPEW, David J. ; WEBER, Bruce H.: The fate of Darwinism: evolution after the modern synthesis. In: *Biological Theory* 6 (2011), Nr. 1, S. 89–102

Derrida 1995

DERRIDA, Jacques: *On the name*. Stanford University Press, 1995

Dörner u. a. 1975

DÖRNER, G. ; MOHNIKE, A. ; STEINDEL, E.: On possible genetic and epigenetic modes of diabetes transmission. In: *Endokrinologie* 66 (1975), Nr. 2, S. 225–227

Driesch 1909

DRIESCH, Hans: *Philosophie des Organischen*. Bd. 1. Leipzig : Engelmann, 1909

Dunn 2014

DUNN, Jacob E.: A God of Volcanoes: Did Yahwism Take Root in Volcanic Ashes? In: *Journal for the Study of the Old Testament* 38 (2014), Nr. 4, S. 387–424

Eisengrein 1851

EISENGREIN, G. A.: *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Metamorphose des Samenskeims der Pflanzen*. Frankfurt am Main : Brönnner, 1851

Ellis u. a. 2011

ELLIS, T. H. ; HOFER, Julie M. ; TIMMERMAN-VAUGHAN, Gail M. ; COYNE, Clarice J. ; HELLENS, Roger P.: Mendel, 150 years on. In: *Trends in plant science* 16 (2011), Nr. 11, S. 590–596

Emerman u. Temin 1984

EMERMAN, Michael ; TEMIN, Howard M.: Genes with promoters in retrovirus vectors can be independently suppressed by an epigenetic mechanism. In: *Cell* 39 (1984), Nr. 3, S. 459–467

Erikson 1950

ERIKSON, Erik H.: *Childhood and society*. New York : Norton, 1950

Erikson 1959

ERIKSON, Erik H.: *Identity and the Life Cycle*. New York : International Universities Press, 1959

Eßlinger 2010

ESSLINGER, Eva: Das Dienstmädchen: Zum Unbewussten der Psychoanalyse. In: ESSLINGER, Eva (Hrsg.) ; SCHLECHTRIEMEN, Tobias (Hrsg.) ; SCHWEITZER, Doris (Hrsg.) ; ZONS, Alexander (Hrsg.): *Die Figur des Dritten: Ein kulturwissenschaftliches Paradigma*. Berlin : Suhrkamp, 2010, S. 241–253

Fairbanks u. Rytting 2001

FAIRBANKS, Daniel J. ; RYTTING, Bryce: Mendelian controversies: a botanical and historical review. In: *American Journal of Botany* 88 (2001), Nr. 5, S. 737–752

Farber 1972

FARBER, P. L.: Buffon and the Concept of Species. In: *Journal of the History of Biology* 5 (1972), Nr. 2, S. 259–284

Félix u. Wagner 2008

FÉLIX, Marie-Anne ; WAGNER, Andreas: Robustness and evolution: concepts, insights and challenges from a developmental model system. In: *Heredity* 100 (2008), Nr. 2, S. 132–140

Fischer 2006

FISCHER, Norbert: *Schöpfung, Zeit und Ewigkeit Augustinus: Confessiones 11-13*. Schöningh, 2006

Fisher 1914

FISHER, Ronald A.: Some hopes of a eugenicist. In: *The Eugenics Review* 5 (1914), Nr. 4, S. 309

Fisher 1930

FISHER, Ronald A.: *The genetical theory of natural selection*. Oxford : Oxford University Press, 1930

Fisher 1931

FISHER, Ronald A.: The evolution of dominance. In: *Biological reviews* 6 (1931), Nr. 4, S. 345–368

Fisher 1959

FISHER, Ronald A.: Natural selection from the genetical standpoint. In: *Austr J Sci* 22 (1959), S. 16–17

Fleischer 2001

FLEISCHER, M.: *Anfänge europäischen Philosophierens: Heraklit, Parmenides, Platons Timaios*. Königshausen & Neumann, 2001

Foucault 2002

FOUCAULT, Michel: *Archäologie des Wissens*. Frankfurt am Main : Suhrkamp, 2002

Foucault 2003

FOUCAULT, Michel: *Die Ordnung der Dinge*. Frankfurt am Main : Suhrkamp, 2003

Franz 1996

FRANZ, Michael: *Schellings Tübinger Platon-Studien*. Göttingen : Vandenhoeck & Ruprecht, 1996

Galton 1894

GALTON, Francis: *Natural inheritance*. London : Macmillan, 1894

Gapp u. a. 2014

GAPP, Katharina ; JAWAID, Ali ; SARKIES, Peter ; BOHACEK, Johannes ; PELCZAR, Pawel ; PRADOS, Julien ; FARINELLI, Laurent ; MISKA, Eric ; MANSUY, Isabelle M.: Implication of sperm RNAs in transgenerational inheritance of the effects of early trauma in mice. In: *Nature neuroscience* 17 (2014), Nr. 5, S. 667–669

Gärtner 1849

GÄRTNER, Carl F.: *Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich: mit Hinweisung auf die ähnlichen Erscheinungen im Thierreich*. Stuttgart : Hering, 1849

Gatlin 1963

GATLIN, L. L.: Triplet frequencies in DNA and the genetic program. In: *Journal of theoretical biology* 5 (1963), Nr. 3, S. 360–371

Gatlin 1966

GATLIN, L. L.: The information content of DNA. In: *Journal of theoretical biology* 10 (1966), Nr. 2, S. 281–300

Gayon 1996

GAYON, Jean: The individuality of the species: a Darwinian theory? - from Buffon to Ghiselin, and back to Darwin. In: *Biology and Philosophy* 11 (1996), Nr. 2, S. 215–244

Gehring 1998

GEHRING, Walter J.: *Master control genes in development and evolution: The homeobox story*. Yale : Yale University Press, 1998

Geoghegan u. Spencer 2012

GEOGHEGAN, Jemma L. ; SPENCER, Hamish G.: Population-epigenetic models of selection. In: *Theoretical population biology* 81 (2012), Nr. 3, S. 232–242

