

Grundfragen der Biologie

Prof. em. Dr. Dr. h. c. mult. G. TEMBROCK

Humboldt-Universität zu Berlin

WS 1999/2000

Vorlesungsmitschrift

© Till Biskup

1999

Inhaltsverzeichnis

1	Biologie als Wissenschaft vom Leben	1
1.1	Wissenschaft	1
1.2	Biosphäre — Organismen	3
1.3	Was ist Leben?	3
1.4	Zusammenfassendes Statement	3
2	Evolution: Grundfragen der Entwicklung (Hologenese)	6
2.1	Einführung und Definition	6
2.2	Entwicklung	8
2.3	Statement	9
3	Komplexität in Raum und Zeit	12
3.1	Einführung	12
3.2	Statement	15
3.3	Was ist Komplexität, was ist Ordnung?	18
4	Das Prinzip Sexualität	20
4.1	Herausbildung der Sexualität	20
4.2	Warum Sexualität?	21
4.2.1	Gen-Umwelt-Hypothese	22
4.2.2	Konkurrenz-Hypothese	22
4.2.3	Repair-Hypothese	23
4.2.4	Genetische Konsequenzen bei unterschiedlichen Reproduktionsformen	23
Statement	25
4.2.5	Fisher-Muller-Hypothese	26
5	Organismus und Umwelt: Anpassung (Adaptation)	28
5.1	ERNST MAYR 1982	28
5.1.1	Prämissen Darwins	28
5.1.2	Probleme mit der ersten Prämisse	28
5.1.3	Frage nach der Quelle der Variabilität	29
5.2	PETERS & PETERS 1997	29
5.3	Gaia-Hypothese	30
5.4	Statement	32
5.4.1	DOBZHANSKY (1970)	32
5.4.2	Betrachtung der Adaptation in Gesamtspektren	33
6	Information und Verhalten	36
6.1	Informationsbegriff	36
Statement	37
7	Werte, Ethik und Moral	38
8	Natur und Gesellschaft	43

Literatur-Empfehlungen

- Campbell, N. A.** (1998): Biologie
- Capra, F.** (1996): Lebensnetz
- Chagraff, E.** (1993): Über das Lebendige
- Gierer, A.** (1991): Die gedachte Natur
- Kauffman, S. A.** (1993): The Origin of Order
- Majerus, M., W. Amos, G. Hurst** (1996): Evolution
- Margulis, L, D. Sagan** (1997): Leben. Vom Ursprung zur Vielfalt
- Mayr, E.** (1988): Eine neue Philosophie der Biologie
- Mayr, E.** (1998): Das ist Biologie... Die Wissenschaft vom Leben
- Maynard Smith, J., E. Szathmáry** (1995): Evolution
- Murphy, M. P., L. A. J. O'Neill** (Hrsg.): Was ist Leben?
- Ridley, M.** (1997): Evolution
- Wieser, W.** (1998): Die Erfindung der Individualität

Kapitel 1

Biologie als Wissenschaft vom Leben

Schrödinger, E. (1943): Was ist Leben?

1.1 Wissenschaft

Abb. 1 *Humanwissenschaften-Naturwissenschaften*

- idiographische Wissenschaften
 - Geisteswissenschaften
- momothetische Wissenschaften
 - Naturwissenschaften
- Problem der gegenwärtigen universitären Wissensvermittlung
 - Zweiteilung der Wissenschaften
 - Aufgabe in Zukunft Strukturierung des Wissens
- Humanwissenschaften
 - keine Trennung zwischen Natur- und Geisteswissenschaften
 - umfassende Definition
 - ganzheitlicher Mensch
- Brückenschlag zwischen Naturwissenschaften und Geisteswissenschaften
 - KÜPPERS: Strukturwissenschaften
 - * unabhängig von Geistes- und Naturwissenschaften
 - * Bsp.: Mathematik, Technische Wissenschaften
 - * stellen integrale Fragen

Strukturwissenschaften

- drei Dimensionen
 1. strukturelle Dimension (Chaos — Ordnung)
 2. informationelle Dimension (Negentropie)
 3. selektierende Dimension (Fluktuationen)
- drei Kompetenzen in den Naturwissenschaften
 1. ästhetische Kompetenz (Aïstheton)
 - nur Ausstattung
 2. rationale Kompetenz (Noëton)
 - Ursachen der Strukturen

3. ethische Kompetenz (Ethiton)

• Begriffe der Romantiker

1. das Schöne
2. das Wahre
3. das Gute

Strukturwissenschaften		
STRUKTURELLE DIMENSION	ästhetische Kompetenz (Aistheton)	<i>das Schöne</i>
INFORMATIONELLE DIMENSION	rationale Kompetenz (Noëton)	<i>das Wahre</i>
SELEKTIERENDE DIMENSION	ethische Kompetenz (Ethiton)	<i>das Gute</i>

Ansatz der Wissenschaft

Abb. 2 "Interferenz-System" (n. v.)

Abb. 3 *Wege der Information*

- Problem:
 - große Erkenntnisgewinne auf einer Ebene, die für uns als Mensch *nicht* existenziell sind
 - * Bsp.: Atomphysik, Zellbiologie, ...
 - führt zu Verlust an Aistheton und Ethiton
- Realdefinitionen
 - durch direkte Wahrnehmung gegeben
- Nominaldefinitionen
 - aufgrund von Hypothesen, Abstraktionen
- Wissenschaft ist nur rational definierbar
 - Verlust der Ästhetik und Ethik

Abb. 4 *Erde=Geoid*

- (hypothetischer) Realismus
 - Was wir erkennen, ist real.
- Nuomenon
 - "das Ding an sich"
 - nicht erkennbar
 - nur durch die Phänomene zugänglich

Abb. 5 *Archai (Aition)*

1.2 Biosphäre — Organismen

- Verstand
 - rationale Ebene
- Vernunft
 - Anwendung aller drei Ebenen (Ästhetik, Rationalität, Ethik)

Abb. 6 *Noosphäre*

Abb. 7 *evolut. Entwicklung: Photosynthese — Homo*

- Eine autonome Entwicklung der Biosphäre ist nur im Zusammenhang mit der Geosphäre möglich.

Abb. 8 *Stoffwechselprozesse*

Abb. 9 *Selbstorganisation*

- Grundlage für die Beantwortung der Frage “Was ist Leben?":
 - evolutionärer Kontext

Capra (1996): *Lebensnetz*

- Autopoiese: Systeme, die sich selbst gestalten

Abb. 10 *Wichtigste große Organismengruppen*

- Das *gesamte Spektrum* der Lebewesen muß zur Klärung der Frage “Was ist Leben” beachtet werden

1.3 Was ist Leben?

- Leben setzt Selbstorganisation voraus
- Voraussetzungen:
 - Energiezufuhr
 - Informationsaustausch
- organismische Evolution ist die Anreicherung von Information
- Der Informationsaustausch sichert
 - Ordnung aus Unordnung und
 - Ordnung aus Ordnung
 - **Höherentwicklung**
- Leben ist an individualisierte Einheiten gebunden, die durch Reproduktion die Kontinuität und Veränderung in der Zeit sichern

Abb. 11 *Organismus und Umwelt in Raum und Zeit*

“Leben ist Problemlösen”

KARL POPPER

1.4 Zusammenfassendes Statement

- Kurzfassung des Themas: grundlegendes Schema des Erkenntnisgewinns
- Leben ist an ständige Fluktuationen gebunden
 1. Formwechsel
 2. Stoffwechsel
 3. Informationswechsel (früher: Irritabilität)

25.10.99

Mohr: “Allsätze”

1. Alle Lebewesen weisen kontinuierliche Entwicklungsprozesse auf.
 - Entwicklung:
 - *eigengesetzliche* Veränderung in der Zeit (→ *Autonomie!*)
 - zwei grundsätzliche Kategorien von Veränderungen:
 - Wachstum
 - Differenzierung
 - Wachstum: vollzieht sich über den gesamten Lebensablauf

2. Alle Lebewesen befinden sich fernab vom thermodynamischen Gleichgewicht. Wird dieses Prinzip ausgeschaltet, ist der Organismus tot.
 - Dissipation (stark vereinfachte Definition):
 - (a) an irreversible Prozesse gebunden
 - (b) Ordnung Ergebnis dissipativer Prozesse; aber gleichzeitig Entstehung von Entropie.
 - Energie — Exergie
 - Begriff der Exergie viel diskutiert, nicht unumstritten

3. Alle belebten Systeme sind hochgradig strukturiert/organisiert.
 - Dynamik der Zunahme
 - wichtiger Mechanismus: Symbiose, Zusammenschluß von Einheiten

4. Alle Lebewesen weisen komplizierte Regelungs- und Rückkopplungsmechanismen auf und können ein Fließgleichgewicht aufrechterhalten. Prinzip der Regulation.
 - Äquifinalität
 - Konsequenz für die Physiologie:
 - klassisch Postulierung einer Homöostase
 - heute vielfach ersetzt durch ‘Homöostase’ (Fließgleichgewicht)

5. Alle Organismen sind durch Weitergabe ihrer genetischen Information gekennzeichnet. Prinzip der Vererbung.
 - aktueller Background
 - weitere Vertiefung

6. Alle Lebewesen weisen biochemische Vorgänge auf, die durch biochemische Katalysatoren katalysiert werden.

1980er

Ernst Meier: “Lebensvorgänge beruhen auf einer Programmierung”

- Lebensvorgänge beruhen auf Selbstinstruktion
 - Autopoiesis
- “Programmierung” als Begriff aus der Informatik problematisch
 - Gefahr der einseitigen, falschen Interpretation
 - Einengung des Denkens

Monod (1971): Drei Grundeigenschaften des Lebens**1. Teleonomie¹**

- Alle Lebewesen sind mit einem "Plan"² ausgestattete Lebewesen.

2. autonome Morphogenese

- Alle lebenden Systeme antworten sich spontan und konstruieren sich selbst: *Autopoiesis s. str.*

3. invariante Reproduktion

- Alle Lebewesen sind in der Lage, ihre eingene Information zu reproduzieren und auf die Nachkommen zu übertragen.

