

Eckehard Seidl

## Adaptation und Biologie

### Inhalt

<b>1</b>	<b>Einleitung</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Adaptation</b>	<b>2</b>
	2.1 Grundbegriffe	3
	2.2 Fitness	4
	2.3 Formalismus	7
<b>3</b>	<b>Evolution und Leben</b>	<b>9</b>
	3.1 Eigenschaften von Evolution	9
	3.2 Replikation	11
	3.3 Komplexität, Individualität und Kontrolle	15
	3.4 Beginn der biologischen Evolution	21
	3.5 Definition von Leben	24
	<b>Abbildungen</b>	<b>27</b>
	<b>Literatur</b>	<b>27</b>

### Zusammenfassung

Es wird herausgearbeitet, dass Leben nicht zu den Voraussetzungen von Adaptation in der Biologie gehört. Es kann prinzipiell Adaptation geben ohne Evolution und ohne Leben, aber nicht Evolution ohne Adaptation. Es kann Evolution geben ohne Leben, wobei offen bleibt, ob es, wie ich meine, Leben geben kann ohne Evolution.

# 1 Einleitung

In den vorherigen Abschnitten ist eine formale Darstellung der Theorie der Adaptation entwickelt worden. Adaptation ist ein Begriff der Biologie und bezeichnet eine Anpassung an die Umgebung durch zufällige Variation und natürliche Selektion. Eine Adaptation findet in der Biologie meist als ein Teilvorgang der biologischen Evolution statt.

Die Biologie ist die „Wissenschaft vom Leben“, so dass der Begriff des Lebens grundsätzlich ihr Anwendungsgebiet bezeichnet. Die biologische Evolution ist die Entwicklung lebender Organismen auf der Erde und vermutlich auch noch an anderen Orten im Weltall. Die Theorie der biologischen Evolution ist deshalb die Grundlage der Biologie.

In einer Untersuchung der Adaptation, die sich an der biologischen Auffassung von Adaptation orientiert, aber nach außerbiologischen Anwendungen der Theorie der Adaptation sucht, erscheint es deshalb als zweckmäßig, das Verhältnis von Adaptation, Evolution und Leben zu klären. Der mögliche Verdacht, dass eine Theorie der Adaptation vielleicht unerkannt notwendig voraussetzt, dass ihre Objekte leben, soll entkräftet werden.

Die Biologie selbst hat in ihrer anerkannten Sichtweise dieses Problem nicht. Sie handelt von in der Evolution entstandenen Organismen. Diese gelten als lebend, aber darüber hinaus wird Leben in der Biologie nur diskutiert, wenn es darum geht, wie dieses Leben begonnen hat. Dennoch soll herausgearbeitet werden, dass Leben nicht zu den Voraussetzungen von Adaptation in der Biologie gehört.

Es soll plausibel gemacht werden, dass es prinzipiell

- Adaptation geben kann ohne Evolution und ohne Leben, aber nicht Evolution ohne Adaptation,
- Evolution geben kann ohne Leben, wobei offen bleiben kann, ob es, wie ich meine, Leben geben kann ohne Evolution.

Im Folgenden wird die Theorie der Adaptation noch einmal kurz dargestellt. Es wird dann untersucht, was Evolution über ihren Teilprozess Adaptation hinaus bedeutet, und wie man sich derzeit die Entstehung von Leben in der biologischen Evolution vorstellt.

## 2 Adaptation

Zu Beginn wird zwischen Adaptation und anderen Anpassungsvorgängen unterschieden. Die Grundbegriffe der Theorie der Adaptation werden noch einmal erläutert und ihr Gesetz vorgestellt. Es wird auf das besondere Verhältnis von Basisgesetz und Spezialisierungen hingewiesen, das im Falle dieser Theorie vorliegt.

## 2.1 Grundbegriffe

Im Bereich der Biologie bedeutet Adaptation, dass durch zufällige erbliche Variation eine Variante entsteht, die an ihre Umwelt besser angepasst ist, so dass sie sich durch natürliche Selektion von Generation zu Generation in der Population ausbreitet. Eine Adaptation ist auf der einen Seite zu unterscheiden von zufälligen Entwicklungen, wie der genetischen Drift, und auf der anderen Seite von funktionalen Anpassungen an die Umgebung, wie den Färbungen eines Chamäleons, die zwar auf durch Adaptation entstandenen Mechanismen beruhen mögen, aber selbst keine Adaptation darstellen.

Eine Population besteht aus Exemplaren, wobei sich Anteile verschiedener Varianten auf Grund eines Merkmals zählen lassen. Wenn man eine Adaptation vermutet, so wird man ein Merkmal der Exemplare angeben, das man als adaptiv relevant betrachtet. Das Merkmal hat verschiedene Ausprägungen, die man als Varianten unterscheiden will. Die Exemplare gehören dann jedes zu einer der verschiedenen Varianten, die in der Population vorkommen. Im Beispiel des Birkenspanners ist das betrachtete Merkmal die Färbung der Flügel. Das Merkmal kann viele Ausprägungen haben. Bei den Birkenspannern kommt es aber bei der Adaptation an die industriell bewirkte dunklere Färbung der Umgebung nur auf die helle oder dunkle Färbung der Flügel an, so dass die Population aus zwei Varianten besteht, der hellen und der dunklen.

Zu einer Adaptation kann nur eine erbliche Variation beitragen. Veränderungen, die nicht erblich sind, können als Ergebnis von Umwelteinflüssen vorkommen und würden einer funktionalen Anpassung entsprechen, die nicht als Adaptation bezeichnet wird. <sup>1</sup> Im Fallbeispiel des Birkenspanners sind die beiden Varianten erblich und in der Population vorhanden. Die Adaptation beruht in diesem Fallbeispiel nicht auf der Entstehung neuer Varianten, sondern verändert während des Adaptationsprozesses nur den Anteil der vorhandenen Varianten entsprechend der Umwelt.

Der Begriff Variation bezeichnet allgemein die Verteilung der Varianten unter den Nachkommen eines Exemplars einer bestimmten Variante. Die voraussichtliche Zusammensetzung der Population in der Folgegeneration ergibt sich dann durch die Wirkung der natürlichen Selektion auf diese Verteilung.

Natürliche Selektion ist ein Oberbegriff für alle Einflüsse, die eine unterschiedliche Überlebenswahrscheinlichkeit oder Reproduktionsrate der Varianten einer Population in ihrer Umwelt zur Folge haben. Der Zusatz „natürlich“ soll betonen, dass diese Auswahl ohne ein vorgegebenes Ziel stattfindet.

---

<sup>1</sup> Die Abgrenzung adaptiv / funktional muss noch einmal überdacht werden. Es gibt Adaptation ohne Vererbung, z. B. wenn durch nichterbliche Variation immer wieder fittere Varianten erzeugt werden. Es gibt ferner Funktion mit Variation, z. B. wenn eine Pflanze ihre Blüten nicht gleichzeitig öffnet, ohne dass dem ein Einfluss der Umwelt zugrundeliegt, weil diese Funktion eine Zufallskomponente beinhaltet, die als nützlich adaptiert worden ist.

Man spricht dann davon, dass „der Birkenspanner sich adaptiert“. Damit ist nicht ein einzelnes Exemplar gemeint, denn dieses verändert seine Färbung nicht. Das Objekt einer Adaptation ist nicht das Exemplar, sondern eine Population, in der der Anteil einer besser angepassten Variante zunimmt, eventuell sogar bis die Population vollständig aus ihr besteht.

Im Fallbeispiel des Birkenspanners ist der betrachtete Umweltfaktor die Färbung der Bäume, auf denen sich die Birkenspanner hauptsächlich aufhalten, in Verbindung mit Vögeln, die die Birkenspanner visuell ausmachen, um sie zu fressen. Es werden relativ weniger Exemplare der besser getarnten Variante von Vögeln gefressen; sie hat also eine höhere Überlebenswahrscheinlichkeit und kommt dadurch mit größerer Wahrscheinlichkeit zur Vermehrung, so dass sie relativ mehr Nachkommen für die nächste Generation hervorbringt. Diejenige Variante der Birkenspanner, die in dieser Umwelt besser getarnt ist, wird also in ihrem Anteil an der Population zunehmen, so dass eine Adaptation der Population an die Umwelt stattfindet.

## 2.2 Fitness

Man spricht davon, dass die Exemplare der verschiedenen Varianten je nach Umwelt eine unterschiedliche Fitness besitzen. Fitness sollte verstanden werden als der Zahlenwert der Erwartung, dass ein Exemplar dieser Variante sich zum Ausgangspunkt einer neuen Generation reproduziert. Die Fitness beruht auf der Überlebensfähigkeit und der Fruchtbarkeit und wird gemessen als Anzahl der Nachkommen.

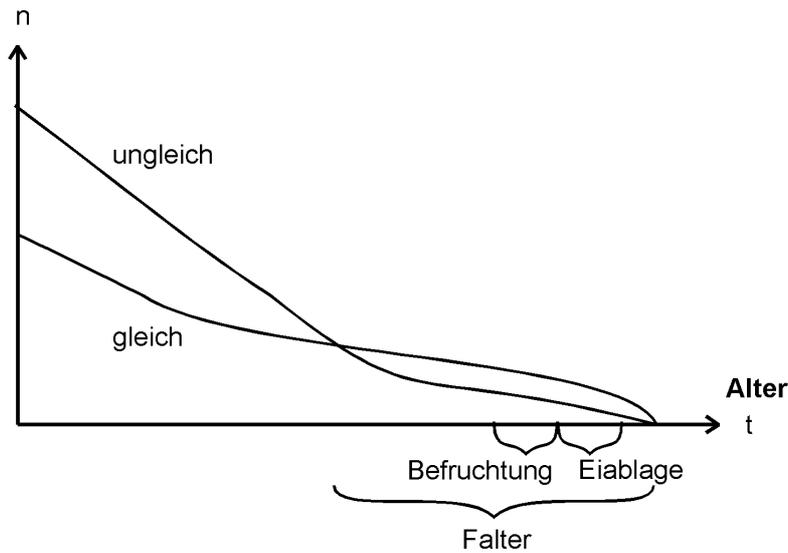
Einige hypothetische Diagramme sollen diesen Zusammenhang für das Beispiel des Birkenspanners erläutern. Sie zeigen Verteilungen, also die Anzahl<sup>2</sup> von Exemplaren der Population, die den betreffenden Wert eines Parameters haben. Es wird eine Kurve für die angepassten, also gleich dem Untergrund gefärbten, Exemplare gezeichnet und eine für die ungleich gefärbten. Die Zahlen und Kurvenverläufe sind fiktiv und sollen nur die Bedeutung und den Zusammenhang von Überlebensfähigkeit, Fruchtbarkeit und Fitness verdeutlichen. <Trotzdem realistische Zahlen aus der Literatur aufsuchen.>

Zuerst ein Schema der Überlebensfähigkeit, dargestellt als Altersverteilung in der Population. Das Diagramm zeigt die Anzahl  $n$  von Exemplaren der Population, die das Alter  $t$  haben. Die Anzahl nimmt mit dem Alter ab, weil die

---

<sup>2</sup> Genauer gesagt handelt es sich um Wahrscheinlichkeitsverteilungen, also um die differentiellen Anzahlen  $dn$  von Exemplaren pro Wertebereich  $dw$  eines Parameters  $w$ , normiert auf eine Gesamtwahrscheinlichkeit von 1. In den Diagrammen wird die differentielle Wahrscheinlichkeit  $dP([-\infty, w])/dw$  vereinfacht mit  $n(w)$  bezeichnet. Die Anzahl  $\Delta n$  in einem Wertebereich  $\Delta w$  ergibt sich daraus als  $\Delta n = N \int_{\Delta w} n(w) dw$  und entspricht der betreffenden Fläche unter der gezeichneten Kurve (vergl.: [Steyer 2003, 51-2]).