Gerstein u. a. 2007

GERSTEIN, Mark B. ; BRUCE, Can ; ROZOWSKY, Joel S. ; ZHENG, Deyou ; DU, Jiang ; KORBEL, Jan O. ; EMANUELSSON, Olof ; ZHANG, Zhengdong D. ; WEISSMAN, Sherman ; SNYDER, Michael: What is a gene, post-ENCODE? History and updated definition. In: *Genome research* 17 (2007), Nr. 6, S. 669–681

Gibson u. Dworkin 2004

GIBSON, Greg ; DWORKIN, Ian: Uncovering cryptic genetic variation. In: *Nature Reviews Genetics* 5 (2004), Nr. 9, S. 681–690

Ginsburg u. Jablonka 2009

GINSBURG, Simona ; JABLONKA, Eva: Epigenetic learning in non-neural organisms. In: *Journal of Biosciences* 34 (2009), Nr. 4, S. 633–646

Ginsburg u. Jablonka 2010

GINSBURG, Simona ; JABLONKA, Eva: The evolution of associative learning: A factor in the Cambrian explosion. In: *Journal of theoretical biology* 266 (2010), Nr. 1, S. 11–20

Gliboff 1999

GLIBOFF, Sander: Gregor Mendel and the laws of evolution. In: *History of Science* 37 (1999), Nr. 2, S. 217–236

Goethe 1948

GOETHE, Johann Wolfgang v.: Metamorphose der Pflanzen. In: *Goethes Werke* Bd. 13. München : C. H. Beck, 1948

Goethe 1998

GOETHE, Johann Wolfgang v.: *Goethes Werke: Autobiographische Schriften*. Bd. 10. München : C. H. Beck, 1998

Gogarten u. Townsend 2005

GOGARTEN, J.P. ; TOWNSEND, Jeffrey P.: Horizontal gene transfer, genome innovation and evolution. In: *Nature Reviews Microbiology* 3 (2005), Nr. 9, S. 679–687

Goldschmidt 1940

GOLDSCHMIDT, Richard: *The material basis of evolution*. Bd. 28. Yale University Press, 1940

Goodwin 1963

GOODWIN, Brian C.: *Temporal organization in cells. A dynamic theory of cellular control processes*. London, New York : Academic Press, 1963

Goodwin 1965

GOODWIN, Brian C.: Oscillatory behavior in enzymatic control processes. In: *Advances in enzyme regulation* 3 (1965), S. 425–437

Gould 1983

GOULD, Stephen J.: The hardening of the Modern Synthesis. In: *Dimensions of Darwinism*. Cambridge University Press, 1983

Gould 2002

GOULD, Stephen J.: *The Structure of Evolutionary Theory*. Harvard University Press, 2002

Grewal u. Klar 1996

GREWAL, Shiv I. ; KLAR, Amar J.: Chromosomal inheritance of epigenetic states in fission yeast during mitosis and meiosis. In: *Cell* 86 (1996), Nr. 1, S. 95–101

Griffiths u. Gray 1994

GRIFFITHS, P. E. ; GRAY, R. D.: Developmental Systems and Evolutionary Explanation. In: *Journal of Philosophy* 91 (1994), Nr. 6, S. 277–304

Gross 2006

GROSS, Liza: Transposon silencing keeps jumping genes in their place. In: *PLoS biology* 4 (2006), Nr. 10

Haeckel 1866a

HAECKEL, Ernst: *Generelle Morphologie der Organismen*. Bd. 1. Berlin : Reimer, 1866

Haeckel 1866b

HAECKEL, Ernst: *Generelle Morphologie der Organismen*. Bd. 2. Berlin : Reimer, 1866

Haeckel 1909

HAECKEL, Ernst: *Das Weltbild von Darwin und Lamarck*. Leipzig : Alfred Kröner, 1909

Haeckel 1919

HAECKEL, Ernst: *Die Welträtsel*. 11. Auflage. Leipzig : Alfred Kröner, 1919

Haldane 1932

HALDANE, J. B. S.: *The causes of evolution*. London : Longmans & Green, 1932

Haldane 1956

HALDANE, J. B. S.: The theory of selection for melanism in Lepidoptera. In: *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* (1956), S. 303–306

Hall 2014

HALL, Bryan: *The Post-critical Kant: Understanding the Critical Philosophy Through the Opus Postumum*. London : Routledge, 2014

Hardy 1908

HARDY, G. H.: Mendelian proportions in a mixed population. In: *Science* 28 (1908), Nr. 706, S. 49–50

Hartig 1843

HARTIG, Theodor: *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzen*. Förstner, 1843

Hartl u. Orel 1992

HARTL, Daniel L. ; OREL, Vitezslav: What did Gregor Mendel think he discovered? In: *Genetics* 131 (1992), Nr. 2, S. 245

Harvey u. Willis 1847

HARVEY, William ; WILLIS, Robert: *The Works of William Harvey*. London : Sydenham society, 1847

Heard u. Martienssen 2014

HEARD, Edith ; MARTIENSSEN, Robert A.: Transgenerational epigenetic inheritance: myths and mechanisms. In: *Cell* 157 (2014), Nr. 1, S. 95–109

Henry 2009

HENRY, Devin: Generation of animals. In: *A Companion to Aristotle*. 2009, S. 368–383

Herb u. a. 2012

HERB, Brian R. ; WOLSCHIN, Florian ; HANSEN, Kasper D. ; ARYEE, Martin J. ; LANGMEAD, Ben ; IRIZARRY, Rafael ; AMDAM, Gro V. ; FEINBERG, Andrew P.: Reversible switching between epigenetic states in honeybee behavioral subcastes. In: *Nature neuroscience* 15 (2012), Nr. 10, S. 1371–1373

Hertwig 1876

HERTWIG, Oscar: Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. In: *Morphologisches Jahrbuch* 1:347-434 (1876)

Hertwig 1894

HERTWIG, Oscar: *Zeit-und Streitfragen der Biologie. Heft I: Präformation oder Epigenese*. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1894