Lösung des Generationenproblems bei Insekten

- Larvenstadien besetzten komplett andere ökologische Nische als Adultformen (besonders bei Insekten mit Puppenstadien)

Anmerkungen zur Evolution

- Tendenz der Evolution: **Raum-Zeit-Beherrschung**
- Selektion alleine nicht ausreichend zur Erklärung der Vielfalt der Organismen
→ Spielräume innerhalb der Organismen

Zusammenfassung: Manfred Eigen: Was ist Leben?**1. Selbstreproduktion**

- Ohne sie ginge die Information nach jeder Generation verloren.

2. Mutagenese

- Ohne sie wäre die Information nicht abwandelbar (→ keine Entwicklung).

3. Metabolismus

- Ohne ihn wäre das System im Gleichgewicht: Keine Veränderungen, Tod des Organismus
- Selektion
 - keine zusätzliche äußere Komponente
 - Erzeugung von Information

“Information ist nur, was sich verstehen und erklären läßt”

“Erst mit den Nukleinsäuren lernten die Organismen lesen.”

MANFRED EIGEN

¹Der Begriff selbst ist ca. 1959 entstanden. Zusammenhang: In den Lebewesen werden bestimmte Vorgaben gesetzt und so Zwischenziele angepeilt.

²aber: *Autopoiesis*

Kapitel 2

Evolution: Grundfragen der Entwicklung (Hologenese)

01.11.1999

2.1 Einführung und Definition

- JANTSCH
 - Voraussetzung der Evolution: Gesetze des Kosmos
- “Selbstorganisation”
 - *Autopoiesis* (CAPRA)
 - “sich selbst machen”
- CARL ERNST V. BAER (1792–1876)
 - Lebenserscheinungen als Phänomene des sich selbst machens
 - Organismus “Selbstbildner”
- OSTWALD (1915)
 - “Selbstregulierung”
 - * autonome Organisation der physikochemischen Eigenschaften durch die Lebewesen
- GERD BINNIG (1992)
 - universelles Konzept der Evolution
 - * “fraktale Evolution”
 - vier große Stufen der universellen Entwicklung
 1. **Raum**
 2. **Materie**
 3. **Leben**
 4. **Intelligenz**
 - umfaßt ganze Kosmogonie
 - über duales Grundprinzip erklärbar
 - * SYNTHESE
 - Variation (Leben: Mutation)
 - * ANALYSE
 - Auslese/Bewertung (Leben: Selektion)
 - jede Stufe setzt die vorherige voraus
 - * Bsp: Materie ohne Raum nicht denkbar
 - Materie
 - Welle–Teilchen–Dualismus

- * Synthese: Zusammensetzung
- * Zerfall: radioaktiver Zerfall

Selektion Ein Teil der vorher gebildeten Varianten verschwindet wieder

- **Leben**
 1. **Mutation**
 - Quelle der Variabilität
 - kann modifiziert werden
 - * Rückkoppelungen
 - * interner Prozeß bei der Variation
 - **innere Selektion**
 - Beeinflussung eines vorhandenen Phänotyps
 2. **Selektion**
 - klassische Darwinsche Definition
- **Intelligenz**
 - **Synthese**
 - * Mutieren von Gedanken
 - **Analyse**
 - * Selektion
 - * Bewertung der Gedanken

Binnig

- Evolution hat zu Naturkonstanten geführt
 - Beispiele
 - * PLANCKSche Konstante h
 - * HEISENBERGSche Unschärferelation
 - vollzieht sich im Mikrobereich
- auf der biologischen Ebene Fortsetzung des Prinzips der Konstanten
 - Beispiele
 - * Lebensdauer
 - * sieben Halswirbel der Wirbeltiere (seit 300 Mio. Jahren)
- Dualismus Materie — Geist
 - Fortsetzung des Welle–Teilchen–Dualismus (TEMBROCK)
 - Gedanke, nicht beweisbar
 - * aber: mit Folgen für den Umgang mit Fakten etc.

Evolutionsstrategien	BINNIG	H. MOHR	
Speicherstrategie	Synthese	Verfügungswissen	duales Prinzip
Leistungsstrategie	Analyse	Orientierungswissen	

GERD BINNIG: Leben	
Begriffspaar	Auf- und Abbau von
Reproduktion — Tod	Zahlen (Quantität)
Mutation — Auslese	Vielfalt (Qualität)
gezielt — ziellos	lokaler Variationsintensität
Attraktion — Isolation	Nähe (Wechselwirkungsintensität) (Anziehung und Abstoßung)

Abb. 11 Ethiton, Noëton, Aistheton

- SEBEOK
 - Noëton, Aistheton
 - TEMBROCK
 - Ethiton
 - wichtigster Punkt:
 - Vorgehen der Wissenschaft
- *integrativ*
- * Bildungsauftrag, der alle drei Kompetenzen beinhaltet

Abb. 7 Selbstorganisation

- M. EIGEN: Hyperzyklus
- Autopoiese als biologischer Spezialfall der Selbstorganisation

Abb. 12 physikalische Emergenzstufe**Abb. 15** W. WIESER (1998)**Abb. 16** Zusammenschluß replikationsfähiger und katalytischer Moleküle**Abb. 17** Leistungs–Strategie

- Beibehaltung der Konstanten
- *Speicherstrategie*
 - autonom
 - innerer Vorgang
- *Leistungsstrategie*
 - äußere Selektion

Abb. 18 Selektionsmechanismen

- HAYEK
 1. ratiogenetisches Potential
 2. tradigenetisches Potential
 3. biogenetisches Potential

2.2 Entwicklung

- drei Ebenen
 1. **Aktualgenese**
 - *proximate level*
 2. **Ontogenese**
 - *intermediate level*¹
 3. **Phylognese**
 - *ultimate level*
- Leben nur existent in Form von Individuen
- Aktualgenese
 - fehlt in den meisten Lehrbüchern/Darstellungen
 - wenn zyklisch, dann in Spiralen
- ultimale level

¹TEMBROCK, auch: *mixed level*

- geht heute oft verloren
- Verlust der Basis/des Zusammenhangs

- **Evolution — Entwicklung**

- synonym zu gebrauchen
- Evolution
 - * setzt Kosmogonie voraus
- Entwicklung
 - * rein biologisch

Gedanke, Denkanstoß

- Prokaryota–Evolution ca. 3 Mrd. Jahre
- Eukaryota–Evolution erst seit 600–800 Mio. Jahren
- Entfaltung des rationalen Potentials in den letzten 20 000 Jahren
- WARUM so lange prokaryotische Evolution?
- **“Antwort”**: Speicherstrategie

2.3 Statement

08.11.1999

Abb. Zivilisation, Legislative, Exekutive; ratiogenetisches Potential

- ÖSER
 - **Evolution**
 - * Entstehung höherer Einheiten aus bestehenden Einheiten
 - Information
 - Kooperation
- W. WIESER
 - Evolution der Individualität
 - * Hyperzyklus
 - * “Urzellen” → prokaryote Zellen
 - wahrscheinlich Übergang RNA– → DNA–Welt
 - einfachste Form der Reparatur
 - * Teilung
 - * schon bei Prokaryoten

Arbeitsteilung		
Eukaryota	Zellorganellen	Zunahme der Komplexität
Mehrzeller	Gewebe, Organe	
Sozietäten	Organismen	

Abb. 2.1 Lebewesen: Bindung, Entwicklung, Evolution

- **Symbiose**
 - Sonderform der Bindung
 - entscheidend bei der Entwicklung der Eucyte
 - Zeit:

**Lebewesen
(Biosphäre)**



Abbildung 2.1: TEMBROCK, 05.11.1999

- 3 Mrd. Jahre Prokaryoten
- 600–800 Mio. Jahre Eukaryoten
- * Informationspool unterschiedlich

• **Sexualität**

- Entstehung
 - * durch Phagocytose kleiner Zellen durch haploide Zellen
→ diploide Zelle
 - Voraussetzung: genetisches Material kompatibel
- Repair-System ab hier Fortpflanzung
→ **Sterblichkeit, Tod**

• **Bindung**

- setzt sich evtl. in der Globalisierung (z. Zt. besonders auf ökonomischer Ebene) fort

Entwicklung

- gehört existentiell zur zunehmenden Komplexität
- “Formenwechsel bedeutet immer auch Reparatur”
- drei Grundbegriffe des Lebens:
 - **Stoffwechsel**
 - **Informationswechsel**
 - **Formwechsel**

Entwicklung (kohärentes Denkgebäude)	
Wachstum <i>quantitativ</i>	LEBEN
Differenzierung <i>qualitativ</i>	+
Reparatur	EVOLUTION

Evolution

- **Individuationsebenen/-stufen**
 - verändern sich im Verlauf der Evolutionsstufen
 - durch Bindung und Entwicklung
- **Individuation**
 - Höhe der Organisation
- zwingender Zusammenhang zwischen Leben und Evolution
- **Bindung**
 - neutraler Begriff für die die jeweiligen Evolutionsstufen charakterisierenden Prämissen

Abb. Aktualgenese — Ontogenese — Phylogenese (FUCHS)

Abb. 22 Hologenese (K. LORENZ)

- Hologenese
 - Gesamtheit von Aktual-, Onto- und Phylogenese
- Phylogenese
 - Kombination (nicht Summe) mehrerer Ontogenesen

Abb. Organismus; kognitive Potenz

- vier Fitneß-Ebenen
- Kriterien 1 bis 4 Charakteristika der offenen Systeme

Abb. Competition (Konkurrenz); *Scramble*, *Contest*, *Bourgeois*

- indirekte Ausbeutungskonkurrenz
 - der Cleverere hat bessere Chancen
- direkte Ausbeutungskonkurrenz
 - der Stärkere ist im Vorteil
- *Bourgeois*
 - TEMBROCK (Kontext, nicht Begriff)
 - Tier 1 und 2 haben Reviere