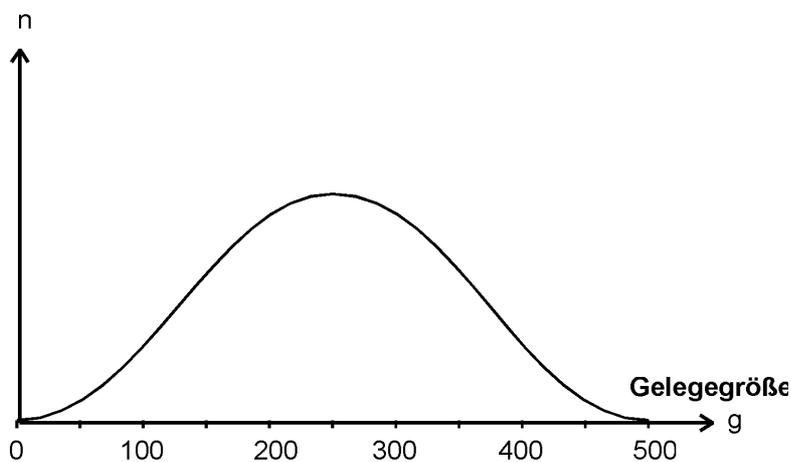
Exemplare von Vögeln gefressen werden, Nahrungsmangel, Witterung oder Krankheiten zum Opfer fallen oder im Alter sterben:



**Bild 1: Überlebensfähigkeit**

Im Beispiel wird angenommen, dass die Population anfangs mehr Exemplare enthält, die als Falter zur Umgebung ungleich gefärbt sind. Im Raupen- und Puppenstadium überleben beide Varianten gleich gut. Bei den Faltern überwiegen aber bald die gleich gefärbten, also besser angepassten Exemplare. Zur Fortpflanzung gelangen nur die Exemplare, die die Befruchtung bzw. Eiablage erreichen. Es wird angenommen, dass die Exemplare kurz danach sterben und dass ihre natürliche Lebensdauer unabhängig von ihrer Färbung ist.

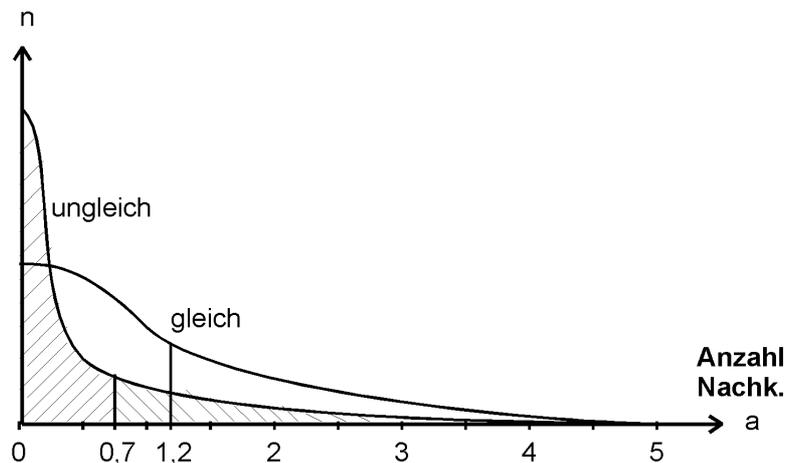
Die Fruchtbarkeit sei durch die Verteilung der Gelegegröße symbolisiert. Das Diagramm zeigt die Anzahl  $n$  von Exemplaren der Population, die eine Gelegegröße  $g$  haben. Die Gelegegröße kann von Nahrungsangebot und Witterung abhängen und mit anderen Merkmalen oder zufällig variieren, sei aber im Beispiel unabhängig von der Färbung der Exemplare:



**Bild 2: Fruchtbarkeit**

Im Beispiel ist, wie man sieht, eine mittlere Geleγεgröße von 250 angenommen worden.

Zur Berechnung der Fitness wird die Verteilung der Nachkommenanzahl eines Exemplars dargestellt. Das Diagramm zeigt die Anzahl  $n$  von Exemplaren der Population, die  $a$  Nachkommen haben:



**Bild 3: Fitness**

Auf Grund der geringeren Überlebensfähigkeit haben die ungleich gefärbten Exemplare trotz gleicher Fruchtbarkeit eine kleinere Zahl von Nachkommen als die gleich gefärbten. Es gibt also mehr von ihnen, die wenig Nachkommen haben und weniger, die mehr Nachkommen haben.

Es handelt sich um die Anzahl der Nachkommen, die denselben Zustand, beispielweise den der Befruchtung bzw. Eiablage erreichen, wie das betrachtete Exemplar. Die mittlere Anzahl der Nachkommen (Fläche unter der Kurve links gleich groß wie rechts) ist die Fitness und liegt bei Populationen, deren Zusammensetzung sich im Gleichgewicht mit der Umwelt befindet, in der Nähe von 1. Die angepassten Exemplare haben im Beispiel eine höhere Fitness mit 1,2 als die unangepassten mit 0,7.

Die Fitness entspricht der Anzahl der Nachkommen eines Exemplars, die sich bis zu demselben Zustand entwickeln wie dieses. Wie sich trotz scheinbar großer Nachkommenzahl der meisten biologischen Organismen eine Fitness nahe 1 ergibt, sei noch an einem anderen Beispiel erläutert. Nehmen wir an, eine Buche produziere im Laufe ihres Lebens 1 Million Samen. Wir müssen nun das Ergebnis nach einer Generation betrachten. Eine Generation dauert von irgendeinem Zustand des Vorgängerexemplars bis zu dem gleichen Zustand seiner Nachkommen. Nehmen wir als irgendeinen Zustand der Pflanze den zweiblättrigen Keim als Vergleichsmarke an. Dann ist der gleiche Zustand ein solcher Keim der nächsten Generation. Nehmen wir an, dass jeder zweite Same einen Keim entwickelt. Nun wissen wir, dass in einem im Gleichgewicht befindlichen Wald die Zahl der Buchen von Generation zu Generation etwa gleich bleibt. Das bedeutet, dass im Durchschnitt für 499 999 Keime die Zahl

der Nachfolgerkeime 0 ist, weil sie sich nicht bis zu einem fruchtenden Baum entwickeln, und nur einer einen Baum und damit wieder 500 000 Keime produzieren wird. Wenn 500 000 Keime also in der nächsten Generation wieder 500 000 Keime hervorbringen, ist ihre Fitness 1.

Solche teilweise enormen scheinbaren Nachkommenzahlen, die doch nur zu einer tatsächlichen Nachkommenzahl von nahe 1 führen, waren eine der treibenden Beobachtungen für Darwins Theorie [Darwin 1859, 41]:

Da viel mehr Individuen jeder Art geboren werden, als am Leben bleiben können, und da infolgedessen ein immer wiederkehrender Kampf ums Dasein entbrennt, so folgt daraus, daß jedes Wesen, das in irgend einer, wenn auch in noch so geringem Grade ihm nützlichen Weise sich von anderen unterscheidet, unter den komplizierten und sich bisweilen ändernden Lebensbedingungen bessere Aussichten auf Erhaltung seines Lebens haben und so von der Natur ausgelesen sein wird.

Die Formulierung „Kampf ums Dasein“ hat Darwin von dem Bevölkerungstheoretiker Malthus übernommen. Sie ist oft missbräuchlich verwendet worden. Wie die Fortsetzung des Zitats zeigt, meint Darwin damit nicht einen Kampf der Exemplare gegeneinander, bei dem die Kampfkraft den Ausschlag geben würde, sondern das durchschnittliche andauernd gefährdete Leben in seiner Umwelt, bei dem es auf die Anpassung an die Umwelt ankommt. Tatsächlich bewirken dabei schon kleine Unterschiede der Fitness, dass sich im Laufe der Zeit der Anteil einer Variante an der Population signifikant verändert.

### 2.3 Formalismus

Für die Veränderung  $dX_i$  der Anzahl  $X_i$  der Exemplare der Variante  $i$  in der Zeiteinheit  $dt$  in einer Population gilt dann eine Differentialgleichung (nach Brandon [1990, 29 (1.2)]):

$$\frac{T}{X_i} \frac{dX_i}{dt} = A_i (f_i(E) - 1)$$

$f_i$  ist die Fitness<sup>3</sup> der Variante  $i$  in der Umgebung  $E$ . Da alle anderen Exemplare der Population, auch die der eigenen Variante  $i$ , zur Umgebung  $E$  eines betrachteten Exemplars gehören, ist  $E$  von den  $X_i$  abhängig, so dass der mathematische Zusammenhang im Einzelfall komplizierter sein kann, als es diese Formel vermuten lassen würde. Ferner ist im Allgemeinen auch die Umwelt zeitabhängig und dies kann sogar der entscheidende Faktor für die Veränderungsrate der Population sein.

---

<sup>3</sup> Brandon schreibt  $(dX_i/dt)(1/X_i) = f(A_i, E)$  und nennt  $A_i$  die „adaptive capacities“ der Variante  $i$  und  $f$  die „Fisherian fitness“. Bei Fitness 1 sollte aber keine Veränderung der Anzahl stattfinden, so dass hier  $A_i(f_i(E)-1)$  zu schreiben ist. Damit die Dimensionen beider Seiten übereinstimmen, ist die Dauer einer Generation  $T$  in die Gleichung aufzunehmen.

Der direkte Einfluss der Variation auf die Anzahl  $X_i$  ist hier vernachlässigt worden.

