

Jürgen Jost

Biologie und Mathematik



Springer Spektrum

Biologie und Mathematik

Jürgen Jost

Biologie und Mathematik

Jürgen Jost
Max-Planck-Institut für Mathematik
in den Naturwissenschaften
Leipzig, Deutschland

ISBN 978-3-662-59479-7 ISBN 978-3-662-59480-3 (eBook)
<https://doi.org/10.1007/978-3-662-59480-3>

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Springer Spektrum

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2019

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung, die nicht ausdrücklich vom Urheberrechtsgesetz zugelassen ist, bedarf der vorherigen Zustimmung des Verlags. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Bearbeitungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Die Wiedergabe von allgemein beschreibenden Bezeichnungen, Marken, Unternehmensnamen etc. in diesem Werk bedeutet nicht, dass diese frei durch jedermann benutzt werden dürfen. Die Berechtigung zur Benutzung unterliegt, auch ohne gesonderten Hinweis hierzu, den Regeln des Markenrechts. Die Rechte des jeweiligen Zeicheninhabers sind zu beachten.

Der Verlag, die Autoren und die Herausgeber gehen davon aus, dass die Angaben und Informationen in diesem Werk zum Zeitpunkt der Veröffentlichung vollständig und korrekt sind. Weder der Verlag, noch die Autoren oder die Herausgeber übernehmen, ausdrücklich oder implizit, Gewähr für den Inhalt des Werkes, etwaige Fehler oder Äußerungen. Der Verlag bleibt im Hinblick auf geografische Zuordnungen und Gebietsbezeichnungen in veröffentlichten Karten und Institutionsadressen neutral.

Verantwortlich im Verlag: Stefanie Wolf

Springer Spektrum ist ein Imprint der eingetragenen Gesellschaft Springer-Verlag GmbH, DE und ist ein Teil von Springer Nature.

Die Anschrift der Gesellschaft ist: Heidelberger Platz 3, 14197 Berlin, Germany

Vorwort

Halt, warum nicht „Mathematik und Biologie“? Steht die Königin der Wissenschaften, die Erforschung der tiefstliegenden Strukturen, die Grundlage jeder ernsthaften Naturwissenschaft, im Rang etwa hinter der Käfersammelei, oder deren modernisierter Variante, der weitgehend automatisierten und demnächst sicherlich auch vollständig kommerzialisierten Gensequenzierung?

Nun, diese Frage ist provokant, aber völlig falsch gestellt. Wenn es um mehr gehen soll, als für die Differentialgleichung, aus der man schon jedes Epsilon herausgequetscht hat, noch irgendwo eine mehr oder weniger beliebige, allenfalls halbwegs plausible Anwendung zu finden, so muss man sich zunächst auf die Erfahrungswissenschaft einlassen, und zwar nicht nur auf die von ihr zusammengetragenen Resultate, sondern vor allem auch auf ihre grundlegenden Konzepte. Wenn es also zu einem fruchtbaren und sinnvollen Dialog zwischen Biologie und Mathematik kommen soll, so können nicht die in der Mathematik bislang entworfenen Strukturen und entwickelten Methoden im Vordergrund stehen, sondern es müssen zuerst die für die Biologie wichtigen Fragestellungen erfasst werden.

Vor allem stellt aber die in der eingangs aufgeworfenen Frage verwandte Charakterisierung eine völlige Verkennung der Biologie als Wissenschaft dar. Aber auch der entgegengesetzte Ansatz, nämlich die Auffassung der Biologie als einer Variante der Physik, der Naturwissenschaft par excellence, an deren Abstraktionsgrad, Methoden und Standards sich jede andere Naturwissenschaft zu messen hätte, ignoriert die Autonomie der Biologie als eigenständiger Wissenschaft mit einem eigenen Gegenstandsbereich. Die Physik erzielt ihre Erfolge aus ihrem Reduktionismus, aus ihrer Fähigkeit, die Phänomene der Wirklichkeit auf immer grundlegendere und abstraktere – und damit quasi automatisch auch immer tiefere Mathematik erfordernde – Strukturen zurückzuführen, bis hin zu der in der Superstringtheorie sich andeutenden „Theorie von Allem“. Die Biologie dagegen ging von dem lange Zeit kaum hinterfragten Phänomen des Lebens aus. Daher bewegte sie sich traditionell im Spannungsfeld zwischen dem ganzheitlichen Erfassen, so leidenschaftlich beispielsweise von Goethe vertreten, und der zergliedernden Analyse des Einzelphänomens, zwischen der rein deskriptiven morphologischen Klassifikation der Formen und Gestalten des Lebendigen und der