Hertwig 1918

HERTWIG, Oscar: *Das Werden des Organismus*. Jena : Fischer Verlag, 1918

Hesiod u. von Scheffer 1938

HESIOD ; SCHEFFER, Thassilo von: *Die Theogonie (Geburten der Götter)*. Leipzig, 1938

van't Hof u. a. 2011

HOF, Arjen E. ; EDMONDS, Nicola ; DALÍKOVÁ, Martina ; MAREC, František ; SACCHERI, Ilik J.: Industrial melanism in British peppered moths has a singular and recent mutational origin. In: *Science* 332 (2011), Nr. 6032, S. 958–960

van't Hof u. Saccheri 2010

HOF, Arjen E. ; SACCHERI, Ilik J.: Industrial melanism in the peppered moth is not associated with genetic variation in canonical melanisation gene candidates. In: *PloS one* 5 (2010), Nr. 5, S. e10889

Hogben 1933

HOGBEN, Lancelot: The limits of applicability of correlation technique in human genetics. In: *Journal of Genetics* 27 (1933), Nr. 3, S. 379–406

Holliday 1987

HOLLIDAY, Robin: The inheritance of epigenetic defects. In: *Science* 238 (1987), Nr. 4824, S. 163–170

Hoorn 2007

HOORN, Tanja v.: Hydra. Die Süßwasserpolypen und ihre Sprößlinge in der Anthropologie der Aufklärung. In: BEETZ, Manfred (Hrsg.) ; GARBER, Jörg (Hrsg.) ; THOMA, Heinz (Hrsg.): *Physis und Norm: neue Perspektiven der Anthropologie im 18. Jahrhundert*. Wallstein, 2007, S. 29–48

Horowitz u. Gorovsky 1985

HOROWITZ, Stuart ; GOROVSKY, Martin A.: An unusual genetic code in nuclear genes of Tetrahymena. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 82 (1985), Nr. 8, S. 2452–2455

Huxley 1956

HUXLEY, Julian: Epigenetics. In: *Nature* 177 (1956), S. 807–809

Huxley 2010

HUXLEY, Julian: *Evolution: the modern synthesis*. Cambridge : MIT Press, 2010

Jablonka u. Lamb 1989

JABLONKA, Eva ; LAMB, Marion J.: The inheritance of acquired epigenetic variations. In: *Journal of theoretical biology* 139 (1989), Nr. 1, S. 69–83

Jablonka u. Lamb 2005

JABLONKA, Eva ; LAMB, Marion J.: *Evolution in four dimensions: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge : MIT press, 2005

Jacob 1970

JACOB, F. F.: La logique du vivant, une histoire de l'hérédité. In: *Editions Gallimard, Paris* (1970)

Jaeger u. a. 2015

JAEGER, Johannes ; LAUBICHLER, Manfred ; CALLEBAUT, Werner: The comet cometh: evolving developmental systems. In: *Biological theory* 10 (2015), Nr. 1, S. 36–49

Jenuwein u. Allis 2001

JENUWEIN, Thomas ; ALLIS, C. D.: Translating the histone code. In: *Science* 293 (2001), Nr. 5532, S. 1074–1080

Johannsen 1911

JOHANNSEN, W.: The Genotype Conception of Heredity. In: *The American Naturalist* 45 (1911), Nr. 531, S. 129–159

Junker

JUNKER, Thomas: *Geschichte der Biologie*. München : C. H. Beck

Kacser u. Burns 1981

KACSER, Henrik ; BURNS, James A.: The molecular basis of dominance. In: *Genetics* 97 (1981), Nr. 3-4, S. 639–666

Kant 1775

KANT, Immanuel: Bestimmung des Begriffes einer Menschenrasse. In: *Schriften zur Anthropologie Geschichtsphilosophie, Politik und Pädagogik* (1775)

Kant 1913

KANT, Immanuel: Kritik der Urteilskraft (1790). In: *Kants gesammelte Schriften (Akademie-Ausgabe)* Bd. 5. Berlin : Reimer, 1913, S. 165–486

Kant 1936

KANT, Immanuel: Opus postumum. In: *Kants gesammelte Schriften (Akademie-Ausgabe)* Bd. 21. Berlin : de Gruyter, 1936

Kant 1938

KANT, Immanuel: Opus postumum. In: *Kants gesammelte Schriften (Akademie-Ausgabe)* Bd. 22. Berlin : de Gruyter, 1938

Kaplan 2008

KAPLAN, Jonathan: The end of the adaptive landscape metaphor? In: *Biology & Philosophy* 23 (2008), Nr. 5, S. 625–638

Kay u. Roßler 2005

KAY, Lily E. ; ROSSLER, Gustav: *Das Buch des Lebens: wer schrieb den genetischen Code?*
Frankfurt am Main : Suhrkamp, 2005

Keller 1994

KELLER, Andrew D.: Specifying epigenetic states with autoregulatory transcription factors.
In: *Journal of theoretical biology* 170 (1994), Nr. 2, S. 175–181

Keller 1995

KELLER, Andrew D.: Fixation of epigenetic states in a population. In: *Journal of theoretical biology* 176 (1995), Nr. 2, S. 211–219

Kevles 1985

KEVLES, Daniel J.: *In the name of eugenics: Genetics and the uses of human heredity.*
Harvard : Harvard University Press, 1985

Kölreuter 1761

KÖLREUTER, Joseph G.: *Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen, nebst Fortsetzungen 1, 2 und 3.* Leipzig : Engelmann, 1761

Kondrashov u. Kondrashov 2015

KONDRASHOV, Dmitry A. ; KONDRASHOV, Fyodor A.: Topological features of rugged fitness landscapes in sequence space. In: *Trends in Genetics* 31 (2015), Nr. 1, S. 24–33

Koonin u. Novozhilov 2009

KOONIN, Eugene V. ; NOVOZHILOV, Artem S.: Origin and evolution of the genetic code: the universal enigma. In: *IUBMB life* 61 (2009), Nr. 2, S. 99–111