< Besser gleich Fisher zitieren. >

Diese Gleichung<sup>4</sup> kann als das Basisgesetz der Adaptation betrachtet werden. Sie soll hier nicht weiter untersucht werden, sondern nur versinnbildlichen, dass bei Vorliegen der Voraussetzungen von Adaptation die Entwicklung der zu erwartenden Anteile der Varianten an der Population einem rein stochastisch mathematisch begründeten Gesetz folgt.

Die karge Form des Gesetzes der Adaptation hat traditionell verwirrend gewirkt. Es scheint keinerlei empirischen Gehalt zu haben und tautologisch nur die Definition der Fitness zu wiederholen. Einige Biologen (z. B. Mayr [2001, 278]) waren der Meinung, die Biologie habe überhaupt kein Gesetz, das dem durch die Physik gesetzten Standard entspricht. Andere (z. B. der Philosoph Dennett<sup>5</sup>) vermuteten, die Adaptation sei nur ein mathematischer Algorithmus. Tatsächlich ist es nicht ungewöhnlich, dass der Kern des Basiselements einer Theorie eine mathematische Form ist, die empirisch leer zu sein scheint. Man muss dann die Spezialisierungen betrachten, um sich den Anwendungen zu nähern. Die Theorie der Adaptation ist nur insofern besonders, als es eine Fülle von Spezialisierungen gibt, so dass fast jede Anwendung eine eigene darstellt. Es handelt sich um ein sehr allgemeines Gesetz, das unter sehr vielen unterschiedlichen Bedingungen gilt.

In jedem Spezialfall hängt die Fitness auf andere Weise von den Merkmalen des Exemplars und den verschiedenen Faktoren der Umwelt ab. Die jeweilige spezifische Theorie muss angegeben werden, damit eine empirische Prüfung und eine Abgrenzung der Adaptation von anderen Anpassungsmechanismen stattfinden kann.

Das Beispiel der Birkenspanner ist der Spezialfall einer visuellen Tarnung gegen Fressfeinde. Die Fitness ist dann eine Funktion der Färbung der Exemplare, des Sehvermögens der Vögel und der Färbung des Untergrundes. Der Fitnessunterschied zwischen den Varianten beruht auf der unterschiedlichen Auffälligkeit der Färbung der Exemplare. Eine ganz andere Art der Adaptation an eine solche Umgebung könnte eine Abschreckung sein, indem die Spanner giftig werden und dies durch eine besonders auffallende Färbung anzeigen. Die Fitness wäre dann eine Funktion der Färbung der Exemplare, des Sehvermögens der Vögel und der Fitnessunterschied zwischen den Varianten beruhte auf der unterschiedlichen Auffälligkeit der Färbung, aber mit umgekehrtem Vorzeichen. Oder die Birkenspanner könnten sich durch unvorhersehbare Flugmanöver den Nachstellungen durch die Vögel zu entziehen suchen. Dann wäre die Fitness eine Funktion der Flugfähigkeiten der Exemplare und der Vögel und der Fitnessunterschied zwischen den Varianten beruhte auf der unterschiedlichen Geschicklichkeit der Flugbewegungen der Birkenspanner.

---

<sup>4</sup> Die angeführte Gleichung behandelt nur die Erwartungswerte der Anzahlen der Exemplare. Ihr liegt eine Funktion zugrunde, die auch die Verteilung der Anzahlen umfasst.

<sup>5</sup> **Dennett, Daniel C.:** *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life.* Simon and Schuster, New York 1995. Zitiert nach: **Nordmann, Alfred:** *Representation vs. Interpretation: Divorcing Laws from Generalizations in Science.* GAP 4, 2003.

Es muss ergänzend erwähnt werden, dass die Beschäftigung mit Adaptation und Evolution nur einen kleinen Teil der praktischen Biologie ausmacht. In der fortgeschrittenen biologischen Evolution sind die möglichen Veränderungen der Populationen stark durch verschiedenste Constraints<sup>6</sup> eingeschränkt, so dass man nicht jedes Merkmal als Adaptation betrachten kann. Dementsprechend wurde durch Gould und Lewontin [1978] der „Adaptationismus“ kritisiert. In der Praxis untersucht die Biologie hauptsächlich die vielfältigen funktionellen Abläufe in den Organismen und in ihrem Verhältnis zur Umwelt.

### 3 Evolution und Leben

Wie ist es möglich, dass in unserer Welt unterschiedlichste Bedingungen jeweils als Spezialfälle des allgemeinen Gesetzes der Adaptation erfüllbar sind? Das liegt offenbar darin begründet, dass alle biologischen Adaptationen Teile der fortgeschrittenen biologischen Evolution auf der Erde sind. Entsprechend soll jetzt betrachtet werden, wie Evolution und Adaptation zusammenhängen, wie die biologische Evolution hat beginnen können und welche Rolle das Leben dabei spielt.

#### 3.1 Eigenschaften von Evolution

Eine Theorie der Adaptation bezieht einen Teil ihrer Bedeutung aus der Theorie der Evolution. Eine Adaptation ist in der Biologie nur ein Teil einer umfassenderen Entwicklung, der biologischen Evolution. Der Birkenspanner unseres Beispiels geht zurück auf eine Ahnenreihe von Insekten, sein bevorzugter Wirtsbaum Birke auf die Entwicklung der Pflanzenwelt und beide auf ursprüngliche einzellige Lebensformen usw. Die meisten Veränderungen in diesen Abstammungslinien können als Adaptationen erklärt werden, andere sind zufällig erfolgt oder sind funktionale Entwicklungen.

Allgemein bedeutet der Begriff Evolution eine allmählich fortschreitende Entwicklung. So ist etwa von der Evolution des Weltalls die Rede, ohne dass damit gemeint wäre, dass die Entwicklung eines Planetensystems eine Adaptation darstellen könnte. Mit „der“ Evolution ist dagegen meist die biologische gemeint, wobei dann Evolutionstheorie wesentlich eine Theorie der Adaptation ist. Es fällt jedoch schwer, eine Evolution nach Art der biologischen ebenso klar von anderen Entwicklungen abzugrenzen wie eine Adaptation von anderen Anpassungen. Wieviele Adaptationen eine Entwicklung enthalten muss, um eine Evolution zu sein, ist nicht einmal in der Biologie völlig klar. Die unorthodoxe, aber als Minderheitenmeinung ernstzunehmende Schule der „neutralen Theorie“ meint zum Beispiel, der wichtigste Faktor der biologischen Evolution seien zufällige Bildungen, so dass Adaptationen dabei nicht die Hauptrolle spielten.

---

<sup>6</sup> Siehe unten: zufällig entstandene Constraints, S. 10, deterministische Constraints, S. 10 und die Entstehung von „Kontrolle“, S. 18.

Bei einer Evolution können zufällig zustandegekommene Merkmale im Laufe der weiteren Entwicklung zu unveränderlichen Constraints werden. Ein Beispiel dafür in der biologischen Evolution ist vermutlich die Tatsache, dass alle Aminosäuren in den irdischen Organismen nur in ihrer linksdrehenden Form vorkommen. Links- und rechtsdrehende Form sind, außer in Wechselwirkungen untereinander, chemisch gleichwertig und die außerbiologische Umwelt enthält beide Formen gleich häufig<sup>7</sup>. In einer Evolution können also wichtige Bildungen zufällig unabhängig von den Umweltbedingungen entstehen. Dass dies nicht für alle ihre Bildungen gilt, zeigt sich aber in Erscheinungen konvergenter Evolution, wobei in ähnlicher Umwelt unabhängig ähnliche Formen entstehen. So glichen die inzwischen ausgerotteten tasmanischen Beutelwölfe in vieler Hinsicht den Wölfen in Europa und Asien, mit denen sie nicht verwandt waren [Dawkins 1996, 104]. Eine Evolution ist also, wie der elementarere Vorgang Adaptation, weder deterministisch noch ganz zufällig.

Die Evolution ist insoweit deterministisch, als vermutlich überall im Universum dieselben physikalischen und chemischen Gesetze gelten. Diese gehen in die biologischen Erklärungen auf zwei Weisen ein. Zum einen als Constraints, denen die biochemischen Vorgänge unterliegen. Zum anderen über den Adaptationsprozess und das aus ihm folgende Kontinuitätsprinzip<sup>8</sup>: Neue Bildungen sind kleine Veränderungen bestehender, so dass physikalisch oder chemisch wahrscheinlichere Bildungen häufiger vorkommen werden.

Andererseits kann es keine Evolution ganz ohne Zufälligkeit geben. Adaptation setzt eine Variation notwendig voraus. Wie wir am Beispiel des Birkenspanners gesehen haben, braucht diese für eine Adaptation aber nicht notwendig zufällig zu sein. Die helle und die dunkle Variante sind ständig in der Population vorhanden und die Adaptation besteht nur in einer Veränderung ihres Anteils an der Population entsprechend der Umwelt. Eine Adaptation kann aber nie den Rahmen überschreiten, der durch die in der Population vorhandene Variation gegeben ist. Auf diese Weise kann also keine Evolution stattfinden. Es muss dafür zumindest ein Anteil zufälliger Variation auftreten.

---

<sup>7</sup> Kondepuli [1988] diskutiert mögliche Einflüsse physikalischer Drehsinnabhängigkeit, wie die des Betazerfalls und polarisierten Lichtes. Er zeigt, dass unter Umständen auf lange Sicht auch sehr kleine Asymmetrien der Umgebung adaptiv wirksam sein können, so dass die Chiralität biologischer Moleküle doch nicht ein „eingefrorener“ Zufall, sondern eine Adaptation sein könnte.

<sup>8</sup> Krohs [2007, 24.4.07] nennt dies richtiger Gradualismus: Jeder Zwischenschritt muss selbst angepasst sein.

<Dies muss noch sauberer gefasst werden: Man denke an eine Konstellation, in der alle Schritte der Evolution langsam verlaufen, oder nur große Schritte überhaupt möglich sind. 1.) Offenbar wird bei „klein“ auch an die Zeit gedacht. 2.) Was ist ein Zwischenschritt bzw. wie ist seine Größe zu formalisieren? 3.) Das Prinzip drückt deshalb nur den Satz „Wahrscheinlich tritt ein, was wahrscheinlicher ist“ etwas konkreter aus. 4.) Es handelt sich offenbar tatsächlich um ein (Denk-)Prinzip und nicht um ein spezifisches Gesetz der Evolution. Das Gleiche gilt für das Prinzip der Kontinuität der Umwelt (siehe S. 21). >

In einer Evolution kann sich die Umwelt verändern. Pflanzen nehmen CO<sub>2</sub> auf und geben Sauerstoff ab. Dadurch entstehen neue Verhältnisse als Grundlage für weitere Evolution: Tiere können den Sauerstoff atmen und geben CO<sub>2</sub> ab. Man könnte vermuten, dass auf diese Weise eine Evolution unabhängig von der ursprünglichen Umwelt immer weiter gehen kann, aber dies muss nicht notwendig so sein [Maynard Smith 1998, 295-6]:

In real ecosystems, a species interacts, not with one species of competitor or parasite, but with many. As each species evolves, it alters the environment of many others, and the environment of each species alters as others evolve. This led Van Valen (1973)<sup>9</sup> to propose that, even in a constant physical environment, evolutionary change will continue indefinitely, as each species evolves to meet changes in others. He called this the Red Queen hypothesis, because the Red Queen said to Alice, „here, you see, it takes all the running you can do to keep in the same place“. Attempts to model the coevolution of many species in an unchanging physical environment face obvious difficulties. It is hard to reach any conclusion, other than that the Red Queen picture is plausible, but not necessary (Stenseth and Maynard Smith 1984)<sup>10</sup>.