kausalen physiologischen Erklärung der Vorgänge, zwischen dem Lebewesen als aus dem Zusammenwirken verschiedenartiger Teile entstehender Einheit und der Untersuchung spezifischer Moleküle oder Reaktionen in einer Zelle. Die moderne Molekularbiologie hat es erstmals ermöglicht, auf wissenschaftliche Weise über den Ursprung des Lebens zu spekulieren, und hat gleichzeitig dieses für die Biologie bislang konstitutive Konzept reduzierbar, zergliederbar gemacht und damit aufgelöst. Derart verunsichert, versucht man nun in manchen Bereichen der Biologie, insbesondere der Ökologie, als Ersatz einen neuen Begriff von „System“ zu entwickeln, wobei hier aber wohl noch eine tiefer eindringende theoretische Analyse geleistet werden muss. Gleichzeitig gelingt es den sich außerordentlich schnell entwickelnden experimentellen Techniken der Biologie, immer umfangreichere und genauere Daten zu sammeln und immer komplexere Vorgänge einer naturwissenschaftlichen Untersuchung und Modellierung zugänglich zu machen, bis hin zu den beim Denken und Fühlen im Gehirn ablaufenden neurophysiologischen Prozessen.

Während Biologielernende und -lehrende oft Probleme mit dem abstrakten und stringenten Formalismus der Mathematik haben, trifft man umgekehrt auch als Mathematiker auf einige Schwierigkeiten, wenn man sich ernsthaft mit der Biologie auseinandersetzen will. Dies beginnt schon mit dem völlig unterschiedlichen Verlauf der Geschichte der beiden Fächer. Auch wenn wir uns vielleicht manchmal über die Schwierigkeiten, die die alten Babylonier, Ägypter, Inder und Chinesen mit manchen elementaren Rechenoperationen hatten, oder über die umständliche und ungeeignete Zahlenschreibweise der Römer wundern, so erkennen wir doch schon in der griechischen Antike mathematische Leistungen von bleibendem Wert. Und seit dem Beginn der Neuzeit ist die Geschichte der Mathematik für uns eigentlich eine Geschichte des stetigen Fortschritts. Dagegen erscheinen die bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts dominierenden Vorstellungen der Biologie heutzutage – zunächst einmal – nicht nur als falsch, sondern meist sogar als grundsätzlich verfehlt, grotesk und absurd. Andererseits war in den letzten anderthalb Jahrhunderten der Fortschritt der Biologie rasant, und er scheint sich immer weiter zu beschleunigen, so dass die gründlichen mathematisch Denkenden vielleicht Schwierigkeiten bekommen, jede neue Wendung der Biologie gedanklich mitzuvollziehen. Was heute noch als Lehrbuchweisheit in der Biologie galt, ist vielleicht morgen schon obsolet. (Überhaupt gibt es in der Biologie viel weniger gute Lehrbücher als in der Mathematik, und man kann dort auch weniger unumstößliche Gewissheiten als vielmehr selektive Interpretationen von Datenmaterial finden, die sich oftmals in den verschiedenen Büchern auch noch deutlich voneinander unterscheiden.) Dies macht sich sogar in den Schulen bemerkbar. Während sich beispielsweise die Inhalte des Mathematikunterrichtes in den Gymnasien kaum schneller verändern als diejenigen des Lateinunterrichtes, muss das Biologiecurriculum für die Oberstufe oftmals innerhalb weniger Jahre völlig neu konzipiert werden.