Kapitel 3

Organisationsebenen der Biosysteme: Komplexität in Raum und Zeit

15.11.1999

3.1 Einführung

- Thema der Komplexität in den Kapiteln 1 und 2 schon enthalten

Abb. Komplexitätsstufen

- verschiedene Evolutionsstufen rezent

Abb. 23 Variation der maximalen effektiven Komplexität mit dem AIC (GELL-MANN)

- AIC — *Algorithmic Information Content*
- Grundfrage
 1. biologischer Sachverhalt
 2. ?...?
 - Komplexität, Höherentwicklung, fortschreitende Entwicklung
- **Komplexität**
 - wertfrei, reine Beschreibung
 - für komplexere Strukturen mehr Algorithmen zur Beschreibung notwendig
 - Komplexität hängt mit der Länge der Beschreibung zusammen
 - Voraussetzung einer Definition
 - * Kontextspezifik
 - * Grobkörnigkeit
 - Fehlen von Details
 - Begriff aus der Physik
 - effektive Komplexität
 - * unterliegt externer Selektion
 - interne Komplexität
 - * unterliegt interner Selektion
- GELL-MANN
 - **Einfachheit**
 - * *simplicity*
 - * “einmal gefaltet”
 - **Komplexität**
 - * “ge-/verflochten”

- Dualismen
 - vgl. Tabelle
 - Quantität
 - * drückt sich aus in Chaos–Theorie/fraktaler Geometrie
 - * betrifft Struktur

Quantität	Wachstum
↕	↕
Qualität	Differenzierung

dynamische Systemtheorie

- Merkmale
 - Fließgleichgewicht
 - self–assembly
 - nichtlineare Phänomene
- **Punktattraktion**
 - *Stasis–Phasen*
 - zum Teil durch große Sprünge abgelöst
- **periodische Attraktion**
 - schafft neue Bedingungen für die Komplexität
 - periodische Prozesse nehmen mit steigender Komplexität zu
 - RAUMZEITLICHE KOMPLEXITÄT
- **seltsame Attraktoren**
 - zweidimensional
 - * komplexe Muster
 - dreidimensional
 - * LORENTZ–Attraktoren
 - Gabelungspunkte
 - Katastrophen

Biosysteme

- Fähigkeit der Selbstbeschreibung
 - DNA
 - typisch für Biosysteme
 - * nicht in abiotischen Systemen

Abb. 24 Komplexität

- Bedingungen charakterisieren zwei Eckpunkte
- maximale Komplexität im Mittelfeld der Bedingungen

Abb. 27 Polarität, Komplementarität

Abb. 3.1 Individuationsstufen

Abb. 25 Orientierung via Formwechsel, Stoffwechsel, Informationswechsel

- multizellulär → multiorganismisch
- konjunkt
 - Bsp.: Korallen
- disjunkt
 - Bsp.: Ameisenstaat

Abb. 26 neue Interaktionsmuster durch Zusammenschluß

Abb. 28 Komplexitätsstufen

- Selbstähnlichkeit
 - immer wieder ähnliche Strukturen (in der Evolution, ...)
- Biosphäre “so etwas wie ein Superorganismus”
 - wiederholt sich ähnlich in der Noosphäre
- Noosphäre aus Biosphäre herausentwickelt

Abb. 33 aus Sicht der Soziologie

- wenn globale Noosphäre, Verlust der Außenwelt
 - angeheizte Diskussion über Leben im Weltall (z. B. SETI)

Abb. CHRIS LANGRONS Auffassung der Emergenz in komplexen Systemen

- Diskussion der Komplexität in der Humanevolution
 - LUMANN (1992)
- Definition der Emergenz heute: Element und Relation
- heteroarche Struktur
 - kein Entscheidungscentralismus
- hierarchische Struktur
 - Entscheidungscentralismus
- NAUMOV
 - Ökosystem “Orchester ohne Dirigent”
 - nach LUMANN heteroarche Struktur
- Primaten
 - typische hierarchische Strukturen

Doppelproblem der Komplexität (Lumann)

- **System — Umwelt**
- Voraussetzung für die Selektionstheorie
 - binnenhierarchische Organisation der Evolutionsstufen
- Systemhierarchie
 - Frage nach der Autonomie der Untersysteme (z. B. Zellen)
 - * haben auch Umwelt
- Dualismus wichtig beim Standpunkt der Betrachtung
 - durch Herausnahme eines Untersystems veränderte Betrachtungsweise
- gesamte Umwelt geht in das Individuum ein
 - alle anderen Systemstufen

Abb. Zelle (Blastogenese)



Abbildung 3.1: Individuationsstufen (TEMBROCK)

- ausschließlich einfaches Feedback (quantitativ)

Abb. 24 Synaptogenese

- Beispiel der Komplexität bei der Differenzierung

Abb. 35 Entwicklung der Motorik**Abb. 37** Wachstumsallometrie

- Wachstum von Körperteilen im Verhältnis zum Wachstum des Gesamtkörpers
- nichtlinear

ontogenetische Entwicklung	
reifende Struktur	QUANTITÄT DOMINIERT gegenüber Qualität
reife Struktur	QUALITÄT DOMINIERT gegenüber Quantität

- Ökosysteme
 - Diversitätsmaß
- MARKOFF-Ketten
 - Beeinflussung der aktuellen durch vergangene Prozesse
- Steuer- und Regelsystem nach DÖRNER
- **ausstehend**: Verständnis der Zunahme der Komplexität

Abb. akustische Signale eines Großtümmlers**3.2 Statement**

- **THEMA: Komplexität im Kontext der biologischen Evolution**
 - von Anfang an Einschränkung

- Komplexität prinzipiell auch auf abiotischer Ebene thematisierbar
- Zusammenfassung: Kriterien zunehmender Komplexität
 1. Größenzunahme
 - irreversibel (DOLLOW?)
 - Zeitpfeil
 - Zunahme der Komplexität nicht rückgängig zu machen
 - “Wachstum führt immer wieder zu Differenzierung”
 2. partielle Komplexität
 - Größenzunahme führt zur zunehmenden Differenzierung der Größe der Organe
 3. mit der Größe wachsende Raum- und Zeitansprüche
 - (a) Raumansprüche
 - Einteilung
 - * 1. Ordnung: Körpergröße
 - * 2. Ordnung: Verhaltens- und Bewegungsfähigkeit
 - * 3. Ordnung: über soziale Strukturen
 - Territoriumsgröße mit Körpergröße korreliert
 - insbesondere durch Messung bei Reptilien experimentell belegt
 - (b) Zeitansprüche
 - Lebenserwartung i. allg. mit Körpergröße korreliert
 - * wie immer Ausnahmen
 - FAUSTREGEL:
 - * positive Korrelation zwischen Körpergröße und Raum- und Zeitansprüchen
 4. ?...?
 5. obere Grenze der Komplexität in der Evolution
 - zu hohe Komplexität führt zu Labilität und damit zum Zusammenbruch ganzer Evolutionslinien
 - Bsp.: Saurier
 6. Zellvermehrung korreliert positiv mit der Differenzierung
 7. Entfaltung der Intelligenz schuf vollkommen neue Stufe der Komplexität
 - Noosphäre
 8. Steigerung der Komplexität in Lebensgemeinschaften
 - Maß: Diversität (Anzahl der Elemente und ihre Häufigkeitsverteilung)
 9. Erhöhung der Artendiversität
 10. Komplexitätsebenen

Abb. 36 Das Werden der Zeit, das Werden in der Zeit

- das Werden in der Zeit
 - Zeitpfeil, gerichtet

Abb. 39 Zeitbeherrschung: Kontakt-Zeit, Nah-Zeit, Distanz-Zeit

- Begrifflichkeiten ursprünglich aus der Raumbeherrschung
 - vgl. Abb. 38
- Kontakt-Zeit: aktueller Zeitpunkt, das “Hier und Jetzt”
- Nah-Zeit: Vorgang über kurze Zeit
 - Bsp.: Aktualgenese, Vorlesungsstunde

Abb. 38 Raumbeherrschung: Kontakt-Raum, Nah-Raum, Distanz-Raum

Abb. 30 Some relationships between environment...

Abb. 31 Schematische Darstellung des Zusammenwirkens dreier endogener Rhythmen...

Abb. Populationsschwankungen eines Modells für 4 Werte des Parameters r (1.8, 2.3, 2.5, 3.0)

Abb. Elementare Zeiterlebnisse

- Gegenwartspunkt: Dauer von 3 Sekunden
- Bsp.: Ungleichzeitigkeit der Wahrnehmung von Licht und Schall

Schneider & Kay (1997)

- Organismen unterliegen einer emergenten Komplexität
- Organismen müssen innerhalb eines übergeordneten Systems funktionieren und agieren
- HYPOTHESE:
 - **Gene Protokoll erfolgreicher Selbstorganisation**
 - phylogenetische Anpassung
 - Selbstorganisation innerhalb der Möglichkeiten
 - nicht die Gene Entwicklungsmechanismus, sondern die Selbstorganisation
 - biologische Vielfalt Funktionsdatenbank
 - äußere Selektion nicht alleinige Quelle für Vielfalt

Roger Lewin (1996)

- Emergenzprinzip verträgt sich nicht mit vielen biologischen Theorien/Hypothesen
 - u. a. Darwins Evolutionshypothese auf der alleinigen Basis der Selektion als maßgeblichem Faktor
- Emergenz kann zur Neuformulierung der Darwinschen Theorie führen

S. A. Kauffman

- Suche nach tieferer Theorie über das Leben über alle Organisationsstufen hinweg

Goodwin

- Erforschung der Embryonalentwicklung
- Embryonalentwicklung
 - in engen Grenzen
 - *constrains*-Gesetze
 - “Raum morphologischer Möglichkeiten nur dünn mit Attraktoren besetzt”
 - starker Unterschied zur klassischen Darwinschen Theorie
 - Darwin: durch Selektion prinzipiell jede Merkmalskombination potentiell möglich

S. A. Kauffman

- frühe Embryonalentwicklung “zerklüftete Fitneßlandschaft”
- überraschende Kristallisation von Ordnung
 - Selektion kann auf diese Ordnung wirken
- Chaosrand als Entstehungsort größter Gehirne
 - kleinste Änderungen destabilisieren das System
 - erfordern Kreativität in der Auseinandersetzung mit der neuen Situation
 - führen zur Entwicklung neuen Verhaltens etc.
- “Höherentwicklung” (DARWIN, HAECKEL)
 - Ansatzpunkt der neuen Theorien (Chaostheorie, ..., s. u.)