Kann man weitere allgemeine Bedingungen für Evolution angeben, die über die Möglichkeit von Adaptation hinausgehen? Die biologische Evolution auf der Erde scheint von den speziellen Bedingungen der Erde abhängig zu sein und die Organismen drohen auszusterben, wenn diese Bedingungen wegfallen. Aber hieraus folgen nicht Bedingungen für Evolution allgemein, sondern nur die Bedingungen, an die die Organismen angepasst sind. Diese dürfen sich nicht zu schnell ändern und sie müssen in dem Bereich bleiben, der den Organismen adaptiv zugänglich ist<sup>11</sup>.

Wahrscheinlich ist die Kohlenstoffchemie auf der Erde die unter irdischen Bedingungen günstigste Grundlage für eine Evolution und kann auch auf anderen Planeten mit ähnlichen Bedingungen erwartet werden. Dafür spricht auch die ungewöhnliche Vielseitigkeit der Kohlenstoffchemie im Vergleich zur Chemie anderer Elemente. Das besagt noch nichts darüber, ob unter ganz anderen Bedingungen Evolution auf einer anderen Basis möglich ist. Geringe Fitnessunterschiede reichen aus, um auf längere Sicht eine kräftige Selektion zu bewirken, so dass sich unter anderen Bedingungen eine andere Grundlage von Evolution genauso vollständig durchsetzen könnte wie auf der Erde die Kohlenstoffchemie.

### 3.2 Replikation

Eine Evolution beruht auf einer großen Vielfalt erblicher Variation. Erblich heißt, dass die Nachkommen einer Variante überwiegend zu derselben Variante

---

<sup>9</sup> Maynard Smith zitiert: **Van Valen, L.:** *A new evolutionary law*. In: *Evolutionary Theory* 1 (1973) 1-30.

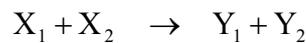
<sup>10</sup> Maynard Smith zitiert: **Stenseth, N. C. / Maynard Smith, J.:** *Coevolution in ecosystems: red queen evolution or stasis?* In: *Evolution* 38 (1984) 870-80.

<sup>11</sup> Siehe das Prinzip der Kontinuität der Umwelt, S. 21.

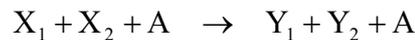
gehören, also dieselbe Ausprägung eines Merkmals haben. Ein dazu geeigneter Mechanismus ist auf der Erde entstanden und beruht auf dem genetischen Code. Im Folgenden soll kurz dargestellt werden, wie man sich die Entstehung eines solchen Replikationsmechanismus vorstellen kann.

Der grundlegende Vorgang einer Replikation kann, wie in Bild 5 auf S. 13 dargestellt, chemisch als Autokatalyse verstanden werden. Bild 5 zeigt die schematische Minimalkonfiguration eines autokatalytischen Kreisprozesses. Zu seiner Erläuterung sollen im Folgenden nacheinander die Vorgänge Katalyse, katalytischer Kreisprozess, Autokatalyse, autokatalytischer Kreisprozess und Replikation behandelt werden.

Eine chemische Reaktion, in der z. B. aus den Rohstoffen  $X_1$  und  $X_2$  die Produkte  $Y_1$  und  $Y_2$  entstehen,



wird oft durch die Beteiligung eines Katalysators erleichtert, eines anderen Stoffes A, der am Ende der Reaktion wieder zur Verfügung steht:



Der Katalysator A fördert die Reaktion, indem er flüchtige Zwischenprodukte bildet, deren Umsetzung leichter vor sich geht. Dies seien im Beispiel, das auf Bild 5 hinführen soll, die Stoffe B, C und D. Die Reaktion gliedert sich dann in folgende Schritte:



Der Katalysator A kann mit weiteren Rohstoffen  $X_1$  und  $X_2$  die Reaktion sofort wiederholen.

Die katalysierte Reaktion kann dann als Kreisprozess dargestellt werden, in dem der Katalysator immer wieder an einer gleichen Reaktion teilnimmt, so lange die Rohstoffe vorhanden sind:

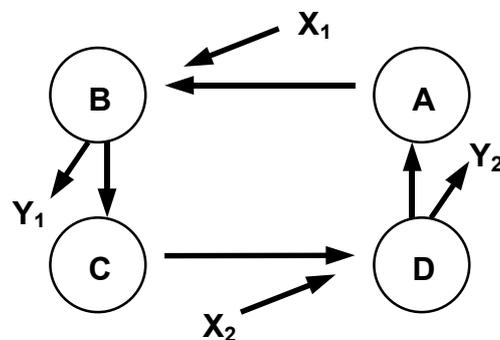
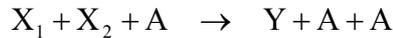


Bild 4: Katalyse als Kreisprozess

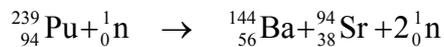
In der Biologie sind wichtige organische chemische Kreisprozesse als katalytische Reaktionen anzusehen, in denen Enzyme als Katalysatoren wirken.

Entsteht bei einer katalytischen Reaktion eine zusätzliche Menge des Katalysators A, also entsteht statt  $Y_2$  noch einmal zusätzlich A, so handelt es sich um Autokatalyse:

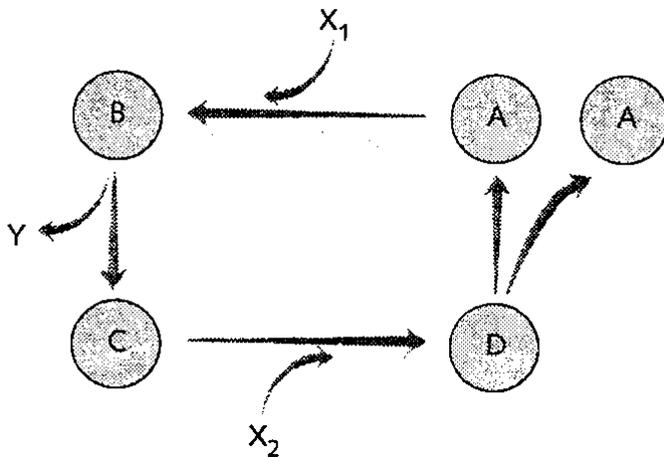


Dadurch wird die Umwandlung von  $X_1$  und  $X_2$  in Y zunehmend gefördert, solange  $X_1$  und  $X_2$  vorhanden sind, denn der zusätzliche Katalysator kann an einem zusätzlichen gleichzeitigen Reaktionszyklus teilnehmen. Deshalb spricht man dann davon, dass sich die Reaktion selbst katalysiert.

Beispiele für autokatalytische Reaktionen gibt es außerhalb der Biologie in der anorganischen Chemie<sup>12</sup>, wie bei der Entwicklung von Fotos auf Silberbasis, oder der Kernchemie, wie der Spaltung von Plutonium in einem Reaktor oder einer Bombe:



Wird in einem biologischen katalytischen Kreisprozess als Produkt ein zusätzliches Molekül des Katalysators erzeugt, handelt es sich auch in der Biologie um einen autokatalytischen Prozess [Maynard Smith / Szathmáry 1999, 6]:



**Bild 5: Replikation als Autokatalyse**

Man kann dies auch so sehen, dass der Katalysator A im Zyklus repliziert wird. Autokatalytische Reaktionen kann man generell als Replikation des Katalysators betrachten.

Schon die Vermehrung eines primitiven Organismus durch Teilung kann man als Autokatalyse darstellen:

<sup>12</sup> Konventionell wird die gesamte Kohlenstoffchemie pauschal als „organische Chemie“ bezeichnet, die übrige Chemie als „anorganische“.



Der Organismus A wächst, indem er Nahrung X aufnimmt und Abfallstoffe Y ausscheidet, und teilt sich dann.

Eine Pflanze P auf der Erde repliziert sich in dieser Sichtweise autokatalytisch in einem Prozess



mittels der Rohstoffe Kohlendioxid, Wasser und Sonnenlicht<sup>13</sup> über die hier nicht dargestellten Zwischenprodukte Samen und Keim zu Sauerstoff und einer zusätzlichen Pflanze P.

Für die biologische Evolution sind flexible Replikatoren erforderlich, die auch einen adaptiv veränderten Organismus wieder replizieren können [Maynard Smith / Szathmáry 1995, 39]:

Wir unterscheiden zwischen einfachen Replikatoren, erblichen Replikatoren mit begrenzten Möglichkeiten und solchen mit unbegrenzten Möglichkeiten. Für eine fortgesetzte<sup>14</sup> Evolution sind erbliche Replikatoren mit unbegrenzten Möglichkeiten erforderlich; diese Eigenschaft ist offenbar an die Replikation von Matrizen geknüpft.

„Einfache Replikatoren“ sind autokatalytische Zyklen, die je nur bestimmte Stoffe replizieren. „Erbliche Replikatoren mit begrenzten Möglichkeiten“ können Einheiten einer bestimmten Auswahl von Typen reproduzieren. Ein „erblicher Replikator mit unbegrenzten Möglichkeiten“ ist ein auf einer Matrize<sup>15</sup> beruhender Mechanismus, der alle möglichen Stoffe eines ganzen Bereiches der organischen Chemie synthetisieren kann. Die Entstehung eines solchen Mechanismus muss nach dem Kontinuitätsprinzip über Zwischenstufen verlaufen, in denen der Organismus sich immer schon mindestens selbst replizieren können muss.

Ein Mechanismus der Evolution wie der genetische Code entsteht selbst als Adaptation. Die Verbesserung der Fitness ist dann indirekt gegeben, wenn die Nachkommen aufgrund eines solchen Mechanismus mit größerer Wahrscheinlichkeit eine höhere Fitness haben. Mit diesen Nachkommen verbreitet sich

---

<sup>13</sup> Der Erdboden und weitere Stoffe, die in kleineren Mengen benötigt werden, wie z. B. Spurenelemente, wurden weggelassen.