Und wir vermissen vielleicht auch die akzeptierte Vorgehensweise der Physik, wo die Resultate sorgfältig konzipierter Experimente im Kontext klar formulierter Theorien bewertet und verstanden werden können, wenn plötzlich mit einer neuen Technologie

riesige Datensätze erhoben werden, deren Bedeutung ohne einen geeigneten theoretischen Rahmen erst einmal völlig unklar bleibt. Und auch die unter mathematisch Forschenden beliebte platonische Philosophie der ewigen Wahrheiten ist für die Biologie völlig ungeeignet und stellt dort ein Erkenntnishindernis dar. Unter solchen Umständen muss das vorliegende Werk also erst einmal Verständnis für die Fragestellungen, Methoden und theoretischen Konzepte der Biologie wecken.

Die Sicht auf die Biologie ist vielleicht auch zu lange von dem Popperschen Wissenschaftsverständnis geprägt worden, das als wissenschaftliche Arbeitsweise nur die Erstellung von Hypothesen gelten lässt, aus denen falsifizierbare Prognosen abgeleitet werden können, die dann anschließend nach rigorosen Kriterien überprüft werden sollen, und deswegen insbesondere die Darwinsche Theorie aus dem Kreis der Wissenschaft ausschließen will. Nun ist es tatsächlich nicht das primäre Ziel der Evolutionsbiologie, falsifizierbare Hypothesen aufzustellen. Es geht viel mehr um die Erklärung rezenter Erscheinungsformen des Lebendigen aus unterschiedlichen Reproduktionsraten in Vorgängerpopulationen. Im Übrigen wäre auch das Erstellen anhand von Faktenmaterial überprüfbarer Hypothesen sicher nicht das Ziel der Mathematik. Wie in der Evolutionsbiologie geht es für uns mathematisch Forschende um das Erklären und Verstehen, und nicht um das Prognostizieren. Natürlich ist die Theorie von Popper zur Begründung der Vorgehensweise der physikalischen Wissenschaften nicht ungeeignet, auch wenn der permanente Versuch der Falsifizierung von Hypothesen wohl kaum der tatsächlichen Arbeitspraxis der meisten physikalisch Forschenden entspricht. Die Evolutionsbiologie ist in gewissem Sinne eine historische Wissenschaft, wie beispielsweise auch die Kosmologie, insofern als sie gegenwärtige Zustände aus Prozessen in der Vergangenheit erklären will. Insofern ist eine wesentliche Frage der Biologie diejenige nach dem „Warum?“. Und die Beantwortung dieser Frage gelingt ihr sogar in vieler Hinsicht besser als der Physik. Während die Physik auf Fragen wie „Warum gab es den Urknall?“ oder „Warum beträgt der Wert der Lichtgeschwindigkeit ca. 300.000 km/sec, und nicht etwa das Doppelte?“ (wobei zur Vereinfachung des Argumentes mal die Beziehungen zwischen Maßeinheiten und Lichtgeschwindigkeit weggelassen werden) keine schlüssigen Antworten liefert, kann die Biologie durchaus etwas zu so schwierigen Fragen „Warum gibt es das menschliche Auge?“ sagen, indem sie die Evolution des Auges über lichtempfindliche Schichten in einfacher gebauten Organismen zurückverfolgt und gleichzeitig die genetischen Mechanismen der Steuerung des Aufbaus komplexer Funktionsorgane entschlüsselt. Auch der grundlegenden Frage „Warum gibt es überhaupt Leben?“ kann man sich mit wissenschaftlichen Methoden nähern, indem man Modelle für die Entstehung und Stabilisierung autokatalytischer chemischer Reaktionsprozesse in der Ursuppe aufstellt. Die wesentliche Frage, welcher der beiden grundlegenden Aspekte des Lebens, Stoffwechsel oder Fortpflanzung, zuerst entstand, wird auf die entsprechenden biochemischen Trägermoleküle, also Proteine (in der älteren Literatur „Eiweiße“ genannt) oder DNS (Desoxyribonucleinsäure; im Englischen DNA), verlagert. Als mögliche Antwort zeichnet sich vielleicht ab, dass das Leben mit RNS (Ribonucleinsäure; englisch RNA) angefangen hat. RNS vermittelt heute zwischen DNS und Proteinen, hat aber gleichzeitig sowohl Möglichkeiten

der Selbstreplikation als auch der metabolischen Reaktion. Diese sind zwar jeweils weniger stabil oder leistungsfähig als bei DNS bzw. Proteinen, aber dafür kann die RNS eben beides. Allerdings handelt es sich hierbei wohl eher um Vorstufen des Lebens, und der Begriff des „Lebens“ selbst wird dadurch notwendigerweise etwas unscharf, wie oben schon thematisiert. – Jedenfalls bewegt sich die heutige Biologie im Spannungsfeld der Fragen nach dem „Warum?“ – die Domäne der Evolutionsbiologie – und dem „Wie?“, wo die Molekularbiologie in den letzten Jahrzehnten phantastische Fortschritte gemacht hat. Die Brücke zwischen diesen beiden Zugangsweisen ist allerdings manchmal etwas brüchig.