Krafka 1920

KRAFKA, Joseph: The effect of temperature upon facet number in the bar-eyed mutant of *Drosophila* (Part 1). In: *The Journal of general physiology* 2 (1920), Nr. 4, S. 409–432

Kues u. a. 1989a

KUES, Nikolaus v. ; DUPRÉ, Dietlind ; DUPRÉ, Wilhelm: De aequalitate (1459). In: GABRIEL, Leo (Hrsg.): *Philosophisch-theologische Schriften.* Wien : Herder, 1989. – zitiert nach: Cusanus Portal, <http://www.cusanus-portal.de/>

Kues u. a. 1989b

KUES, Nikolaus v. ; DUPRÉ, Dietlind ; DUPRÉ, Wilhelm: De docta ignorantia (1440). In:

GABRIEL, Leo (Hrsg.): *Philosophisch-theologische Schriften*. Wien : Herder, 1989. – zitiert nach: Cusanus Portal, <http://www.cusanus-portal.de/>

Kues u. a. 1989c

KUES, Nikolaus v. ; DUPRÉ, Dietlind ; DUPRÉ, Wilhelm: Dialogus de genesi (1447). In: GABRIEL, Leo (Hrsg.): *Philosophisch-theologische Schriften*. Wien : Herder, 1989. – zitiert nach: Cusanus Portal, <http://www.cusanus-portal.de/>

Kull 1999

KULL, Kalevi: Biosemiotics in the twentieth century: a view from biology. In: *Semiotica* 127 (1999), Nr. 1-4, S. 385–414

Kutschera u. Niklas 2004

KUTSCHERA, Ulrich ; NIKLAS, Karl J.: The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. In: *Naturwissenschaften* 91 (2004), Nr. 6, S. 255–276

Laland u. a. 2013

LALAND, Kevin N. ; ODLING-SMEE, John ; HOPPITT, William ; ULLER, Tobias: More on how and why: cause and effect in biology revisited. In: *Biology & Philosophy* 28 (2013), Nr. 5, S. 719–745

Laland u. a. 2011

LALAND, Kevin N. ; STERELNY, Kim ; ODLING-SMEE, John ; HOPPITT, William ; ULLER, Tobias: Cause and effect in biology revisited: Is Mayrs proximate-ultimate dichotomy still useful? In: *Science* 334 (2011), Nr. 6062, S. 1512–1516

Lamarck u. Elliot 1914

LAMARCK, Jean-Baptiste d. ; ELLIOT, Hugh: *Zoological philosophy*. Bd. 1. London : Macmillan, 1914

Lamarck u. Schmidt 1909

LAMARCK, Jean Baptiste d. ; SCHMIDT, Heinrich ; SCHMIDT, Heinrich (Hrsg.): *Zoologische Philosophie*. Leipzig : Kröner, 1909

Leibniz u. von Kirchmann 1879

LEIBNIZ, Gottfried W. ; KIRCHMANN, Julius H.: *Die Theodicee*. Leipzig : Dürr, 1879

Leibniz u. Köhler 1720

LEIBNIZ, Gottfried W. ; KÖHLER, Heinrich: *Monadologie*. Frankfurt am Main, Leipzig, 1720

Lennox 2014

LENNOX, James: Aristotle's Biology. In: ZALTA, Edward N. (Hrsg.): *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. 2014

Lennox 1994

LENNOX, James G.: The disappearance of Aristotle's biology: a Hellenistic mystery. In: *Apeiron* 27 (1994), Nr. 4, S. 7–24

Lenoir 1980

LENOIR, Timothy: Kant, Blumenbach, and vital materialism in German biology. In: *Isis* (1980), S. 77–108

Lewontin 1974

LEWONTIN, Richard C.: *The genetic basis of evolutionary change*. Bd. 560. New York and London : Columbia University Press, 1974

Li 1988

LI, CC: Pseudo-random mating populations. In celebration of the 80th anniversary of the Hardy-Weinberg law. In: *Genetics* 119 (1988), Nr. 3, S. 731–737

Lovejoy 1964

LOVEJOY, Arthur O.: *The Great Chain of Being*. Cambridge : Harvard University Press, 1964

Manolio u. a. 2009

MANOLIO, Teri A. ; COLLINS, Francis S. ; COX, Nancy J. ; GOLDSTEIN, David B. ; HINDORFF, Lucia A. ; HUNTER, David J. ; MCCARTHY, Mark I. ; RAMOS, Erin M. ; CARDON, Lon R. ; CHAKRAVARTI, Aravinda u. a.: Finding the missing heritability of complex diseases. In: *Nature* 461 (2009), Nr. 7265, S. 747–753

Margaroni 2005

MARGARONI, Maria: The Lost Foundation: Kristeva's Semiotic Chora and Its Ambiguous Legacy. In: *Hypatia* 20 (2005), Nr. 1, S. 78–98

Maturana 2000

MATURANA, Humberto R.: *Biologie der Realität*. Frankfurt am Main : Suhrkamp, 2000

May 1978

MAY, Gerhard: *Schöpfung aus dem Nichts*. Berlin : Walter de Gruyter, 1978

Mayr 1961

MAYR, Ernst: Cause and effect in biology. In: *Science (New York, NY)* 134 (1961), Nr. 3489, S. 1501–1506

Mayr 1972

MAYR, Ernst: Lamarck revisited. In: *Journal of the History of Biology* 5 (1972), Nr. 1, S. 55–94

Mayr 1974

MAYR, Ernst: Teleological and Teleonomic: A New Analysis. In: *Boston Studies in the Philosophy of Science* 14 (1974), S. 91–117

Mayr 1982

MAYR, Ernst: *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Harvard : Harvard University Press, 1982

Mayr 2002

MAYR, Ernst: Die Autonomie der Biologie. In: *Naturwissenschaftliche Rundschau* 55 (2002), Nr. 1, S. 23–29

Mayr u. de Sousa Ferreira 1984

MAYR, Ernst ; SOUSA FERREIRA, Karin de: *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt: Vielfalt, Evolution und Vererbung*. Berlin, Heidelberg : Springer, 1984