Dias

- Entwicklung des Säugetiergehirns
 - Entwicklungsvorlauf:
 - * Verhalten und Strukturen wesentlich komplexer, als es die Umwelt erforderte
 - Selektion nicht ausreichend zur Erklärung

3.3 Was ist Komplexität, was ist Ordnung?**Manfred Eigen**

- Komponenten in der formativen Dynamik des Organismus
 1. DNA — Nachricht
 2. RNA — Ausführung
 3. Protein — Funktion
 - täuscht Kausalkette vor
- Anweisung über ultimate Fragen (Phylogenese)
 - Prozeß unterliegt Selektion (Auslösung des Prozesses)
 - a) springende Gene
 - b) reverse Transkription
 - c) gelenkte Mutation (*hot spots*)
 - * Häufung von Mutationen in bestimmten Regionen des Genoms
 - * Ursachen immer noch unklar
 - d) Veränderung der RNA
 - * innere Selektion
 - e) Kryptogene (*verborgene Gene*)
 - * werden irgendwann aktiv
- Homöostase
 - Selbsterhaltung
 - fließender Vorgang
 - * Einstellung optimaler Werte
- Prozeß der Selbsterneuerung
- Autonomie
 - Unabhängigkeit von äußeren Faktoren
- Quasistabilität
 - inklusive Reparatur
 - Struktur (Unterschied zu Homöostase)
- eigene Wertsysteme mit Toleranzbereich
- Adaptivität
 - genetische Adaptivität
 - * Abruf (Expression) von Genen
 - epigenetische Adaptivität
 - * Umsetzung (Translation) beeinflussbar
 - * drei Ebenen
 1. aktualgenetisch

- 2. ontogenetisch
- 3. phylogenetisch
- Flexibilität
 - Nachricht → Ausführung → Funktion
- hierarchische Ordnungsstrukturen
 - Muster
 - Komplexitätsebenen
 - “Holonen” (EIGEN)
 - * relativ eigenständige Untereinheiten
 - * wichtiges Element der Strukturen
 - * “Relaisstationen zwischen verschiedenen Funktions- und Komplexitätsebenen”
 - Sicherung der Verknüpfung
 - Weiterleitung ohne Veränderung
- Zeitordnung der Dynamik
 - seit 1987: Zellteilungsgen bekannt
 - * “Zelluhr”
 - * evtl. schon ca. drei Mrd. Jahre alt

Gerd Binnig (1992)

Literatur Gerd Binnig: Aus dem Nichts. Piper 1992

GERD BINNIG: Leben	
Begriffspaar	Auf- und Abbau von
Reproduktion — Tod	Zahlen (Quantität)
Mutation — Auslese	Vielfalt (Qualität)
gezielt — ziellos	lokaler Mutationsintensität innerer Variabilität
Attraktion — Isolation	Nähe (Wechselwirkungsintensität)

In der Evolution gibt es eine autonome Entwicklungen, die sich nicht durch Selektion erklären lassen und die ein wesentliches Merkmal der Organismen sind.

Die Quellen der Variabilität liegen *in* den Organismen.

Kapitel 4

Das Prinzip Sexualität

4.1 Herausbildung der Sexualität

Abb. 40 Evolutionsstufen/Organisationsstufen

- Sexualität erst mit Eukaryoten möglich
 - 3.5 Mrd. Jahre Evolution ohne Sexualität
- Eukaryota
 - Protista immer noch ohne Sexualität
 - * sowohl haploid als auch diploid
 - **Diploidität Voraussetzung für Sexualität**

Abb. 45b “Prinzipielle Mechanismen der Sexualität”

- Syngamie — “Verschmelzung”
 - 2 Homologe → $2n$
 - wichtige Grundlage der Sexualität
- ⇒ Sexualität nicht Vermehrung/Reproduktion, sondern Verschmelzung
 - * ermöglicht einfache Reparatur (→ Diploidität)
 - * ermöglicht Neukombination als Antwort auf Mängel

Abb. 45a Generalisierung der Abb. 45b

Abb. 44 Drei sexuelle Entwicklungszyklen, die sich im Zeitpunkt von Meiose und Befruchtung unterscheiden

- “Thema mit Variationen”
 - Varianten mit der Bedeutung der Sexualität korreliert

Abb. 43 JOHN MAYNARD SMITH (1998): Stadien in der Evolution von Meiose und Syngamie

- entscheidender Anstoß zur Sexualität: diploide Zellen
 - Evolutionsdruck wegen Reparaturfähigkeit, Rekombination
 - Rekombination vor der Gametenbildung
- Fusion
 - diploide Zellen ($2n$)
- **hot spots**: Orte besonders häufiger crossing over–Vorgänge
- Rekombination des Erbgutes geschlechtsspezifisch verteilt
 - ♀ 60% der Eizellen
 - ♂ 30% der Spermien
- ⇒ wesentlich höhere Rekombinationsrate bei ♀
- Stadien in der Entwicklung
 1. Entstehung von $2n$ Zellen

2. Verschmelzung *unterschiedlicher* n Zellen
3. 2–Schritt–Meiose
 - alle drei Stufen real existent
 - erst innerhalb der Eukaryoten 3. Stufe verwirklicht
 - * entscheidend für die Entwicklung mehrzelliger Organismen

Abb. 50 Entwicklung der Sexualität

- Folgen der Entwicklung der Sexualität
 - Sterblichkeit
 - * aber: Verjüngung durch Rekombination
 - Trend zur Zunahme der Komplexität
 - Transduction
 - Plasmide, Episomen
 - Prokaryota
 - Systematisierung sehr schwierig
 - * hohe Genvariabilität durch Gentransfer
 - LENNEsche Systematik eigentlich falsch
 - Meiose
 - an sich neue evolutive Stufe (vgl. Abb. 40)
 - Syngamie
 - klassischer Artbegriff: genetische Kompatibilität der Individuen
 - “Mutator–Aktivität”
 - neue Wege zur Neukombination (“hot spots”)
 - Partnerwahl
 - Kontrolle über die genetische Ausstattung
 - Körper in komplexer Umwelt, kontrolliert seine Gameten
- ⇒ Zusammenhänge in dieser Form in keinem Lehrbuch

Abb. 42 Eine Betrachtungsweise der Wirkung von Rekombination auf die Evolutionsrate

→ Bedeutung der Sexualität

4.2 Warum Sexualität?

Abb. 41 Gründe für die Sexualität

- evolutiver Rahmen
 - Meiose, Rekombination, Gendrift
 - Selektion, Adaptation
- Hypothesen
 - müssen sich nicht ausschließen
 - **Mutations–Eliminations–Hypothese**
 - * setzt bei Selektion und Adaptation an
 - * Mutationen können eliminiert & gefördert werden
- allgemeine Anmerkungen
 1. alle Überlegungen über die Phylogenie der Sexualität müssen von der Population ausgehen
 2. Trend: Einschränkung der Inzucht
 3. Syngamie Schlüsselereignis der Sexualität
 - genetische Differenzierung
 - * breite Neukombination innerhalb der Population

- zwei unterschiedliche Strategien
 - **r-Strategie** (Reproduktions-Strategie)
 - * ♂
 - * “Massenproduktion”
 - * Androgameten
 - * breites Angebot verschiedener Allele
 - **k-Strategie** (Kapazitäts-Strategie)
 - * ♀
 - * Überleben zentraler Punkt
 - * reich ausgebildete Eizelle: Gynogamet
 - reich an Mitochondrien

4.2.1 Gen-Umwelt-Hypothese

- WADDINGTON: Epigenese
 - Umsetzung der genetischen Information in komplexem Körper

4.2.2 Konkurrenz-Hypothese

- provokatorischer Standpunkt
- Diskussion der letzten 10–15 Jahre
- **Fusion** von zentraler Bedeutung
 - Syngamie
 - * ohne Syngamie keine Sexualität
- zwei Arten der Fusion
 1. Fusion im Sinne einer besseren Überlebenschance
 2. feindliche Fusion
 - Acceptor-Zelle (“♀”) frißt (phagozytiert) genetisch kompatibles Material, behält Genom
 - intragenomischer Konflikt
 - Lösung: Neukombination in der Sexualität und Meiose
 - **Grundgedanke:** Wie kam es zur Verschmelzung der Zellen?

Abb. 47 Geschlechtszuweisung

- Gonaden
 - erst innerhalb der Vielzeller
 - * benötigen Keimblätter
 - aber: schon bei den Cnidaria
- Schwämme
 - Bestätigung der Hypothese
- Geschlechtszuweisung
 - gesellschaftlich etc.