Was kann nun in dieser Situation die Mathematik in die Biologie einbringen und für die Biologie leisten? Eine abstrakte Klärung der Grundbegriffe oder die Bereitstellung konkreter Methoden beispielsweise zur numerischen Lösung schwieriger Differentialgleichungen oder zur statistischen Auswertung unübersichtlicher Datensätze? In gewisser Weise beides, und ich werde in diesem Essay argumentieren, dass die in der aufgestellten Alternative implizit enthaltene Trennung von reiner und angewandter Mathematik, zwischen abstrakten Strukturen und konkreten Verfahren, zwischen Schreibtisch und Supercomputer, weder für die Biologie fruchtbar noch für die Mathematik zuträglich ist.

Jedenfalls möchte ich nicht nur darlegen, wo mathematisches Denken und mathematische Methoden in der Biologie angewandt worden sind oder, wichtiger, möglicherweise eingesetzt werden können, sondern auch bei mathematisch Forschenden Verständnis für die eigentlichen Fragestellungen der Biologie wecken.

Manches in der Biologie wirkt sehr befremdlich auf Leute, die in den formalen Wissenschaften ausgebildet sind. Während wir wohl zugeben müssen, dass in der Mathematik und auch in der Physik sehr viel belangloses Zeug publiziert wird, so ist doch das meiste davon zumindest formal richtig, in der Mathematik sicher noch mehr als in der Physik, wegen unserer geringeren Publikationsfrequenz und des sorgfältigeren Begutachtungsprozesses. Aber in den öffentlichen Diskussionen haben die Physikerinnen und Physiker fast immer die sachlichen, logisch schlüssigen und wissenschaftlich fundierten Argumente auf ihrer Seite. In den theoretischen Diskussionen in der Biologie werden dagegen nicht selten logisch nicht wirklich stichhaltige Argumente vorgebracht. Insbesondere in öffentlichen Diskussionen zwischen Biologen und Nichtbiologinnen muss man manchmal verwundert feststellen, dass beide (oder in manchen Debatten auch noch mehr) Seiten puren Unsinn verzapfen, wenn es beispielsweise um Themen wie das Verhältnis von Veranlagung und Umwelt („nature vs. nurture“ im Englischen) oder Erziehung oder gar um die Frage geht, inwieweit Geschlechterrollen biologisch determiniert oder kulturell konstruiert sind, oder auch allgemeiner um das Wesen der menschlichen Sexualität. (Es soll hier aber in keiner Weise bestritten werden, dass biologisches Fachwissen für viele aktuelle gesellschaftliche Fragen, z. B. im Bereich des Umweltschutzes, unabdingbar ist und eine entscheidende und positive Rolle in den diesbezüglichen Diskussionen spielen sollte.) Auch werden biologische Theorien häufig durch politische Ideologien ausgebeutet. Inwieweit formalwissenschaftlich Ausgebildete

solche Debatten versachlichen und solchen ideologischen Vereinnahmungen entgegen-treten können, soll hier allerdings weitgehend dahingestellt bleiben. In dem vorliegenden Essay werden zumeist nur innerbiologische Fragestellungen und Argumentationslinien kritisch analysiert. Vor allem sollen aber die Möglichkeiten der mathematischen Formalisierung biologischer Sachverhalte ausgelotet werden. Schon allein dies kann oftmals zu einer deutlichen Versachlichung beitragen. Und dass es keine einfache Alternative zwischen Veranlagung und Umwelt gibt, sondern dass bei der Herausbildung eines Lebewesens innere Anlagen und äußere Einflüsse in oft komplementärer Weise ineinandergreifen, kann auch durch informationstheoretische Konzepte formalisiert und quantifiziert werden.