McCandlish 2011

MCCANDLISH, David M.: Visualizing fitness landscapes. In: *Evolution* 65 (2011), Nr. 6, S. 1544–1558

Mello 2007

MELLO, Craig C.: Zurück zur RNAi-Welt: Gedanken zur Genexpression und Evolution (Nobel-Vortrag). In: *Angewandte Chemie* 119 (2007), Nr. 37, S. 7114–7124

Mendel 1866

MENDEL, G.: Versuche über Pflanzenhybriden. In: *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brunn* 4 (1866), S. 3–47

Mendel 1870

MENDEL, Gregor: Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnenen Hieracium-Bastarde. In: *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brunn* 8 (1870), S. 26–31

Mendel u. Correns 1906

MENDEL, Gregor ; CORRENS, Carl: Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli 1866 bis 1873. In: *Abhandlungen der königlich sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften* Bd. 51. Leipzig : Teubner, 1906, S. 187–265

Meyer u. Duharcourt 1996

MEYER, Eric ; DUHARCOURT, Sandra: Epigenetic programming of developmental genome rearrangements in ciliates. In: *Cell* 87 (1996), Nr. 1, S. 9–12

Modrek u. Lee 2002

MODREK, Barmak ; LEE, Christopher: A genomic view of alternative splicing. In: *Nature genetics* 30 (2002), Nr. 1, S. 13–19

Monod 1970

MONOD, Jacques: *Le hasard et la nécessité: essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne*. Paris : Éditions du Seuil, 1970

Monod 1975

MONOD, Jaques: *Zufall und Notwendigkeit*. München : Deutscher Taschenbuch Verlag, 1975

Moran 2002

MORAN, Nancy A.: Microbial minimalism: genome reduction in bacterial pathogens. In: *Cell* 108 (2002), Nr. 5, S. 583–586

Morange 2002

MORANGE, Michel: The relations between genetics and epigenetics. In: *Annals of the New York Academy of Sciences* 981 (2002), Nr. 1, S. 50–60

Moreno u. a. 2014

MORENO, Elena ; OJOSNEGROS, Samuel ; GARCÍA-ARRIAZA, Juan ; ESCARMÍS, Cristina ; DOMINGO, Esteban ; PERALES, Celia: Exploration of sequence space as the basis of viral RNA genome segmentation. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (2014), Nr. 18, S. 6678–6683

Morgan 1896

MORGAN, C L.: On modification and variation. In: *Science* (1896), S. 733–740

Morgan u. a. 1999

MORGAN, Hugh D. ; SUTHERLAND, Heidi G. ; MARTIN, David I. ; WHITELAW, Emma:

Epigenetic inheritance at the agouti locus in the mouse. In: *Nature genetics* 23 (1999), Nr. 3, S. 314–318

Moss 2007

MOSS, Eric G.: Heterochronic genes and the nature of developmental time. In: *Current Biology* 17 (2007), Nr. 11, S. 425–434

Moss 2004

MOSS, Lenny: *What genes can't do*. Cambridge : MIT press, 2004

Müller 2007

MÜLLER, Gerd B.: Six memos for evo-devo. In: *From embryology to evo-devo: A history of developmental evolution* (2007), S. 499–524

Müller-Wille u. Rheinberger 2009

MÜLLER-WILLE, Staffan ; RHEINBERGER, Hans-Jörg: *Das Gen im Zeitalter der Postgenomik: Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme*. Frankfurt am Main : Suhrkamp, 2009

Nanney 1958

NANNEY, D. L.: Epigenetic control systems. In: *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 44 (1958), Jul, Nr. 7, S. 712–717

Needham 1931

NEEDHAM, Joseph: *Chemical embryology*. Bd. 1. Cambridge : CUP Archive, 1931

Needham 1959

NEEDHAM, Joseph: *A history of embryology*. Cambridge : CUP Archive, 1959

Noble 2008

NOBLE, Denis: *The music of life: biology beyond genes*. Oxford University Press, 2008

Novalis 1798

NOVALIS: Blütenstaub. Fragmente. In: *Athenäum* 1 (1798), Nr. 1, S. 70–106

Okasha 2008

OKASHA, Samir: Fisher's fundamental theorem of natural selection - a philosophical analysis. In: *The British Journal for the Philosophy of Science* 59 (2008), Nr. 3, S. 319–351

Olby 1997

OLBY, Robert C.: Mendel, Mendelism and genetics. In: *Mendelweb* (1997). – zitiert nach: Mendelweb, <http://www.mendelweb.org/MWolby.html> (zugegriffen am 23. Mai 2015)

Olson 1999

OLSON, Maynard V.: When less is more: gene loss as an engine of evolutionary change. In: *The American Journal of Human Genetics* 64 (1999), Nr. 1, S. 18–23

Osborn 1896

OSBORN, Henry F.: Ontogenic and phylogenetic variation. In: *Science* (1896), S. 786–789

Osborn 1897

OSBORN, Henry F.: The limits of organic selection. In: *American Naturalist* (1897), S. 944–951

Østman u. Adami 2014

ØSTMAN, Bjørn ; ADAMI, Christoph: Predicting evolution and visualizing high-dimensional fitness landscapes. In: *Recent Advances in the Theory and Application of Fitness Landscapes*. Berlin, Heidelberg : Springer, 2014, S. 509–526

Oyama 2000

OYAMA, Susan: Causal Democracy and Causal Contributions in Developmental Systems Theory. In: *Philosophy of Science* 67 (2000), Nr. 3, S. 347

Oyama u. a. 2003

OYAMA, Susan ; GRIFFITHS, Paul E. ; GRAY, Russell D.: *Cycles of contingency: Developmental systems and evolution*. Cambridge : MIT Press, 2003

Pearson 2006

PEARSON, Helen: Genetics: what is a gene? In: *Nature* 441 (2006), Nr. 7092, S. 398–401

Pellegrin 1986

PELLEGRIN, Pierre: *Aristotle's classification of animals: biology and the conceptual unity of the Aristotelian corpus*. University of California Press, 1986