Abb. 48 (Sexualität im Umweltkontext)

- knüpft an Abb. 50 an

Abb. 46 Komplexität der Zusammenhänge der Sexualität

- gilt insbesondere für Vögel
- läßt sich generalisieren

- Polyandrie selten

Abb. 49 Sexualdimorphismus

- Hypothese A
 - Wachstum unterschiedlich stark ausgeprägt, aber bei beiden Geschlechtern gleich lange
- Hypothese B
 - Wachstum der ♀ endet früher

Zusammenfassung: Spektrum und Aufwand für die Sexualität

- Sexualität verursacht Kosten
 - ♂
 - * Reviere (Rangkämpfe), intrasexuelle Rivalität
 - hohe Rekombination
 - geringere genetische Verwandtschaft zwischen Eltern und Nachkommen
 - Kosten der Paarung: u. a. Sexualdimorphismus
- fördert Fremdbefruchtung (outcrossing)

4.2.3 Repair-Hypothese

- BERNSTEIN (1979ff.)
1. Nachkommen sind auch jung, unterscheiden sich nicht nur von den Eltern
 - genetische Uhr wird immer wieder neu gestellt
 2. Keimzellen reflektieren nicht das Alter der Eltern
 3. Urzellen haploid
 - periodische Fusionierung
 - Reparatur
 - aus periodischer Entwicklung einer permanenten Fusionierung
 - Herabsetzung der Paarungskosten
- ⇒ Parthenogenese nur, wenn Aufwand geringer als Fremdbefruchtung

August Weismann: “Keimbahn der Mehrzeller”

- Keimlinien der Mehrzeller potentiell unsterblich
 - ständige Verjüngung durch repair

4.2.4 Genetische Konsequenzen bei unterschiedlichen Reproduktionsformen

1. mitotische Parthenogenese
 - ♀ erzeugt Eier über Mitose
 - Nachkommen genetisch identisch, wieder ♀
2. sexuelle Parthenogenese
 - ♀ erzeugt Eier über Meiose
 - eier unbefruchtet entwicklungsfähig
 - durch Endomitose wieder diploid
 - Nachkommen geringfügig von der Mutter verschieden

- entsprechend Heterozygotie¹ bei Elterntier

3. Hermaphroditismus mit Selbstbefruchtung

- meiotisch entstandene Gyno- und Androgameten verschmelzen zur Zygote
- Nachkommen geringfügig unterschiedlich
 - abhängig vom Ausmaß der Heterozygotie

4. sexuelle Fortpflanzung mit Polyembryonie

- 1 Eizelle → mehrere Nachkommen
- Zygote → Mitose → mehrere Nachkommen
- Nachkommen untereinander geklont, von Eltern unterschiedlich

5. sexuelle Inzucht (inbreeding)

- Eltern der Nachkommen eng verwandt
- Nachkommen von Eltern gering verschieden

6. sex. outbreeding

- Heterozygotie bleibt über Generationen erhalten
- keine größere genetische Nähe
- bei Tieren und Pflanzen Rekombination
 - selbst bei Zwittern Unterschiede der Rekombinationsrate zwischen ♂ und ♀ Geweben
- innere Sexualität in besonderem Maße auf genetische Rekombination ausgelegt
 - “wilde Ehe” zwischen Genen
 - große Bedeutung der Meiose als Evolutionsfaktor
- eventuell Selektionsprozesse bei der Entwicklung der Keimzellen
 - signifikant höhere ♂-Rate nach Kriegen
- Rekombination
 1. durch Meiose, besonders bei ♀
 2. durch Verschmelzung und Auswahl der ♂ Keimzellen
- zusätzliche spezielle Selektion bei der Partnerwahl durch zusätzliches Angebot akustischer oder optischer Signale
 - Bsp.: Singvögel
 - * eine von dreißig Ordnungen
 - * 50% aller Vogelarten

Literatur

Gould “Partnerwahl im Tierreich”

Zahari “The Handicap Principle”

¹Vorhandensein verschiedener Allele eines Gens, einer Gengruppe oder eines Chromosomenabschnitts im Erbgut diploider oder polyploider Organismen [herder]

Statement

Entstehung der Sexualität

- kurze Reproduktionsraten
 - ursprünglichste Form der R-Strategie
 - hohe Variabilität durch riesige Individuenzahlen
 - Selektion
 - Interferenz zweier Genome durch Einbau von Viren-DNA/RNA in das Bakteriengenom
 - Parasitismus
 - immer bei Veränderung der Umwelt
- ⇒ **Hypothese:** aus Parasitenbefall Entstehung verschiedener Genom-Typen
- Akzeptor-Antigen-Paare
 - Entwicklung der zweigeschlechtlichen Sexualität
- ♂, ♀ Gameten
 - funktionelle Definition
 - Körper sterblicher Träger der Keimbahn
 - sichert (evolutive) Generationenfolge
 - Voraussetzungen der Erhöhung der genetischen Varianz über Sexualität
 - länger anhaltend konstante Lebensräume
 - auch länger existierende Generationen
 - ein Grund, warum die Entwicklung der Eukaryota erst so spät erfolgte
 - * Wahrscheinlichkeit der Defekte im Genom
 - * Repair-Organismen
 - positive Korrelation zwischen Lebensdauer und crossing over-Rate
 - erhöhte Lebenserwartung → höhere Komplexität

Analyse der Folgen der Sexualität

- Kennzeichen
 - Voraussetzungen: Meiose, Syngamie
 - Segregation, Rekombination
 - Kombination der Gameten
- Rekombination
 1. Aufbrechen von Kombinationen
 2. Transfer neuer Allele
 3. Genfluß durch die ganze Population
 4. Homozygotie
 5. ?...?
- bei sexueller Fortpflanzung
 - größere Diversität
 - große artliche Unterschiede der Diversität

4.2.5 Fisher–Muller–Hypothese

Sexualität beschleunigt die Evolution, da die vorteilhaften Anlagen horizontal neukombiniert werden können.

- Trennung in Kosten und Gewinn der Sexualität

Kosten der Sexualität

1. Mischung von Genotypen (Rekombination)
 - auch Auflösung vorteilhafter Kombinationen
 2. Meiose und Syngamie zeitaufwendig
 - Verlängerung der Reproduktionszeit
 - für Einzeller z. T. elementar
 3. höhere Organismen: Balz und Paarung riskant
 - Rivalität, ...
 - angewiesen auf Bestäuber (Pflanzen)
 4. geringere Populationsdichten
 - Abstimmung der Sexualität auf günstige Umweltbedingungen kaum/nicht möglich
 5. sexuelle ♀ müssen “Verdünnung des Genoms” in Kauf nehmen
 - aber: Beibehaltung der Sexualität Beweis für höhere Resistenz gegenüber asexuellen Arten
 - im Süßwasser häufiger Asexualität als marin
 - stärkerer Wechsel der Umweltfaktoren
- Kosten für das Auffinden eines Partners können Asexualität begünstigen
 - Sexualität in stabilen *und* instabilen Umwelten

Vorteile (Gewinn)

1. Segregation und Rekombination bei der Meiose
 - Frequenz von Genen, die Rekombination bewirken, kann zunehmen
 - Korrelation Lebensdauer — crossing over–Rate
 - Selektion anderer Faktor
 - BERNSTEIN, HOPF, MICHOD (seit 1989)
2. Rekombination
 - unmittelbar von Nutzen
 - Eliminierung schädlicher Mutationen
 - **Mutations–Eliminations–Hypothese** (KONDACHOW, 1988)
3. Segregation bei der Meiose
 - einzelne vorteilhafte Mutationen können homozygot werden
 - **Segregations–Hypothese** (KIRKPATRICK, JENKINS, 1989)
4. Rekombination
 - diversifizierender Effekt
 - besonders bei starker Wechselwirkung zwischen Phänotyp und Umwelt
 - Epigenese
 - **Gen–Umwelt–Hypothese** (BELL, 1987)

- Reproduktion setzt Populationen voraus
- Eltern profitieren von Investition in das Geschlecht, das weniger kostet
 - * Geschlechterverhältnisse: Folgen der Fitneß

5. sexuelle Selektion

- Merkmale begünstigt, die die Rekombination erhöhen
 - auch bei Nachteil für die Fitneß
- **Handicap-Hypothese** (ZAHARI)
- Bsp.: Quaken der Laubfrösche
 - wahrscheinlich höchster Energieaufwand in der Kommunikation
 - riesiges Handicap
 - Aussterben der Art bei zu hohem Aufwand für die Partnerwahl möglich
 - * “Selbstläufer-Evolution bizarrer Ornamente”
 - Bsp.: Selektion der ♂ der Pfauen nach Federlänge
 - hinderlich für Lebensfunktion
- selektive Partnerwahl durch Weibchen
 1. keine Wahl
 2. leichtest erreichbares ♂
 3. Sieger unter Konkurrenten
 4. absoluter Standard (Suchbild)
 5. extremer Phänotyp
 6. Arena-Balz
- GAULIN (1992)
 - viele Geschlechterunterschiede Folgen der adaptiven Selektion
 - geschlechtsspezifische Unterschiede in der Raumorientierung
 - * Gedanke: bedingt durch Polygynie
 - unterschiedliche Mobilität und Raumkontrolle Voraussetzung
 - ♂ können Raumorientierungs-Fragen besser lösen
 - ♀ besser bei verbalen Fragen (→ Muttersprache)
 - bei Säugetieren Kommunikation Mutter-Kind einmalig
 - * sexuelle Evolution durch Polygynie
 - genetische Anlage des Menschen
 - * relativ lange Konstanz der Umwelt
 - Kontrast zu anthropogen geschaffener Umwelt

Kapitel 5

Organismus und Umwelt: Anpassung (Adaptation)

13.12.1999

- vielleicht zentralstes Thema der ganzen Vorlesung
 - schon beim ersten Thema angesprochen
- Adaptation — Selektion — Fitneß
 - Selektion entscheidende Schlüsselhypothese von Darwin
 - Zirkelschluß von Anpassung und Fitneß

5.1 ERNST MAYR 1982

5.1.1 Prämissen Darwins

1. Alle Arten haben ein hohes Fortpflanzungspotential. Bei Überleben und Fortpflanzung ergäbe dies exponentielles Wachstum der Population.
2. Die meisten Populationen sind normalerweise mit Ausnahme saisonaler Schwankungen in ihrer Größe stabil.
3. Die natürlichen Ressourcen sind begrenzt.

Folgerung 1 Produktion von mehr Nachkommen, als die Umwelt tragen kann, führt zu einem Überlebenskampf, so daß in jeder Generation nur ein Bruchteil der Population überlebt.

4. Individuen einer Population variieren in ihren Merkmalen.
5. Der Großteil der Variabilität ist erblich.

Folgerung 2 Überleben im Existenzkampf beruht nicht auf Zufall, sondern hängt auch von den Erbanlagen ab. Die aufgrund dieser Erbanlagen besser angepaßten Individuen haben eine größere Fortpflanzungschance.