<sup>14</sup> Maynard Smith und Szathmáry äußern sich hier ungenau. Eine Evolution ist immer „fortgesetzt“, sonst könnte nicht von Evolution gesprochen werden, und das gilt auch schon, bevor sie unbegrenzte Replikatoren hat.

<sup>15</sup> Eine Matrize ist eine veraltete drucktechnische Vorrichtung, die eine beliebige Druckvorlage abformt, um sie zu vervielfältigen. Mit einer Matrize ist hier so etwas wie das Genom gemeint. Auf Grund des Genoms entsteht die spezifische Ausprägung des Organismus und sie wird repliziert, indem das Genom repliziert wird.

Maynard Smith und Szathmáry wollen vermutlich den Begriff des genetischen Codes vermeiden und durch eine allgemeinere Formulierung ersetzen, um unerwünschte Konnotationen von Information und Bedeutung zu vermeiden.

dann auch der veränderte evolutive Mechanismus. In einer Evolution können sich so also auch ihre eigenen Mittel entwickeln.

### 3.3 Komplexität, Individualität und Kontrolle

In der biologischen Evolution sind komplexe Organismen entstanden, die autonomes Verhalten zeigen und Individualität entwickeln können. Können diese Entwicklungen allein mittels Adaptationen erklärt werden, oder gibt es zusätzlich organisierende Einflüsse? Es ist zu zeigen, dass die Entstehung von Komplexität und Individualität möglich ist, ohne weitere Voraussetzungen annehmen zu müssen.

Was wird als Komplexität bezeichnet? Offenbar würde man eine kontingente Ansammlung nicht komplex nennen, auch wenn sie aus vielen unterschiedlichen Elementen bestehen würde, denn Komplexität beinhaltet eine gewisse Ordnung. Auf der anderen Seite würde man auch etwas so geordnetes wie einen einfachen gesetzmäßigen Zusammenhang nicht als komplex verstehen wollen. Komplexität bedeutet eine Ordnung, bei der eine vielfältige Verknüpfung besteht. Wie kann eine solche Ordnung in der Evolution entstehen? Nach Maynard Smith und Szathmáry geht eine Evolution nicht grundsätzlich mit einer Zunahme von Komplexität einher. Manche Organismen haben sich seit vielen Millionen Jahren nicht verändert, bei anderen haben sich sogar Organe zurückgebildet, die in ihrer Umwelt nicht benötigt werden.

Im Verlauf der biologischen Evolution kann sich die Komplexität eines Organismus erhöhen, indem neue Organe entstehen oder ihre funktionale Vernetzung zunimmt. Der entgegengesetzte Vorgang, dass Teile eines komplexen Organismus sich, etwa als Krebsgeschwulst, selbständig machen, darf dann demgegenüber nur ausreichend selten vorkommen.

Komplexe Organismen können sich auch bilden, indem zuvor autonome Organismen sich verbinden. Solche Vorgänge führen über eine Symbiose zu einer Endosymbiose und dem Verlust der autonomen Replikationsfähigkeit und müssen zur Erklärung einiger Stufen des Anfangs der biologischen Evolution vermutet werden. So wird beispielsweise angenommen, dass die Mitochondrien, die in den Zellen für grundlegende biochemische Umsetzungen verantwortlich sind, ursprünglich frei lebende Bakterien waren [Maynard Smith / Szathmáry 1999, 22]. In diesem Beispiel darf es aber auch nicht geschehen, dass die Mitochondrien sich auf Kosten der anderen Zellbestandteile vermehren.

Allgemein muss also erklärt werden, wie überhaupt die Kooperation der Teile eines Organismus fixiert werden kann, denn es „besteht die Gefahr, dass die Selektion auf der tieferen Ebene die Integration auf der höheren verhindert“ [Maynard Smith / Szathmáry 1995, 6]. Der Vorgang der Adaptation soll dafür ausreichen [Maynard Smith / Szathmáry 1995, 7]:

Die Übergänge müssen sich durch unmittelbare Selektionsvorteile für individuelle Replikatoren<sup>16</sup> erklären lassen.

In der Evolution entsteht Kooperation durch Adaptation, wenn beide Seiten einen evolutionären Vorteil dadurch haben.

Diese individuellen Vorteile einer Kooperation überwiegen gegenüber denen einer Verselbständigung, wenn die Kooperationspartner zusammen in Kompartimente eingeschlossen sind [Maynard Smith / Szathmáry 1995, 98]. Das können Zellen, Organe oder ganze Organismen sein, aber auch z. B. gemeinsame Bindungen an bestimmte Oberflächen oder Gerüste. Deshalb ist es für die Bildung komplexer Organismen nicht notwendig anzunehmen, dass zusätzlich zur Adaptation irgendwelche Ordnungsprinzipien wirken.

In einer anderen Sichtweise wird demgegenüber die Entstehung komplexer Organismen als Konfliktlösung angesehen, die durch eine übergeordnete Kontrollinstanz erfolgt und damit zur Herausbildung von Individualität führt. Diese Entwicklung könne nicht allein als Adaptation erklärt werden, so dass einige Autoren ein Prinzip der Selbstorganisation annehmen, das der Adaptation vorausgeht. So referiert z. B. Laubichler [2003, 337-8] zur Erklärung der Entstehung von Organismen aus einzelnen Zellen den Vorschlag<sup>17</sup>, dass

[...] the patterns of early development [...] can be explained as a result of a conflict between the „selfish“ interests of individual cells to maintain their own potential for indefinite replication and the „overriding“ interest of the whole organism to tightly control the fate of individual cells.

Individualität sei das Ergebnis einer Lösung dieses Konfliktes:

[...] Individuality in the sense of the distinct biological (physiological, developmental) integration of organisms is therefore a derived evolutionary outcome of this conflict between different levels of selection.

---

<sup>16</sup> Hier werden Organismen, die zur Replikation fähig sind, als Replikatoren bezeichnet.

<sup>17</sup> Laubichler bezieht sich auf **Buss, Leo W.:** *The Evolution of Individuality*. Princeton U. P. 1987.

Zu diesem Buch merken Maynard Smith und Szathmáry [1995, 246-7] an:

Inwieweit hat ein Konflikt zwischen der Selektion auf der Ebene der Zellen und der Selektion auf der Ebene der Organismen das Muster der Entwicklung beeinflusst? Buss (1987) zufolge muß ein solcher Einfluß eine entscheidende Rolle gespielt haben. Seine grundsätzliche Sicht der wichtigsten Ereignisse in der Evolution ähnelt der unseren. Seiner Meinung nach gab es eine Reihe entscheidender Übergänge zwischen verschiedenen Einheiten der Selektion, und seine Liste dieser Übergänge ist mit unserer nahezu identisch. Der erste Vorentwurf unseres Buches war stark von seinen Thesen beeinflusst. Dies hervorzuheben ist uns deshalb besonders wichtig, weil wir Buss im Detail nicht zustimmen können.

Buss vertritt heute eine eigene Version der Theorie der Selbstorganisation:

**Fontana, Walter / Buss, Leo W.:** *Towards a theory of biological organization. A programmatic statement*. Ohne Jahr, ohne Ort, Internet-Resource (vorgefunden 12. 3. 2008):

<http://www.santafe.edu/~walter/AlChemistry/Statement/organization.html>

Individualität müsste bedeuten, dass sich ein Exemplar von anderen derselben Variante unterscheidet, so dass von Individuen gesprochen werden kann. Aber das kann hier nicht gemeint sein, denn als „Ergebnis einer Evolution“ verändern sich nicht Exemplare, sondern Populationen. Laubichler will also sagen, dass in der Evolution komplexer Organismen notwendig *Voraussetzungen* für Individualität entstehen, die es den Exemplaren ermöglichen, individuell zu sein.

Solange mit „Individualität“ nicht mehr gemeint ist, als der durch Adaptation oder Zufall entstandene Einschluss in Kompartimente, kann man das so nennen. In irgendeiner Weise müssen sich die Exemplare von ihrer Umwelt abgrenzen lassen, wenn man Adaptation oder Evolution betrachten will. Das ist ein absolutes Minimum an vorausgesetzter Individualität. < Wenn eine solche Unterscheidung zur Umwelt überhaupt besteht. Das ist nicht bei gleichberechtigten Fällen wie Jäger und Beute. Es kann sogar umgekehrt sein: Das Nest, das sich mit Hilfe der Vögel reproduziert. > Man mag Zellen auch ein „Interesse“ an Nährstoffen zusprechen wollen, das sie vielleicht dadurch zum Ausdruck bringen, dass sie sich in Richtung einer höheren Konzentration dieser Stoffe bewegen. „Individualität“ kann sich demnach etwa als individuelles Streben nach Nahrung ausdrücken. Es ist möglich, aber vermutlich nicht notwendig, dass sich in einer Evolution eine solche weitergehende „Individualität“ entwickelt.

Welcher Zusammenhang soll nach Laubichler zwischen „Konflikt“ und „Individualität“ bestehen? Der Grundgedanke ist offenbar, dass die Regelung potentieller Konflikte zwischen Teilen des Organismus zu einem stärkeren Selbst führt. Die drei Motive in dieser Argumentation – die „Individualität“ des komplexen Organismus konstituiert sich durch „strenge Kontrolle“ der „egoistischen“ Interessen“ seiner Bestandteile – sollen genauer betrachtet werden.

Können, wie es in obigem Zitat heißt, individuelle Zellen ein egoistisches Interesse haben, ihr eigenes Potenzial zur unbegrenzten Vermehrung aufrechtzuerhalten? Was für ein Interesse wäre das, welches Verhalten hätte es zur Folge und welche Entität könnte Träger dieses Interesses sein? Mit „maintain“ ist ein Aufrechterhalten innerhalb der Folge von Generationen gemeint. Das bedeutet, dass das angesprochene Potenzial nicht das eines Exemplars, sondern das einer Variante ist. Die Variation hat bereits stattgefunden und die einzelne Zelle könnte nichts daran ändern, zu welcher Variante sie gehört. Sie hat wie alle anderen Zellen ein Interesse daran, möglichst lange zu leben, aber ihre *Überlebensfähigkeit* liegt bereits fest. Die Verfolgung ihres Lebensinteresses ist zwar Teil der Selektion, aber für die einzelne Zelle ist nur von Interesse, wie lange sie selbst lebt, nicht wie lange ihre Nachkommen leben könnten. Es kann also allenfalls ein objektives Interesse der einzelnen Zellen gemeint sein.