Pembrey u. a. 2006

PEMBREY, Marcus E. ; BYGREN, Lars O. ; KAATI, Gunnar ; EDVINSSON, Sören ; NORTHSTONE, Kate ; SJÖSTRÖM, Michael ; GOLDING, Jean: Sex-specific, male-line transgenerational responses in humans. In: *European Journal of Human Genetics* 14 (2006), Nr. 2, S. 159–166

Penzlin 2010

PENZLIN, Heinz: Oscar Hertwig legt den Grundstein zu einer Allgemeinen Biologie. In: *Biologie in unserer Zeit* 40 (2010), Nr. 4, S. 280–282

Pietzcker 1980

PIETZCKER, Carl: Das Grotleske. In: BEST, Otto F. (Hrsg.): *Das Grotleske in der Dichtung*. Darmstadt : Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 1980, S. 85–102

Pillus 1992

PILLUS, Lorraine: An acquired state: epigenetic mechanisms in transcription. In: *Current opinion in cell biology* 4 (1992), Nr. 3, S. 453–458

Pillus u. Rine 1989

PILLUS, Lorraine ; RINE, Jasper: Epigenetic inheritance of transcriptional states in *S. cerevisiae*. In: *Cell* 59 (1989), Nr. 4, S. 637–647

Platon u. Müller 1857

PLATON ; MÜLLER, Hieronymus: *Timaios*. Leipzig : Brockhaus, 1857

Price 1972

PRICE, George R.: Fisher's 'fundamental theorem' made clear. In: *Annals of human genetics* 36 (1972), Nr. 2, S. 129–140

Prodi 1988

PRODI, Giorgio: Material bases of signification. In: *Semiotica* 69 (1988), Nr. 3-4, S. 191–242

Rahden 2012

RAHDEN, Wolfert v.: Revolution und Evolution. In: *Forum Interdisziplinäre Begriffsgeschichte* 1 (2012), Nr. 1, S. 1–20

Rando u. Verstrepn 2007

RANDO, Oliver J. ; VERSTREPEN, Kevin J.: Timescales of genetic and epigenetic inheritance. In: *Cell* 128 (2007), Nr. 4, S. 655–668

Rassoulzadegan u. a. 2006

RASSOULZADEGAN, M. ; GRANDJEAN, V. ; GOUNON, P. ; VINCENT, S. ; GILLOT, I. ; CUZIN, F.: RNA-mediated non-mendelian inheritance of an epigenetic change in the mouse. In: *Nature* 441 (2006), Nr. 7092, S. 469–474

Rechavi u. a. 2011

REHAVI, Oded ; MINEVICH, Gregory ; HOBERT, Oliver: Transgenerational inheritance of an acquired small RNA-based antiviral response in *C. elegans*. In: *Cell* 147 (2011), Nr. 6, S. 1248–1256

Richards 2006

RICHARDS, Eric J.: Inherited epigenetic variation - revisiting soft inheritance. In: *Nature Reviews Genetics* 7 (2006), Nr. 5, S. 395–401

Richards 2008

RICHARDS, Eric J.: Population epigenetics. In: *Current opinion in genetics & development* 18 (2008), Nr. 2, S. 221–226

Richards 2002

RICHARDS, Robert J.: *The romantic conception of life: science and philosophy in the age of Goethe*. Chicago : University of Chicago Press, 2002

Ritter 1798

RITTER, Johann W.: *Beweis, daß ein beständiger Galvanismus den Lebensprozeß in dem Thierreich begleitet*. Weimar : Industrie-Comptoirs, 1798

Roemer u. a. 1997

ROEMER, Irmgard ; REIK, Wolf ; DEAN, Wendy ; KLOSE, Joachim: Epigenetic inheritance in the mouse. In: *Current Biology* 7 (1997), Nr. 4, S. 277–280

Rogozin u. a. 2002

ROGOZIN, Igor B. ; MAKAROVA, Kira S. ; MURVAI, Janos ; CZABARKA, Eva ; WOLF, Yuri I. ; TATUSOV, Roman L. ; SZEKELY, Laszlo A. ; KOONIN, Eugene V.: Connected gene neighborhoods in prokaryotic genomes. In: *Nucleic Acids Research* 30 (2002), Nr. 10, S. 2212–2223

Romanes 1886

ROMANES, George J.: Physiological Selection; an Additional Suggestion on the Origin of Species. In: *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 19 (1886), Nr. 115, S. 337–411

Romanes 1893

ROMANES, George J.: *An examination of Weismannism*. Chicago : Open court publishing Company, 1893

Rosenberg u. Bouchard 2010

ROSENBERG, Alexander ; BOUCHARD, Frederic: Fitness. In: ZALTA, Edward N. (Hrsg.): *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. 2010

Rosenzweig 1925

ROSENZWEIG, Frank: Das neue Denken. In: *Der Morgen: Monatsschrift der Juden in Deutschland* 4 (1925), S. 426–451

Ruse 2004

RUSE, Michael: The romantic conception of Robert J. Richards. In: *Journal of the History of Biology* 37 (2004), Nr. 1, S. 3–23

Sabour u. Schöler 2012

SABOUR, Davood ; SCHÖLER, Hans R.: Reprogramming and the mammalian germline: the Weismann barrier revisited. In: *Current opinion in cell biology* 24 (2012), Nr. 6, S. 716–723

Sachs 1988

SACHS, T: Epigenetic selection: an alternative mechanism of pattern formation. In: *Journal of theoretical biology* 134 (1988), Nr. 4, S. 547–559

Santos u. a. 1997

SANTOS, Manuel A. ; UEDA, Takuya ; WATANABE, Kimitsuna ; TUIITE, Mick F.: The non-standard genetic code of *Candida* spp.: an evolving genetic code or a novel mechanism for adaptation? In: *Molecular microbiology* 26 (1997), Nr. 3, S. 423–431

Sarkar 2004

SARKAR, Sahotra: Evolutionary theory in the 1920s: the nature of the synthesis. In: *Philosophy of Science* 71 (2004), Nr. 5, S. 1215–1226