Folgerung 3 Ungleiche Überlebens- und Fortpflanzungsfähigkeiten der Individuen führen zu einem graduellen Wandel in einer Population, wobei sich vorteilhafte Merkmale im Laufe der Generationenfolge anhäufen.

Selektion Natürliche Selektion: unterschiedlicher Fortpflanzungserfolg, Produkt: Anpassung an ihre Umwelt

5.1.2 Probleme mit der ersten Prämisse

- Ökologen:
 - r-Strategie
 - * typisch bei kurzfristig variablen Umgebungsbedingungen
 - k-Strategie

- * typisch für konstante Umweltbedingungen über Generationen
- ursprünglich von Ökologen für Ökosysteme abgeleitet

5.1.3 Frage nach der Quelle der Variabilität

- ergibt sich aus den Folgerungen 2 und 3
- komplexes Thema
- Selektions–Hypothese: alle Eigenschaften über Selektion entstanden
 - durch Prämissen und Folgerungen beschrieben
 - möglicher autonomer Anteil unberücksichtigt
- offene Programme — geschlossene Programme
 - offene Programme
 - * hohes Lernvermögen
 - * werden nicht vererbt
 - * können nur tradiert werden
 - geschlossene Programme
 - * genetisch festgehalten

Worauf beruht die Variabilität?

1. Variation entsteht durch zufällige Mechanismen der Mutation und genetischen Rekombination
 - FUTUYMA (1998), Evolutionslehrbuch
2. Durch Epigenese¹ Selbstorganisation bei der Umsetzung der genetischen Variation
 - Reihe von Prozessen der nachgeschalteten Genregulation
 - Weg vom Genotypus zum Phänotypus
 - epigenetische Variabilität
 - 1. reicht nicht aus, um die Vielfalt der Vorgänge zu erklären
 - Bsp.
 - Gene für Komplexaugen der Insecta bewirken in Wirbeltieren die Ausbildung eines Linsenauges
 - wichtig für Systeme, die lernen können
3. Variationen entstehen durch Exaptation [GOULD, VRBA]
 - früher: Präadaptation
 - Bsp.
 - aufrecht laufende Saurier mit Hohlknochen (→ Vögel)
 - Adaptation definierbar als Funktion
 - Exaptation definierbar als Wirkung

5.2 PETERS & PETERS 1997

Organismen sind in der Evolution keine Objekte, sondern weitgehend autonome Subjekte.

Transformation Umwelt beeinflusst **nicht** die Entstehung, sondern das Übrigbleiben von Merkmalen.

¹Begriff ursprünglich von WADDINGTON, in diesem Zusammenhang von TEMBROCK eingeführt

WEINGARTEN 1993

Es muß eine Vorkonstruktion vorhanden sein, die die angebotene Umwelt aufnehmen und Mechanismen zur Anpassung entwickeln kann.

- Bsp.
 - festes Land lange vor Besiedlung durch Lebewesen
 - Besiedlung erst, als Lebewesen mit Mechanismen zur Besiedlung existierten
 - extreme Auffassung
 - keine funktionelle Anatomie
 - vorhandene Gegebenheiten der Organismen zwingen einen entsprechenden Lebensraum auf
 - Bsp.: Giraffen
 - * Handicap–Hypothese: langer Hals
 - **notwendig:** Erklärung der evolutionären Transformation
 - innerer Antrieb?
 - äußerer Antrieb?
 - Wechselspiel zwischen beiden?
- DARWIN entscheidend abhängig von der Frage: **Was ist Leben?**
- Struktureigenschaften

5.3 Gaia–Hypothese

1. MAYR konsequente Selektion
 2. PETERS & PETERS Organismen autonome Subjekte
 3. GAIA–HYPOTHESE Biosphäre als Ganzes Hyperorganismus
- Alle sind durch jene Universalien gekennzeichnet, die das Leben auszeichnen.

TEMBROCK Noosphäre aus biologischer Sicht so etwas wie ein Karzinom

- Noosphäre Beleg für Exaptation
- Entwicklung (wie?) des Menschen **nicht** aus der Umwelt erklärbar
 - Potenzen im Gehirn vorhanden
- durch konsequente Selektions–Theorie **nicht** erklärbar

Abb. 5.1

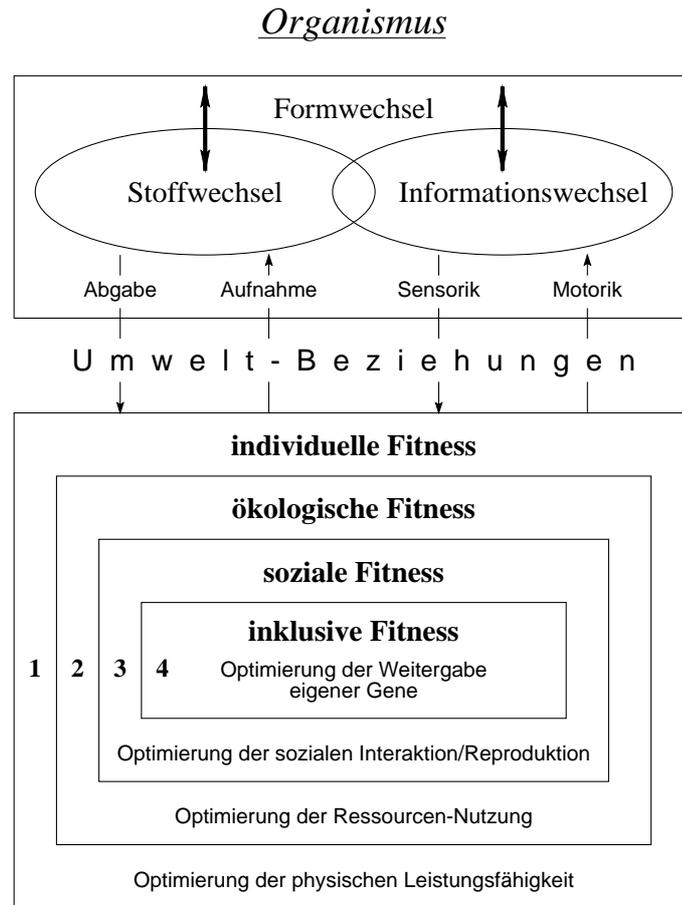
Abb. 18 Selektionsmechanismen

- evolutives Potential liefert überhaupt erst die Grundlage für die Selektionsmechanismen
- Evolution — kosmische Prinzipien: Selbstorganisation
 - evolutives Potential
 - Selektionsmechanismen

Ohne Evolutionsmechanismen ist keine Evolution möglich.

Abb. 5.2 Ökosystem — Populationssystem — Individuum — Fitness

Abb. Fitness: individuelle, soziale, ökologische



zu 3: direkte Fitness = eigene Reproduktion
 indirekte Fitness = Reproduktion indirekter Verwandter
 inklusive Fitness = direkte + indirekte Fitness

Abbildung 5.1: Fitness-Stufen nach REMANE

- stellt alles eine Einheit dar
 - läßt sich präzisieren
- Kontextkreise

Abb. Three kinds of selection

Abb. Lernen

- Beispiel für ontogenetisches Lernen: Gesang der Singvögel

Abb. Sicherheitssystem — Verteidigungssystem

- GILBERT
- konkrete Anregungen, wo Selektion ansetzen kann
- Angepaßtheit finden wir vor, den Prozeß der Anpassung müssen wir rekonstruieren

Abb. Sensorik — innerer Status — Mechanik

- allgemeines Schema von Amöbe bis Mensch
 - Einbeziehung von Pflanzen nicht ohne Änderungen möglich
- äußere Adaptation
 - ???

→ erweiterter Adaptationsbegriff

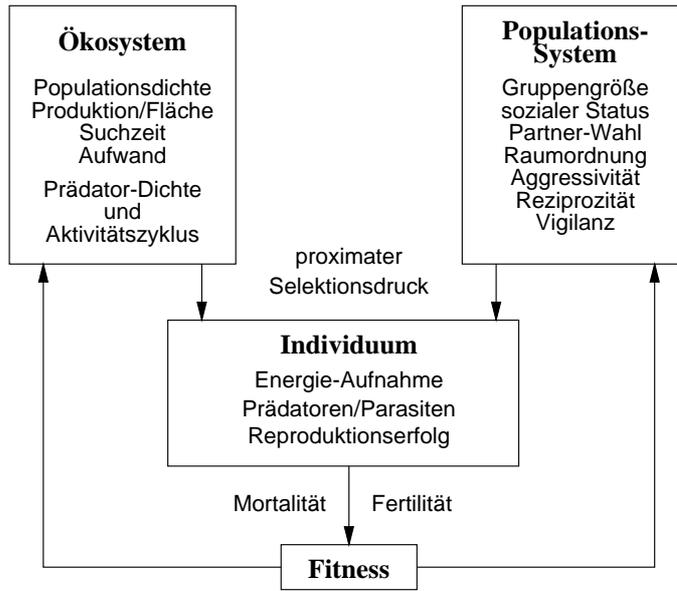


Abbildung 5.2: Zusammenhang zwischen Fitness und Umwelt



Quellen: Tembrock 1992, Mahner 1994

Abbildung 5.3: Stufen der Fitness nach TEMBROCK (1992) und MAHNER (1994)

5.4 Statement

03.01.00

5.4.1 DOBZHANSKY (1970)

Angepaßtheit kumulatives Ereignis der Evolution auf der Grundlage der natürlichen Selektion

- absolute Eignung
 - im gegebenen Kontext
 - durch evolutive Selektion
- absolutes Maß für die Fähigkeit, zu leben und sich fortzupflanzen

Adaptation zur Angepaßtheit führender Prozeß

Fitneß relative Eignung

- geringe Fitneßunterschiede Ansatzpunkte für die Evolution
- kleine Populationen
 - größere Fitneßunterschiede