Aber auch diese Deutung ist noch nicht schlüssig. Das Potenzial zur Vermehrung betrifft eine einzelne Zelle negativ, weil die Erzeugung von Nachkommen Ressourcen für ihr eigenes Leben verbraucht. Gemeint sein kann also nur ein Interesse derjenigen Variante dieser Zellen, die individuell bleiben, statt sich in einen Gesamtorganismus einzugliedern. Träger des postulierten Interesses ist dann eine Vielheit, nämlich der Anteil dieser Variante an einer Popula-

tion. Es überdehnt aber den Begriff des Interesses, wollte man wie Laubichler behaupten, eine Variante in einer Population habe das Interesse, ihren Anteil zu vergrößern. Die besser angepasste Variante wird potentiell ihren Anteil vergrößern, aber das ist der normale Vorgang der Adaptation beziehungsweise Evolution. Bezeichnet man ihn als Interesse oder Problem oder Konflikt, so ist das eine Subjektivierung und trägt zur Erklärung weiter nichts bei. Die Realisierung von Entwicklungsmöglichkeiten in einer Evolution erfolgt durch zufällige Variation und natürliche Selektion und nicht durch die Verfolgung von Interessen oder als Lösung von Konflikten.

Auch die Vorstellung, dass zur Regelung widerstreitender „Interessen“ bei der Evolution eine „starke Kontrolle“ nötig sei, stellt eine Subjektivierung dar. Zunächst ist dagegen wieder einzuwenden, dass es keine Instanz gibt, der in irgendeiner auch nur übertragenen Bedeutung diese sogenannten Interessen vorliegen, so dass sie von ihr kontrolliert werden könnten. Das muss aber näher untersucht werden, denn die Entstehung von „Kontrolle“ ist trotzdem geradezu ein Kennzeichen von Evolution. Jeder entwickelte biologische Organismus enthält eine Vielzahl von Regelungsmechanismen, die seinen Zustand gegenüber Einflüssen der Umwelt stabilisieren, also z. B. seine Temperatur konstant halten. Es entsteht dann etwas, das ich als funktionalen Zusammenhang von Adaptation unterscheide. Ein solcher Mechanismus ist selbst der Evolution ausgesetzt, das, was er regelt, eben durch ihn nicht mehr.

Kontrollen erstrecken sich auch auf die Mechanismen der biologischen Adaptation selbst. So werden z. B. Fehler bei der Vervielfältigung des genetischen Codes repariert oder zu stark abweichende Keime abgestoßen. Aber ein Organismus kann Adaptation niemals vollständig durch Kontrollen ersetzen, denn sonst würde jede unvorhersehbare Veränderung der Umwelt negative Auswirkungen auf den Anteil der betreffenden Variante an der Population haben. Die zufällige Variation darf deshalb nicht völlig aufhören. Zwar entstehen vielfältige Kontrollen in einer Evolution, aber diese können nicht umgekehrt die Evolution vollständig kontrollieren.

Diese Zufälligkeit im Kern der Evolutionstheorie ist nicht von allen Biologen völlig akzeptiert. Die Adaptation wird dann z. B. als der Selbstorganisation<sup>18</sup> untergeordnet gesehen. Demgegenüber ist es wichtig zu erklären, dass es zur Entstehung von Organismen keiner besonderen Organisationsprinzipien bedarf. Maynard Smith und Szathmáry [1995, 9] weisen entsprechende Ansichten zurück und betonen die Überlegenheit der ungeordneten Regulation:

Durch Analogieschluß von der menschlichen Gesellschaft auf biologische Systeme im allgemeinen könnte man die These aufstellen, daß zur Aufrechterhaltung von Ordnung eine wie auch immer geartete Form zentraler Kontrolle erforderlich ist [...]. Tatsächlich besteht jedoch keine besonders enge Analogie. [...] Es

---

<sup>18</sup> Der Begriff der Selbstorganisation beschreibt richtig verstanden kein „Selbst“, sondern nur ein „von selbst“ bzw. „aus sich selbst heraus“. Man muss bei der Anwendung des Begriffes kritisch beobachten, ob nicht doch unversehens ein „Selbst“ impliziert wird.

gibt jedoch einen Zusammenhang, in dem das Bild von einer zentralen Kontrolle hilfreich sein kann. Wenn eine „egoistische“ Mutation in einem chromosomalen Gen auftritt, begünstigt die Selektion Suppressormutationen an jedem beliebigen anderen Genlocus. Der Rest des Genoms kann also den Wettkampf gewinnen – nicht weil hier irgendeine Analogie zur Abstimmung durch die Mehrheit bestünde, sondern wegen der großen Anzahl an Genloci und damit an möglichen Suppressormutationen, die jeder egoistischen Mutation gegenüberstehen. [...] In diesem Sinne sollte man Leighs (1971)<sup>19</sup> Bild von einem „Parlament der Gene“ verstehen.

Das ist einfach eine Frage der Wahrscheinlichkeit. In einem Organismus, in dem viele Organe kooperieren, ist es viel wahrscheinlicher, dass eine Variation sich ausbreitet, die die Kooperation stabilisiert, als eine, die die Kooperation aufbricht. Dabei kommt die Kooperation als Adaptation zustande, also durch zufällige Variation und natürliche Selektion und nicht als Verabredung oder unter Kontrolle. Von „Konflikten“, die etwa durch ein starkes Selbst geregelt werden müssten, kann also gar nicht erst die Rede sein. Zur evolutionären Entstehung komplexer Organismen, die aus kooperativ wirkenden Untereinheiten bestehen, ist keine Steuerung notwendig. Weder „strenge Kontrolle“ noch „egoistische Interessen“ spielen dabei eine Rolle.

Das bedeutet aber dennoch nicht, dass keine Individualität entstehen kann. Man beobachtet an den meisten lebenden Organismen ein Verhalten, das als Neugier oder Spontaneität erscheint. Der evolutionäre Vorteil dieses Verhaltens könnte sein, dass in der Vererbung nur allgemeine Hinweise zur Umwelt weitergegeben werden müssen und das Exemplar diese dann in seiner spezifischen Umwelt realisieren kann. Es reicht dann beispielsweise, dass Pflanzenfresser einen entsprechenden Appetit haben; welche bekömmlichen Pflanzen es in ihrer Umwelt gibt, können sie individuell herausfinden. In einer vielfältigen Umwelt könnte es so schließlich auch evolutionär vorteilhaft sein, wenn Exemplare derselben Variante unterschiedliche Charaktere herausbilden.

Aber es kann auch das Gegenteil eintreten. Eine starke Spezialisierung auf eine bestimmte Umwelt im Verlauf der Evolution kann dazu führen, dass Lebewesen wenig individuellen Spielraum besitzen. Es gibt kein Verhalten eines Organismus, das nicht für die Fitness seiner Variante relevant ist, und sei es auch nur, weil es Energie verbraucht, die vielleicht für etwas anderes besser aufgewendet würde. Für ein individuelles Verhalten werden neuronale Funktionen benötigt, aber gerade diese sind besonders energieaufwändig. Deshalb kann eine Entwicklung zu Individualität nicht notwendig stattfinden.

Man kann versuchen, diese Überlegungen zu verallgemeinern. Vor allem anderen ist es notwendig, Subjektivierungen zu vermeiden. Dass „die Evolution“ etwas „hervorbringt“ bedeutet nach wissenschaftlichem Konsens metaphorisch nur, dass in der Evolution etwas entsteht, und kann dann auch gleich durch eine neutrale Formulierung ersetzt werden. Will man zur Veranschaulichung einer evolutionstheoretischen Argumentation von einem „Interesse“

---

<sup>19</sup> Maynard Smith und Szathmáry [1995] zitieren: Leigh, E. G.: *Adaptation and Diversity*. Freeman, San Francisco 1971.

sprechen, so muss es sich um das tatsächliche nachweisbare objektive Interesse einer bestimmten Entität handeln. Das kann nur das Interesse eines Exemplars sein.

Bei einer Adaptation ist es ein grundsätzlicher Unterschied, ob man von den Interessen eines Exemplars oder denen einer Variante spricht. Eine Adaptation handelt nur von dem Anteil der Variante an der Population; das unterschiedliche Schicksal der einzelnen Exemplare ist dafür irrelevant; es zählt nur der durchschnittliche Reproduktionserfolg. Die Interessen eines Exemplars spielen deshalb nur insoweit eine Rolle für die Adaptation, wie sie zur Fitness der Variante beitragen. Die Fitness setzt sich zusammen aus Überlebensfähigkeit und Fruchtbarkeit. Eine Übereinstimmung zwischen den Interessen eines Exemplars und dem Erfolg der Variante gibt es nur für die Überlebensfähigkeit, wobei in der Evolution meist ein Verhalten entsteht, das eine Angst der Exemplare vor Gefahr ausdrückt. Dabei darf nicht vergessen werden, dass schon die Tatsache, dass komplexere Organismen sterblich sind, nicht im Interesse eines Exemplars ist, sondern der Effizienz des Mechanismus der Adaptation dient, indem sie bewirkt, dass sich Varianten mit größerer Fitness schneller durchsetzen. In Bezug auf die Fruchtbarkeit steht das Interesse eines Exemplars im Widerspruch zum Erfolg der Variante. In der Evolution entsteht deshalb meist eine Kompensation für den Aufwand der Fruchtbarkeit des Exemplars, etwa als Lustgewinn.

Es zeigt sich somit, dass sinnvoll von Interessen nur bei Exemplaren gesprochen werden kann. Für eine Variante zählt nur die Fitness. Dies bewirkt, dass in der Evolution Varianten entstehen, bei denen die Interessen der Exemplare der Fitness ihrer Variante untergeordnet sind, und dass der Begriff Interesse in Bezug auf Varianten nicht verwendet werden kann. Dies gilt umso mehr für die Evolution insgesamt. Es gibt kein hypothetisches Interesse der Evolution, die Evolution hat kein Ziel.

Nach der anerkannten Sicht erhalten die Exemplare eine gewisse Autonomie und Individualität nur, wenn dies für die Fitness ihrer Variante förderlich ist oder einen für die Fitness unwichtigen oder unvermeidbaren Nebeneffekt anderer Bildungen darstellt. Die Abhängigkeit von der Anpassung an die Umwelt scheint die Autonomie zu begrenzen. Man darf sich aber bei dieser Frage auch nicht zu Übertreibungen hinreißen lassen und etwa meinen, nur Autonomie gegen die Evolution sei des Begriffes wert. Autonomie besteht nicht aus reiner Willkür, sondern darin, dass individuelle Ziele verfolgt werden können. Der in der Evolution entstandene Organismus ist die Basis für die Ausübung irgendeiner Autonomie und diese wird sich nicht gegen ihn richten wollen.

Um zu vermeiden, dass diese Ausführungen als Verteidigung des Sozialdarwinismus missverstanden werden können, ist noch eine Bemerkung zum Status des Menschen angebracht. Die genannten Argumente gelten auch für den Menschen, soweit dieser der Evolution unterliegt. Offenbar hat aber die Evolution dazu geführt, dass der Mensch mit der Fähigkeit ausgestattet ist, seine Umwelt zu verstehen und gezielt zu verändern. Deshalb kann es kein darwinistisches

Argument dafür geben, seine Angelegenheiten dem blinden Spiel der Kräfte zu überlassen, statt diese geistigen Fähigkeiten zu benutzen.