Schacht 1850

SCHACHT, Hermann: *Entwicklungs-Geschichte des Pflanzen-Embryon*. Amsterdam : Kröner, 1850

Schelling 1857

SHELLING, Friedrich Wilhelm J.: *Ideen zu einer Philosophie der Natur* (1797). In: SCHELLING, K. F. A. (Hrsg.): *Sämtliche Werke* Bd. 2. Cotta (Stuttgart), 1857

Schelling 1858

SHELLING, Friedrich Wilhelm J.: *Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie* (1799). In: SCHELLING, K. F. A. (Hrsg.): *Sämtliche Werke* Bd. 3. Cotta (Stuttgart), 1858

Schelling 1860

SHELLING, Friedrich Wilhelm J.: *System der gesamten Philosophie und der Naturphilosophie insbesondere* (1804). In: SCHELLING, K. F. A. (Hrsg.): *Sämtliche Werke* Bd. 6. Cotta (Stuttgart), 1860

Schläppi u. a. 1994

SCHLÄPPI, Michael ; RAINA, Ramesh ; FEDOROFF, Nina: Epigenetic regulation of the maize Spm transposable element: novel activation of a methylated promoter by TnpA. In: *Cell* 77 (1994), Nr. 3, S. 427–437

Schleiden 1842

SCHLEIDEN, Matthias J.: *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*. Bd. 1. Leipzig : W. Engelmann, 1842

Schleiden 1843

SCHLEIDEN, Matthias J.: *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*. Bd. 2. Leipzig : W. Engelmann, 1843

Schlichting 2008

SCHLICHTING, Carl D.: Hidden reaction norms, cryptic genetic variation, and evolvability. In: *Annals of the New York Academy of Sciences* 1133 (2008), Nr. 1, S. 187–203

Schmalhausen 1949

SCHMALHAUSEN, Ivan I.: *Factors of evolution: the theory of stabilizing selection*. Oxford : Blakiston, 1949

Schmitt 2005

SCHMITT, Stéphane: From eggs to fossils: epigenesis and transformation of species in Pander's biology. In: *Int. J. Dev. Biol* 49 (2005), S. 1–8

Sfendoni-Mentzou 2008

SFENDONI-MENTZOU, Demetra: C. S. Peirce and Aristotle on Time. In: *Cognitio: Revista de Filosofia* 9 (2008), Nr. 2, S. 261–280

Shiba u. a. 2006

SHIBA, Hiroshi ; KAKIZAKI, Tomohiro ; IWANO, Megumi ; TARUTANI, Yoshiaki ; WATANABE, Masao ; ISOGAI, Akira ; TAKAYAMA, Seiji: Dominance relationships between self-incompatibility alleles controlled by DNA methylation. In: *Nature genetics* 38 (2006), Nr. 3, S. 297–299

Simpson 1944

SIMPSON, George G.: *Tempo and mode in evolution*. New York : Columbia University Press, 1944

Simpson 1953

SIMPSON, George G.: The baldwin effect. In: *Evolution* 7 (1953), Nr. 2, S. 110–117

Slatkin 2009

SLATKIN, Montgomery: Epigenetic inheritance and the missing heritability problem. In: *Genetics* 182 (2009), Nr. 3, S. 845–850

Sloan 2014

SLOAN, Phillip: The Concept of Evolution to 1872. In: ZALTA, Edward N. (Hrsg.): *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. 2014

Smith u. a. 1985

SMITH, J M. ; BURIAN, Richard ; KAUFFMAN, Stuart ; ALBERCH, Pere ; CAMPBELL, John ; GOODWIN, Brian ; LANDE, Russell ; RAUP, David ; WOLPERT, Lewis: Developmental constraints and evolution: a perspective from the Mountain Lake conference on development and evolution. In: *Quarterly Review of Biology* (1985), S. 265–287

Smith 1970

SMITH, John M.: Natural selection and the concept of a protein space. In: *Nature* (1970)

Smith 2000

SMITH, John M.: The concept of information in biology. In: *Philosophy of science* (2000), S. 177–194

Smith 2001

SMITH, Kathleen K.: Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. In: *Biological Journal of the Linnean Society* 73 (2001), Nr. 2, S. 169–186

Sober 2001

SOBER, Elliott: The two faces of fitness. In: *Thinking about evolution: Historical, philosophical, and political perspectives* 2 (2001), S. 309–321

Spemann u. Mangold 1924

SPEMANN, Hans ; MANGOLD, Hilde: Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren. In: *Development Genes and Evolution* 100 (1924), Nr. 3, S. 599–638

Stamos 1998

STAMOS, David N.: Buffon, Darwin, and the non-individuality of species – A reply to Jean Gayon. In: *Biology and Philosophy* 13 (1998), Nr. 3, S. 443–470

Stark 2006

STARK, Alan E.: A clarification of the Hardy–Weinberg law. In: *Genetics* 174 (2006), Nr. 3, S. 1695–1697

Literaturverzeichnis

Stegmann 2004

STEGMANN, Ulrich E.: The arbitrariness of the genetic code. In: *Biology and Philosophy* 19 (2004), Nr. 2, S. 205–222

Steiner u. Clarke 1994

STEINER, Noemi C. ; CLARKE, Louise: A novel epigenetic effect can alter centromere function in fission yeast. In: *Cell* 79 (1994), Nr. 5, S. 865–874

Stoltzfus u. Cable 2014

STOLTZFUS, Arlin ; CABLE, Kele: Mendelian-mutationism: the forgotten evolutionary synthesis. In: *Journal of the History of Biology* 47 (2014), Nr. 4, S. 501–546

Stotz u. Griffiths 2004

STOTZ, Karola ; GRIFFITHS, Paul: Genes: Philosophical analyses put to the test. In: *History and philosophy of the life sciences* (2004), S. 5–28

Strahl u. Allis 2000

STRAHL, Brian D. ; ALLIS, C. D.: The language of covalent histone modifications. In: *Nature* 403 (2000), Nr. 6765, S. 41–45