- stärkere Selektion bei geringerer Angepaßtheit
- von DOBZHANSKY nur im DARWINSchen Sinne gesehen

Voraussetzungen für die Anpassung als Optimierung

1. organismische, autopoietische Eigenschaften und ihre statische und dynamische Komplexität
 2. Randbedingungen (*constraints*)
 - Möglichkeiten, in Grenzen zwischen Alternativen zu entscheiden
 - setzen Restriktionen
 - Möglichkeitsfelder als Alternativen
 - zwei Ebenen: Organismus — Umwelt
 3. Skalierung der Kriterien
 - Alternativen bewerten
 4. Annahmen über Entscheidungen/Alternativen (Was soll optimiert werden?)
 - eine der schwierigsten Fragen
 - Optimierung definierter Prozeß
 - Anpassung kann sehr komplex sein
 - Kontexte klassifizierbar
- Die Erklärung der Anpassungsphänomene ausschließlich über die Selektion wirft Probleme auf:
 - Zusammenhänge, Korrelationen
 - Bsp.:
 - * absolute Körpergröße — Hirngewicht
 - * Körpermasse — Stimme

Anpassung als Optimierung

- Kategoriale Variablen
 - Anpassung an einen bestimmten Umweltfaktor
- stetige Variablen
 - Bsp.: R-Strategie
- immer wieder zwei Pole: R- und K-Strategie

5.4.2 Betrachtung der Adaptation in Gesamtspektren

- physiologische Adaptation
 - individuelle, phänotypische Variation
- phylogenetische Adaptation
 - setzt genetische Variation voraus
- Eigenschaften, die den Reproduktionserfolg beeinflussen
 - DARWINScher Ansatz
- adaptive Eigenschaften erhöhen die Fitneß

DEF.: phänotypische Variation, die zur nächsten Fitneß in einem Satz von Varianten in einer gegebenen Umwelt führt (REEVE/SHERMAN, 1993)

- abgeleitetes Merkmal muß nachgewiesen werden, das auf selektive Veränderung anspricht (HARVEY/PAGEL, 1991)
- Frage der Abwägung der kausalen Mechanismen der Selektion
 - externe Selektion vs. interne, autonome Selektion
 - DARWIN: Schädelrupturen
 - * Anpassung an den Geburtsvorgang
 - * aber: auch bei aus Eiern schlüpfenden Säugetieren
 - Folge von Wachstumsgesetzmäßigkeiten
- Eigenschaften gehen aus vorhandenen Eigenschaften hervor
 - Vorgeschichte für die Beurteilung der Adaptation wichtig
 - Bsp.: Film
 - * rezent “Standbild”
 - * Rekonstruktion des Filmes aus diesem Standbild
 - teleologisch: der Zweck bestimmt die Mittel

Exaptation Evolution aus der Wirkung vorhandener Merkmale

Gibt es Nachweise für nichtadaptive Merkmale?

- vorrangige Frage bezüglich der Exaptation
- Kriterien für nichtadaptive Merkmale
 1. Eigenschaften folge physikalischer oder chemischer Gesetze
 2. eigenschaften durch zufällige genetische Drift entstanden
 3. Eigenschaften mit anderer, adaptiver Eigenschaft gekoppelt
 - Pleiotropie: gleichzeitige Expression unabhängiger Merkmale durch ein Gen
 4. Eigenschaft resultiert aus biochemischen Eigenschaften/Voraussetzungen
 5. Eigenschaft resultiert aus eigengesetzlichen Prozessen der Selbstorganisation

Wie kann Selektion wirken?

1. Genselektion
2. Individualselektion
3. Verwandtenselektion
4. Gruppenselektion

Evolutions–stabile Strategien (ESS)

- MAYNARD SMITH, 1992
 - DEF.:** Strategie, die durch keine mutante Strategie unter Einfluß der natürlichen Selektion ersetzt werden kann, wenn sie durch alle Glieder einer Gruppe angenommen wird.
- Phänomen der Gruppe

Coevolution

1. intraindividuell

- Bsp.:
 - Putzorgane (Bienen, Giraffen, ...)
 - Hörschwellen bei Fledermäusen

2. intraspezifisch

- Sensibilisierung der Sensoren auf Signale von Artgenossen
 - Kommunikation

3. interspezifisch

- Bsp.: Parasiten, Symbionten
- ursprünglicher Coevolutions-Begriff

Artunterschiede und Adaptation

- Sind Artunterschiede im Sinne der Adaptation erklärbar?
- Bsp.: Besetzung derselben ökologischen Nischen mit ähnlichen Typen
 - Dromedar: 1 Höcker — Kamel: 2 Höcker
 - konvergente Entwicklung der Beuteltiere zu den übrigen Säugetieren

Epigenetik, stumme Gene

- künftiger genetischer Zugriff: Auffinden und Reaktivierung der Gene
- Trend der Reptilien: Reduktion von Extremitäten
 - Extremitäten können wieder auftreten
 - Gene gehen eventuell nicht verloren
 - * nur Exprimationshemmung
- Muster: somatolytische Funktion
 - Coevolution mit der Umwelt
- Ablauf der Coevolution evolutionstheoretisch schwer erklärbar
- Antworten aus der Genetik zur Problematik der Konvergenz notwendig
 - verschiedene Gene universell durch alle Tiergruppen

Kapitel 6

Information und Verhalten

10.01.00

- POPPER: Leben ist Problemlösen
- EIGEN: Brückenschlag von Kosmogonie zu Biogenese/Evolution
 - Grundgedanke mathematisch/physikalisch formulierbar
- MAYR: Physik kann keinen Beitrag zur Erklärung der Evolution liefern
 - nur durch Verknüpfung von Information und Verhalten Erklärung der Evolution, insbesondere auch des Menschen
 - * Mensch: 99% der Gene mit dem Schimpansen identisch

6.1 Informationsbegriff

- GELL-MANN
 - AIC – Algorithmic Information Content
 - * Informationsgehalt gegeben durch kürzesten Algorithmus zur Darstellung des Sachverhaltes
 - klassische Informationstheorie
 - * Semantik irrelevant
 - * für die klassische Informationstheorie identische Sätze:
 - Hund beißt Mensch
 - Mensch beißt Hund
- Begriffspaare:
 - gebundene Information — freie Information (EBELING)
 - passive Information — aktive Information
- gebundene Information
 - liegt grundsätzlich in jedem physikalischen Vorgang vor
 - * die physikalische Struktur enthält Information, die vom Betrachter aufgenommen werden kann
 - Maß: Entropie
 - geschlossenes System: nähert sich maximaler Entropie
 - Abnahme der Information
 - früher: latente Information
 - Quelle für Informations-Semiosen für Organismen
 - * Organismen mit Empfängern für Information
 - kann Informations-Semiosen erzeugen
 - Wirkung von Zeichen auf einen Empfänger

- freie Information
 - stets Teil einer Beziehung zwischen zwei Systemen (Sender–Empfänger)
 - Definition korrekt, deckt aber nicht ganze Problematik ab
 - erzeugt Kommunikations–Semiosen
 - Funktion
 - * gleiches Grundalphabet bei Sender und Empfänger
 - * Informationsübertragung
- EBELING/FEISTEL (1994)
 - in der Evolution Phasenübergang von gebundener zu freier Information
 - * Ritualisation, Symbolisierung
 - freie Information: immer Symbol, Ritual
 - * setzt gleiches Grundalphabet bei Sender und Empfänger voraus
 - gebundene Information: an Objekte gebunden
 - * durch physikalischen Zustand des Objektes bestimmt

Statement

17.01.00

-

Kapitel 7

Werte, Ethik und Moral

24.01.00

Ethik

- Begründung der Moral
- wertende normative Reflektion über Recht und Unrecht

Moral

- praktiziertes (gewichtetes) Wertesystem zur Erhaltung und Entwicklung dessen, was als “wahr”, “gut” und “schön”¹ bewertet wird

H. MOHR (1987): “Natur und Moral”

- Begriffe
 - **Bioethik:** Lebewesen sind Werte
 - **Evolutive Ethik:** Der Mensch ist Ergebnis der Evolution
 - **Epistemologische Ethik**²: Es gibt eine erkennbare Welt, “Wahrheit” ist gut, Gebote und Verbote (Wertesystem des Handelns)
- evolutive Ethik
 - zwingt zur Hinterfragung der Ethik auf Basis der Evolution
- epistemologische Ethik
 - Ethik muß sich an der “Wahrheit” orientieren
 - Wertesystem des Handelns orientiert sich an den realen Gegebenheiten

Bewertungs–Kontexte

Abb. 7.1 Bewertungs–Kontexte

- Sekundär–Motivationen
 - das Verhalten auslösende Objekte meist nicht mehr in ursprünglicher Form
- Produkt: funktionelles Ergebnis der Umweltbewertungen
 - essentiell zum Überleben
 - “Umwelt–Bewertung ist nicht Bewertung per se”
 - Aufwand/Nutzen–Kalkulation
 - Großteil der Verhaltensweisen direkt phylogenetisch determiniert
- Umwelt–Ansprüche

¹vgl. *Noëton, Ethiton, Aistheton*, Kap. 1.1, S. 1

²erkenntnistheoretische Ethik

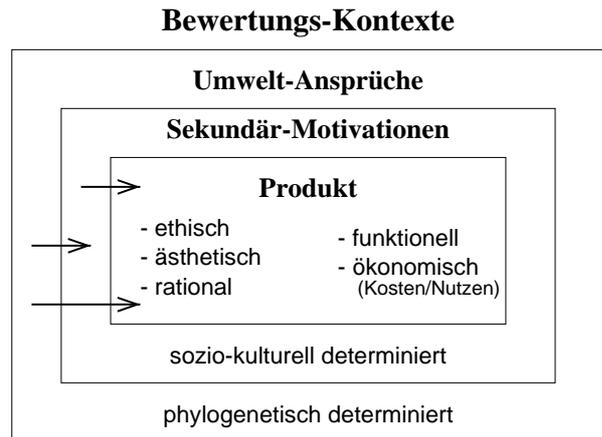


Abbildung 7.1: Bewertungs-Kontexte

- biologische Ebene
- phylogenetisch determiniertes Lernen inbegriffen
- zwei Ebenen
 1. biologische Ebene (phylogenetisch determiniert)
 2. anthropogen beeinflusste Ebene (sozio-kulturell determiniert)
- in der Evolution viele rationale Aspekte eingesetzt
 - Bsp.: Termitenbau
 - * den Tieren nicht bewußt, aber sehr rational konstruiert
 - Der Mensch ist noch weit davon entfernt, diese in der Natur verborgene Rationalität zu erkennen, zu durchschauen und zu nutzen.
- Sozio-kulturell determinierte Sekundärmotivationen haben einen phylogenetischen Hintergrund
- beim Menschen für Entscheidung Funktionalität und Design besonders wichtig
 - bei der Entwicklung etwas neuen zuerst Funktionalität im Vordergrund, dann aber auch Ästhetik/Design