Als bisheriges Fazit lässt sich zusammenfassen: einzige notwendige Voraussetzung für eine Evolution ist die Möglichkeit von Adaptation, allerdings muss dabei auch zufällige Variation stattfinden. In einer stattfindenden Evolution sind die Voraussetzungen der erblichen Variation und Fitness immer schon gegeben und jede Adaptation geht von einer Konstellation aus, die schon so gut adaptiert ist, dass sich der betreffende Organismus in seiner Umwelt reproduziert. Daraus lässt sich aber nicht der Umkehrschluss ziehen, dass jede Adaptation eine Evolution voraussetzt, denn schließlich muss diese einmal begonnen haben.

### 3.4 Beginn der biologischen Evolution

Eine Schwierigkeit ergibt sich daraus, dass viele Autoren unterschiedslos von einem Beginn der Evolution und dem Ursprung des Lebens sprechen. Die Frage, ab wann die Produkte einer Evolution als lebend zu bezeichnen sind, soll hier aber noch nicht gestellt werden. Deshalb soll es im Folgenden unabhängig vom Wortlaut der Zitate um den Beginn der Evolution gehen.

Man könnte annehmen, dass die Evolution mit einer ersten Adaptation begonnen haben muss. Dann wäre diese schon ein Beispiel für eine nichtbiologische Adaptation. Aber wie bereits festgestellt wurde, besteht eine Evolution nicht nur aus Adaptationen. Also kann der Ursprung der Evolution tatsächlich eine physikalisch-chemische Reaktion oder ein zufälliges Ereignis gewesen sein. Das entspricht der anerkannten Vorstellung, dass in einem relativ unwahrscheinlichen Vorgang eine selbstreproduzierende Entität entstanden ist, die dann erstmalig zur Adaptation fähig war.

Der Rückgriff auf unwahrscheinliche Vorgänge darf aber nicht zu weit gehen. Der Normalfall der Biologie ist anders: Nach dem Kontinuitätsprinzip<sup>20</sup> passt sich eine Variante durch Adaptation in kleinen Schritten an die sich verändernde Umwelt an. Dies ist jedoch nur möglich, wenn die Exemplare die Umweltveränderung soweit überstehen, dass die Generationenfolge nicht unterbrochen wird. Letzteres kann als Prinzip der Kontinuität der Umwelt<sup>21</sup> hinzugefügt werden [Lahav 1999, 160]:

Analogous to the principle of biological continuity, and in fact, as an implied complementary component of it, the principle of environmental continuity reflects the inseparability of living entities from their environment. Biological continuity can be maintained only if at least some of the biological entities are not destroyed or deactivated during evolution. The environmental continuity principle can thus be phrased as follows: For any biological evolutionary process to take place, there

---

<sup>20</sup> Siehe die Definition auf S. 10.

<sup>21</sup> Dieses ist ebenfalls nur ein Prinzip und kein Gesetz der Evolution. Man denke daran, dass es tatsächlich geschehen kann, dass Arten auf Grund von Umweltveränderungen aussterben, auch wenn sich die Umwelt kontinuierlich verändert.

must have been concomitant environmental continuity, both chemical-physical and geographical, through which biological continuity could have proceeded without interruption.

Auf Grund dieses Prinzips konnte der Zeitbereich, in dem die biologische Evolution vermutlich begonnen hat, stark eingegrenzt werden. Er umfasste demnach nicht mehr als 10 Millionen Jahre und muss direkt vor dem ersten geologischen Nachweis von Organismen vor 3,85 Milliarden Jahren gelegen haben [Lahav 1999, 158-60]:

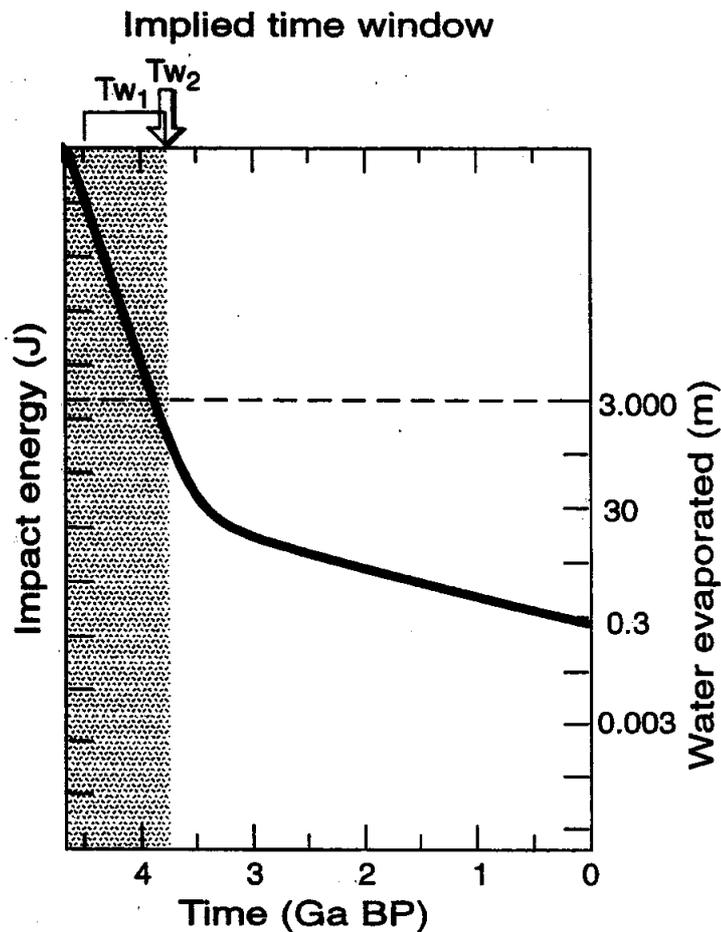


Bild 6: Beginn der biologischen Evolution

Die biologische Kohlenstoffchemie erfordert vermutlich zu Beginn eine wässrige Lösung. Der Zeitbereich TW1 beginnt deshalb vor 4,5 Mrd. Jahren, als die Erde genügend abgekühlt war, dass sich flüssiges Wasser ansammeln konnte, und endet mit den ersten Fossilien vor 3,85 Mrd. Jahren. Dieser Bereich wird weiter eingegrenzt, wenn man die Wirkung des Einschlags von Meteoriten berücksichtigt. Deren Energie (links), bzw. die Tiefe der dabei verdampfenden Wasserschicht (rechts), nimmt im Laufe der Zeit nach der dargestellten Kurve ab. Eine bis heute ununterbrochene Evolution kann begonnen haben, wenn bei einem Einschlag nicht mehr das gesamte flüssige Wasser verdampft ist, dessen größte Tiefe mit 3000 m angenommen wird. Es bleibt ein schmaler Zeitbereich TW2, dessen Breite durch die Ungenauigkeit der zugrundeliegenden Schätzungen bestimmt wird und der in der Grafik nur noch als

Zeitpunkt erscheint. Die Evolution begann demnach sofort, als sie möglich war.

Lahav weist darauf hin, dass dies nahelegt, dass der Beginn der Evolution fast zwangsläufig gewesen ist [1999, 175]:

[...] the great majority of origin-of-life researchers consider the emergence of life, under appropriate conditions, an inevitable event based on physics. Moreover, such conditions presumably exist on other planets elsewhere in the universe. The [...] origin-of-life process [...] is characterized by an enormous number of very small steps, each of which is likely to happen.

Das impliziert auch, dass die Evolution auf der Erde mehrfach auf unterschiedliche Weise begonnen haben kann. Bisher ist nur ein biologischer Stammbaum bekannt, aber es sind Untersuchungen im Gange, ob Relikte alternativer Stammbäume gefunden werden können.

In der anerkannten Sichtweise entstehen zu Beginn autokatalytische Zyklen, die dann einer primitiven Adaptation unterliegen [Maynard Smith / Szathmáry 1995, 34]:

[...] von zwei [autokatalytischen] Zyklen, die in derselben Umwelt vorkommen, [kann] derjenige mit der höheren Geschwindigkeitskonstante den anderen verdrängen. Dieser Prozeß ist der Konkurrenz von Arten analog. Wie bei der Verdrängung einer Art durch eine andere [...] wird auch ein Kreislauf einen anderen nur dann ersetzen, wenn beider Wachstum durch dieselben aus der Umwelt bezogenen Nährstoffe begrenzt ist. Wenn zwei Kreisläufe verschiedene Nährstoffe benötigen, können sie koexistieren.

Das sei aber noch keine Evolution, denn diese beinhaltet eine fortgesetzte Weiterentwicklung:

Um von Evolution sprechen zu können, reicht Autokatalyse allerdings nicht aus. Vielmehr müssen dazu von Zeit zu Zeit neue Varianten chemischer Verbindungen – Mutanten – entstehen, die sich in der Folge auch replizieren. Bei Autokatalyse müßte demnach in einem Zyklus [...], falls  $A_1$  durch ein anderes Molekül  $A_2$  ersetzt würde, fortan  $A_2$  produziert werden. Das ist natürlich in der Regel nicht der Fall, auch wenn Wächtershäuser (1992)<sup>22</sup> einige hypothetische, aber chemisch plausible Beispiele anführt.

Für die weitere Entwicklung der ersten zu einer Adaptation geeigneten Reaktionszyklen gibt es zwei Ansätze, „Metabolismus zuerst“ und „Vererbung zuerst“, die der Unterscheidung von Phänotyp und Erbfaktoren entsprechen [Lahav 1999, 189-90]:

The essential attributes of living entities may be divided into phenotypic and hereditary. The first one is essentially metabolism, with its cycles of chemical reactions, driven by an extrinsic source of energy; the latter attribute has to do with

---

<sup>22</sup> Maynard Smith und Szathmáry verweisen auf: **Wächtershäuser, G.:** *Groundworks for an evolutionary biochemistry ...* In: *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 58 (1992) 85-201. Wächtershäuser ist ein Vertreter der These „Metabolismus zuerst“, wobei er die Bindung autokatalytischer Zyklen an eine chemisch aktive Oberfläche postuliert.

template-directed syntheses of organic polymers. Based on the principle of biological continuity, it is assumed that this apparent duality is very old. [...]

In der ersten Sichtweise entstanden in der Evolution zuerst unterschiedliche Metabolismen, während noch einfache Replikation<sup>23</sup> stattfand:

The origin of life is phenotypic: This is the „metabolism came first“ postulate, where the metabolic systems had a kind of replication not based on template-directed synthesis. Only later on did these systems acquire the ability to synthesize the building blocks from which the replicating polymers were made.