Sutton 1903

SUTTON, Walter S.: The chromosomes in heredity. In: *The Biological Bulletin* 4 (1903), Nr. 5, S. 231–250

Tabery 2007

TABERY, James: Biometric and developmental gene–environment interactions: looking back, moving forward. In: *Development and psychopathology* 19 (2007), Nr. 04, S. 961–976

Tal u. a. 2010

TAL, Omri ; KISDI, Eva ; JABLONKA, Eva: Epigenetic contribution to covariance between relatives. In: *Genetics* 184 (2010), Nr. 4, S. 1037–1050

Tarutani u. a. 2010

TARUTANI, Yoshiaki ; SHIBA, Hiroshi ; IWANO, Megumi ; KAKIZAKI, Tomohiro ; SUZUKI, Go ; WATANABE, Masao ; ISOGAI, Akira ; TAKAYAMA, Seiji: Trans-acting small RNA determines dominance relationships in Brassica self-incompatibility. In: *Nature* 466 (2010), Nr. 7309, S. 983–986

Thompson 1942

THOMPSON, Darcy W.: *On growth and form*. Cambridge : Cambridge University Press, 1942

Tiège u. a. 2014

TIÈGE, Alexis D. ; TANGHE, Koen ; BRAECKMAN, Johan ; PEER, Yves V.: From DNA- to NA-Centrism and the Conditions for Gene-Centrism Revisited. In: *Biology and Philosophy* 29 (2014), Nr. 1, S. 55–69

Treviranus 1802

TREVIRANUS, Gottfried R.: *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte*. Bd. 1. Göttingen : Röwer, 1802

True u. a. 2004

TRUE, Heather L. ; BERLIN, Ilana ; LINDQUIST, Susan L.: Epigenetic regulation of translation reveals hidden genetic variation to produce complex traits. In: *Nature* 431 (2004), Nr. 7005, S. 184–187

True u. Lindquist 2000

TRUE, Heather L. ; LINDQUIST, Susan L.: A yeast prion provides a mechanism for genetic variation and phenotypic diversity. In: *Nature* 407 (2000), Nr. 6803, S. 477–483

Turner 2002

TURNER, Bryan M.: Cellular memory and the histone code. In: *Cell* 111 (2002), Nr. 3, S. 285–291

Unger 1852

UNGER, Franz ; AKADEMIE, Kaiserliche (Hrsg.): *Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt*. Wien : Braumüller, 1852

Unger 1860

UNGER, Franz: *Die physiologische Bedeutung der Pflanzencultur*. Wien : Braumüller, 1860

Vetsigian u. a. 2006

VETSIGIAN, Kalin ; WOESE, Carl ; GOLDENFELD, Nigel: Collective evolution and the genetic code. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (2006), Nr. 28, S. 10696–10701

Waddington 1939

WADDINGTON, Conrad H.: *An introduction to modern genetics*. New York : Macmillan, 1939

Literaturverzeichnis

Waddington 1941

WADDINGTON, Conrad H.: Evolution of developmental systems. In: *Nature* 147 (1941), S. 108–110

Waddington 1957

WADDINGTON, Conrad H.: *The strategy of the genes*. London : George Allen & Unwin, 1957

Waddington 1961

WADDINGTON, Conrad H.: *The nature of life*. London : Allen & Unwin, 1961

Waterland u. a. 2010

WATERLAND, Robert A. ; KELLERMAYER, Richard ; LARITSKY, Eleonora ; RAYCO-SOLON, Pura ; HARRIS, R A. ; TRAVISANO, Michael ; ZHANG, Wenjuan ; TORSKAYA, Maria S. ; ZHANG, Jiexin ; SHEN, Lanlan u. a.: Season of conception in rural gambia affects DNA methylation at putative human metastable epialleles. In: *PLoS genetics* 6 (2010), Nr. 12

Weismann 1902a

WEISMANN, August: *Vorträge über Deszendenztheorie*. Bd. 1. G. Fischer, 1902

Weismann 1902b

WEISMANN, August: *Vorträge über Deszendenztheorie*. Bd. 2. G. Fischer, 1902

Wetzels 1973

WETZELS, Walter D.: *Johann Wilhelm Ritter: Physik im Wirkungsfeld der deutschen Romantik*. Berlin : Walter de Gruyter, 1973

Whitehead 1978

WHITEHEAD, Alfred N. ; GRIFFIN, David R. (Hrsg.) ; SHERBURNE, Donald W. (Hrsg.): *Process and reality*. New York : Free Press, 1978

Wichura 1865

WICHURA, Max E.: *Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich: erläutert an den Bastarden der Weiden*. Breslau : Morgenstern, 1865

Winther 2001

WINTHER, Rasmus G.: August Weismann on germ-plasm variation. In: *Journal of the History of Biology* 34 (2001), Nr. 3, S. 517–555

Wolff 1764

WOLFF, Caspar F.: *Theorie von der Generation*. Berlin : Birnstiel, 1764

Wray 2007

WRAY, Gregory A.: The evolutionary significance of cis-regulatory mutations. In: *Nature Reviews Genetics* 8 (2007), Nr. 3, S. 206–216

Wright 1931

WRIGHT, Sewall: Evolution in Mendelian populations. In: *Genetics* 16 (1931), Nr. 2, S. 97

Wright 1932

WRIGHT, Sewall: The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. In: *Proceedings of the international congress of genetics*, 1932

Wright 1934

WRIGHT, Sewall: Physiological and evolutionary theories of dominance. In: *American Naturalist* (1934), S. 24–53

Wynn 2006

WYNN, James I.: *Life's rich pattern: the role of statistics and probability in nineteenth century argumentation for theories of evolution, variation and heredity*, Graduate School of the University of Maryland, Diss., 2006

Zuk u. a. 2012

ZUK, Or ; HECHTER, Eliana ; SUNYAEV, Shamil R. ; LANDER, Eric S.: The mystery of missing heritability: Genetic interactions create phantom heritability. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (2012), Nr. 4, S. 1193–1198