Abb. 7.2 Stufen von Wissen und Können

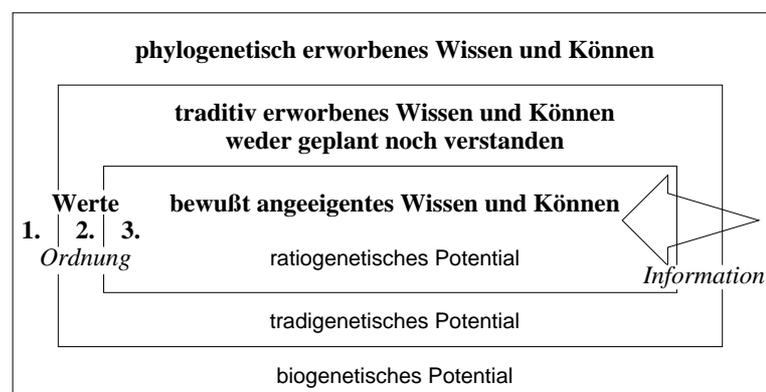


Abbildung 7.2: Stufen von Wissen und Können (HAYEK)

- Information
 - essentiell für Bewertung

- "Wir können nichts bewerten, wenn wir keine Informationen haben."
- Beispiel für tradigenetisches Potential:
 - Weitergabe des Wissens über die Nahrungsauswahl von der Mutter auf die Kinder
- Werte dritter Ordnung
 - bewußt vorgegeben
 - oft tief verwurzelt
 - * durch Geschichte des Menschen bedingt
 - Bsp.: christliche Gebote

Abb. 7.3 und 7.4:

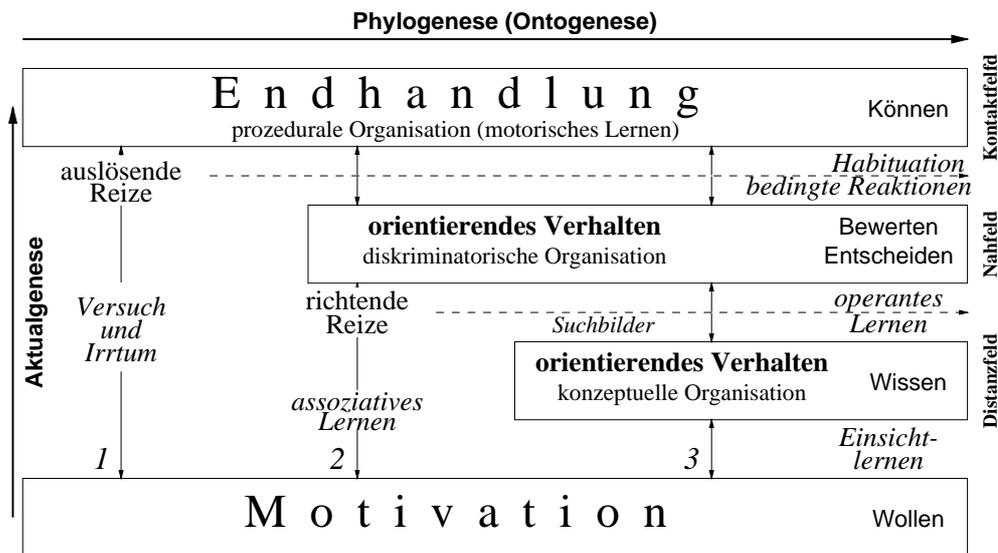


Abbildung 7.3: Organisationsstufen des Verhaltens

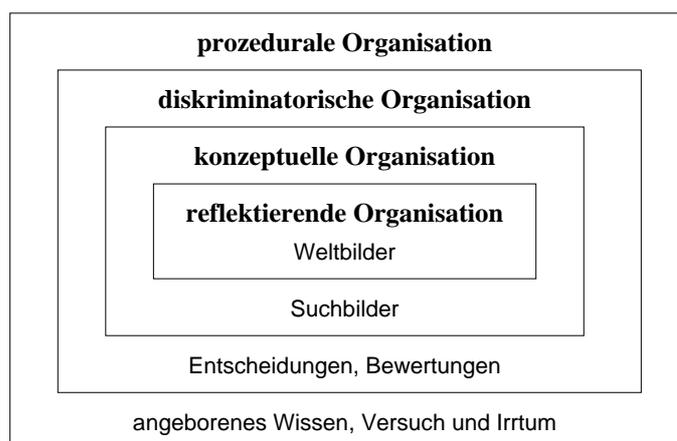


Abbildung 7.4: Organisationsstufen des Verhaltens

1. prozedurale Organisation

- Versuch und Irrtum
 - POPPER: "Leben ist Problemlösen"

- auslösende Reize: Reize, die positiv bewertet werden
 - TEMBROCK
 - **affin** (+)
 - * Grundeinstellung: Annäherung, Neugier
 - **diffug** (-)
 - * Grundeinstellung: Abwendung, → Flucht (?)
 - **ambivalent**
 - (a) interessant, aber keine ausreichende Information vorliegend
 - (b) durch Situation, Kontext bedingt
 - * affines Objekt nicht verfügbar
 - abwartende Haltung, noch keine Wertung
2. diskriminatorische Organisation
- Nahfeld über äußere Sinnesorgane
 - Entscheidung über das Objekt, bevor es erreicht wird
 - Entscheidung aufgrund genetischen oder erlernten Wissens
 - neue Stufe der Umweltbeziehungen (diskriminatorische Organisation)
 - setzt Entscheidungen voraus
3. konzeptuelle Organisation
- Organismus verfügt über Wissen
 - angeboren, individuelle Erfahrung
 - vorgegebenes Ziel, anhand dessen das Verhalten ausgerichtet wird
 - Suchbilder
 - **Suchbilder:** in der aktuellen Wahrnehmung noch nicht vorhanden
 - operantes Lernen
 - “Verbesserung” des aufgrund von Wissen gegebenen Verhaltens durch Beobachtung, Nachmachen
 - Bsp.: Vogelzug
 - * Altvögel kennen den schnellsten Weg
 - * aber: auch junge Vögel könnten den Weg finden, haben Orientierung über die einzuschlagenden Himmelsrichtungen
4. reflektierende Organisation
- nur bei Menschen, eventuell bei höheren Primaten
 - Entstehung von Weltbildern
 - DAWKINS
 - “Wir sind egoistisch geboren.”
 - “Wir werden als besonderer Fall eigennütziger Selbstverwirklichung in die Historie eingehen.”
 - SIGMUND FREUD
 - Zivilisation des Menschen als ständiger Kampf gegen seine angeborenen Instinkte
 - Der Mensch muß seinen phylogenetisch bedingten Hintergrund überwinden, um Mensch zu sein.
 - DE WAAL (?)
 - Gärtner und Garten sind eins. Das menschliche Gefühl für Moral reicht so weit zurück, daß wir in Tieren Ansätze dafür finden.
 - * konträrer Ansatz
 - TEMBROCK
 - * hat größere Chancen, sich der Wahrheit anzunähern

Probleme, anknüpfend an DARWINS “Kampf ums Dasein”

- PETER KROPOTKIN
 - “Gegenseitige Hilfe im Tierreich”
- DARWIN
 - Schon immer sind in der Geschichte des Menschen Stämme zurückgedrängt worden.
 - Menschen, die human mit anderen umgehen, haben in der Evolution größeren Erfolg, gerade auch bei Zusammenstößen zwischen Etnien.
- TRIVERS (1971)
 - Modell des Altruismus
 - “Evolution des reziproken Altruismus”
 - Konzept
 1. Altruistisches Verhalten ist im aktuellen Verhalten nur für den Empfänger von Nutzen. Der Helfer muß einen Aufwand einsetzen, der eine Gefährdung seiner selbst nicht ausschließt.
 2. Es vergeht Zeit zwischen Geben und Nehmen. (reziproker Altruismus)
 3. Es besteht ein Zusammenhang zwischen Geben und Nehmen
 - (a) symmetrischer Zusammenhang
 - * Es wird die gleiche Hilfe geleistet, die auch empfangen wurde.
 - (b) asymmetrischer Zusammenhang
 - * Die empfangene und geleistete Hilfe sind nicht identisch.
 - FREUNDSCHAFT
- HAMILTON (1963)
 - Vorstufe von TRIVERS
 - “inklusive Genotypreproduktion”
 - Die Gruppenfitneß kann durch altruistisches Verhalten der Gruppenmitglieder erhöht werden.
- Altruismus auf Grundlage der Verwandtschaft fördert die inklusive Fitneß.
- reziproker Altruismus (TRIVERS)
 - Beziehungen zwischen Organismen spezifische Wechselwirkungen
 - * bestimmt durch ein “Artgenossenbild”
 - * der Artgenosse als Individuum, mit dem eine erfolgreiche Reproduktion möglich ist
 - Mensch: Menschenbild
 - * letztendlich auch Grundlage für die Menschenrechte
 - führt bei manchen Tieren zu Gruppenbildung und damit einem höheren sozialen Organisationsniveau

Kapitel 8

Natur und Gesellschaft