In der zweiten Sichtweise entwickelten sich in der Evolution zuerst flexible Replikatoren und auf dieser Grundlage dann erst differenzierte Metabolismen:

The origin of life is hereditary: This is the „heredity came first“ postulate, according to which replicating systems („replicators“) came first by means of natural selection: Those replicators that multiply most efficiently in their chemical environment would be selected; the ability to affect the chemical environment was acquired later, by the successors of these entities (Maynard Smith and Szathmáry, 1995). [...]

Bei beiden Ansätzen setzen Adaptation und später Evolution bei verschiedenen Autoren zu verschiedenen Zeitpunkten ein. Der Beginn von Leben bleibt dann relativ unbestimmt, solange kein eigenständiges Kriterium für Leben benutzt wird. Als Fazit kann aber zusammengefasst werden, dass für eine Evolution außer Autokatalyse und Adaptation keine zusätzlichen Voraussetzungen angenommen werden.

### 3.5 Definition von Leben

Es gehört zum Begriff einer Evolution, dass sie fortschreitet. In einer fortschreitenden Evolution kann eine gewisse Autonomie der Exemplare gegenüber der Umwelt entstehen, diese sollten wir als Kennzeichen von Leben ansehen.

Wenn es nach dem Namen der „Biologie“, nämlich der Wissenschaft vom Leben ginge, sollte „Leben“ die intendierten Anwendungen der Biologie auszeichnen. Der Begriff ist jedoch nicht rein naturwissenschaftlich, so dass er in der biologischen Fachliteratur im Allgemeinen nicht positiv definiert und selten verwendet wird [Toepfer 2005, 157-8]:

Die alltagssprachlichen und humanwissenschaftlichen Bezüge des Begriffs geben der Biologie – ihrem Selbstverständnis nach die „Wissenschaft vom Leben“ – einen Begriff vor, der in dieser Naturwissenschaft in bestimmter Weise interpretiert und präzisiert wird; das Vorverständnis erschwert der Biologie aber gleichzeitig eine eigenständige Definition ihres Grundbegriffs. Der Begriff des Lebens gilt in der Biologie daher meist als vorausgesetzt und wird in der Regel nicht explizit problematisiert oder definiert.

In der Biologie herrscht der Begriff des Organismus vor. Leben bezeichnet dann nach Toepfer [2005, 158] den besonderen Zustand, den Organismen bei ihren typischen Tätigkeiten, wie Stoffwechsel und Fortpflanzung, haben. Dabei

---

<sup>23</sup> Zu den Typen von Replikation siehe S. 14.

kann von einem Exemplar gesprochen werden („Das Leben eines Birkenspanners“), einer Menge von Exemplaren („Leben in der Wüste“) und sogar von der Abfolge aller Lebewesen („Die Entstehung des Lebens auf der Erde“).

In der Biologie ist von Leben explizit dann die Rede, wenn es um die Abgrenzung geht, wie und wann in der Geschichte der Evolution das Leben beginnt, und wenn beispielsweise darüber diskutiert wird, ob Viren als lebend angesehen werden sollen.

Lahav [1999, 110] unterscheidet

real (absolute) life criteria and potential life criteria

Reale Kriterien seien:

attributes that a living system must inherently possess

Dabei müsse man fragen:

What are the minimum number of elements that we have to add to the non-living physical system to have the minimum living system?

Kriterium für die Möglichkeit von Leben sei die Fähigkeit zur Evolution [111]:

The „potential life“ seems to be similar or even identical with „the capacity to evolve“.

Eine solche Definition liefern Maynard Smith und Szathmáry [1995, 16]:

Man definiert jede Einheit als lebendig, bei der man Vermehrung, Variabilität und Vererbung findet. Dieser zuerst von Muller (1966)<sup>24</sup> vorgeschlagenen Definition liegt die folgende Überlegung zugrunde: Eine Population von Einheiten mit diesen Eigenschaften wird sich durch natürliche Auslese entwickeln und dadurch voraussichtlich die zum Überleben und für die Fortpflanzung erforderlichen komplexen Anpassungen erwerben, die für Lebewesen charakteristisch sind.

Dies sind nichts weiter als die notwendigen Voraussetzungen von Adaptation und damit, wie ausgeführt, auch die der Evolution. Damit werden alle Probleme, zusätzliche Bedingungen für Evolution und Leben zu definieren, vermieden. Aber dieses Vorgehen bleibt unbefriedigend. Maynard Smith und Szathmáry setzen dabei zusätzlich unerwähnt voraus, dass Evolution stattfindet, also eine entsprechende Umgebung vorhanden ist und zu ihr passende zufällige Variationen eintreten. Selbst dann bedeutet „voraussichtlich“, dass keine hinreichende Bedingung gegeben wird, so dass dies keine echte Definition darstellt.

Mit dieser Definition besteht jedenfalls die Gefahr eines argumentativen Kurzschlusses. Zwar gibt es eine mögliche Begründung eines Zusammenhangs von Evolution und Leben. Wie oben schon angedeutet, kann in einer Evolution eine gewisse Autonomie gegenüber der Umgebung entstehen. Aber wenn nur gesagt wird, dass in einer Evolution grundsätzlich Leben entsteht, dann ist über Leben positiv noch nichts ausgesagt, dann müsste immer noch definiert werden,

---

<sup>24</sup> Maynard Smith verweist auf: **Muller, H. J.:** *The gene material as the initiator and organizing basis of life.* In: *American Naturalist* 100 (1966) 493-517.

was Leben zusätzlich zu Evolution meint. Jedenfalls kann es dann zu Beginn einer Evolution Adaptation und Evolution geben, ohne dass die Einheiten leben. Insofern sollten Leben und Evolution prinzipiell unabhängig voneinander definiert sein, auch wenn das uns bekannte Leben historisch so entstanden ist.

Wir können stattdessen immer noch versuchen, wie oben vorgeschlagen, den „besonderen Zustand, den Organismen bei ihren typischen Tätigkeiten haben“ direkt zu charakterisieren. Dieses Verständnis nennt Toepfer [2005, 160-2] den biologischen Lebensbegriff:

Der biologische Lebensbegriff:  
Selbstbewegung, Selbsterhaltung, Selbstorganisation

Toepfer kritisiert diesen Begriff als noch unzureichend, da er auch auf unbelebte Gegenstände zutreffen könne [162]. Er nimmt in seinen Definitionsversuch [169] dann die Begriffe Organismus und auch wieder Evolution auf. Damit sei [170]

der Lebensbegriff in Hinsicht auf seinen naturwissenschaftlichen Gebrauch umrissen.

In der anerkannten Sicht der Biologie wird also angenommen, dass Leben Evolution voraussetzt. Ob dies richtig ist, braucht hier aber nicht weiter diskutiert zu werden, denn jedenfalls setzt Evolution nicht Leben voraus.

## Abbildungen{ INHALT Abbildungen}

Überlebensfähigkeit	5
Fruchtbarkeit	5
Fitness	6
Katalyse als Kreisprozess	12
Replikation als Autokatalyse	13
Beginn der biologischen Evolution	22

## Literatur{ INHALT Literatur}

**Brandon, Robert N.** [1990]: *Adaptation and Environment*. Princeton U. P. 1990.

**Darwin, Charles** [1859]: *Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl ...* Bibliographisches Institut, Leipzig und Wien o. J. Orig.: *On the origin of species by means of natural selection ...* John Murray, London 1859.

**Dawkins, Richard** [1996]: *The Blind Watchmaker. Why the evidence of evolution reveals a universe without design*. New edition, Norton & Company, New York 1996.

**Gould, Stephen Jay / Lewontin, Richard C.** [1978]: *The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm. A Critique of the Adaptationist Programme*. Proc. R. Soc. London 205 (1978) 581-598. Hier nach: Sober [1994] 73-90.

**Hall, Brian K. / Olson, Wendy M. (Hg.)** [2003]: *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Harvard U. P., Cambridge (Mass.) 2003.

**Kondepuli, Dilip** [1988]: *Parity Violation and the Origin of Biomolecular Chirality*. In: Weber / Depew / Smith [1988], 41-50.

**Krohs, Ulrich** [2007]: *Philosophie der Biologie*. Vorlesung Hamburg SS 07. Präsentationsmaterial, eigene Notizen.

**Krohs, Ulrich / Toepfer, Georg (Hg.)** [2005]: *Philosophie der Biologie. Eine Einführung*. stw 1745, Suhrkamp Vg., Frankfurt/Main 2005.

**Lahav, Noam** [1999]: *Biogenesis. Theories of Life's Origin*. Oxford U. P., 1999.

**Laubichler, Manfred D.** [2003]: *Selection: Units and Levels in Developing Systems*. In: Hall / Olson [2003], 332-41.

**Maynard Smith, J.** [1998]: *Evolutionary Genetics. Second Edition*. Oxford U. P. 1998.

**Maynard Smith, John / Szathmáry, Eörs** [1995]: *Evolution. Prozesse, Mechanismen, Modelle*. Spektrum Akad. Vg., Heidelberg u. a. 1996. Übers. v.: *The major transitions in evolution*. Freeman / Spektrum, Oxford u. a. 1995.

<Maynard Smith / Szatmáry [1995] sollte durch das englische Original ersetzt werden. Dabei können an verschiedenen Stellen die vermuteten Unklarheiten aufgeklärt werden.>

**Maynard Smith, John / Szathmáry, Eörs** [1999]: *The Origins of Life. From the birth of life to the origin of language*. Oxford U.P., Paperback 2000 (orig. 1999). Popularisierte Fassung v.: *The major transitions in evolution*. Freeman / Spektrum, Oxford u. a. 1995.

<Maynard Smith / Szatmáry [1999] kann vermutlich durch das englische Original von Maynard Smith / Szatmáry [1995] ersetzt werden.>

**Mayr, Ernst** [2001]: *Das ist Evolution*. Goldmann, München 2005. Orig.: *What Evolution Is*. Basic Books, New York 2001.

**Sober, Elliott (ed.)** [1994]: *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. Second edition. MIT P., Cambridge 1994.

**Steyer, Rolf** [2003]: *Wahrscheinlichkeit und Regression*. Springer, Berlin u. a. 2003.

**Toepfer, Georg** [2005]: *Der Begriff des Lebens*. In: Krohs/Toepfer (Hg) [2005] S. 157-74.

**Weber, Bruce H. / Depew, David J. / Smith, James D. (eds.)** [1988]: *Entropy, Information, and Evolution*. MIT Press, Cambridge u. a. 1988.

---

Datei: Philosophie/Dissertation/Kolloquium5.doc

Version: 2.395

Druckdatum: 13. 04. 08

© Eckehard Seidl, 2008

---