Aber zurück zur Konzeption des vorliegenden Buches. Weil, wie im ersten Kapitel genauer erläutert wird, die Biologie im Gegensatz zur Mathematik als Wissenschaft nicht methodisch, sondern inhaltlich bestimmt ist, werde ich die nachfolgenden Ausführungen nicht nach methodischen, sondern nach inhaltlichen Gesichtspunkten strukturieren, auch wenn dies bedingt, dass ein und derselbe mathematische Ansatz an verschiedenen Stellen auftreten wird, wie beispielsweise die Reaktions-Diffusions-Gleichungen bei der genetischen Steuerung, der Physiologie, der Ökologie und der Neurobiologie. Dieses Vorgehen wird dadurch begünstigt, dass ich bei mathematisch ausgebildeten Lesern und Leserinnen davon ausgehen kann, dass die grundlegenden mathematischen Ansätze bekannt sind.¹ Eine systematischere Darstellung der mathematischen Methoden habe ich in Jost (2014) vorgelegt.

Aus offensichtlichen Gründen kann meine Präsentation in diesem Rahmen nicht vollständig und umfassend, sondern nur selektiv sein,² wobei ich trotzdem hoffe, dass sie einigermaßen repräsentativ ist. Jedenfalls enthält dieser Text nicht nur Darstellungen, Zusammenfassungen und häufig auch Kritik von schon Bekanntem, sondern auch einige neue Ideen, Resultate und Anregungen, beispielsweise die Idee, die Feuerfolgen von Neuronen durch ihren Wassersteinabstand miteinander zu vergleichen. Vor allem entwickle ich auch eine allgemeine Perspektive, biologische Evolution als fortschreitende Entwicklung der Kontrolle von Prozessen zu verstehen.

Um meinen – hoffentlich vielen – Leserinnen und Lesern den für sie oftmals fremden, vielleicht stellenweise sogar befremdlichen Stoff näherzubringen, habe ich einen etwas aufgelockerten Schreibstil versucht. Da wir uns hier nicht in Amerika befinden,

¹Eine Schwierigkeit für einen Mathematiker, dem in seiner Ausbildung eingebläut worden ist, stets alle Voraussetzungen präzise und vollständig anzugeben und nur Behauptungen zu vertreten, die keine Ausnahmen zulassen, ist, dass es in der Biologie bei praktisch allem, was man schreibt, Einschränkungen, Präzisierungen, Ausnahmen, Gegenbeispiele gibt, die man unmöglich alle auf-führen kann. Das hieraus resultierende Unbehagen kann ich nur auf die diesen Text Lesenden übertragen.

²Insbesondere zitiere ich auch meist nur relativ willkürlich ausgewählte Repräsentanten eines Themas, anstatt den Versuch zu unternehmen, eine vollständige oder wenigstens ansatzweise ausgewogene Literaturliste zu erstellen.

muss ich mich wohl für die daraus resultierenden Simplifizierungen und Übertreibungen oder auch Flapsigkeiten entschuldigen. Für viele neue biologische Fachbegriffe war mir keine deutsche Übersetzung bekannt, und so habe ich an mehreren Stellen einfach neue deutsche Ausdrücke geschaffen. Und da man sich aus guten Gründen möglichst geschlechtsneutral ausdrücken sollte, habe ich versucht, einigermaßen systematisch Partizipialkonstruktionen zu verwenden, weil die Pluralformen von substantivierten Partizipien im Wesentlichen die einzigen geeigneten geschlechtsneutralen grammatischen Formen der deutschen Sprache sind. Schließlich darf ich noch darauf hinweisen, dass ich in den (sehr umfangreichen) Index nur historische Persönlichkeiten, aber keine lebenden Wissenschaftlerinnen oder Wissenschaftler aufgenommen habe.

Danksagung

Viele der vorgestellten Einsichten sind durch Zusammenarbeit und – oftmals kontroverse – Diskussionen mit biologisch oder mathematisch Forschenden und anderen wissenschaftlich Tätigen angeregt worden; insbesondere möchte ich Fatihcan Atay, Nihat Ay, Anirban Banerjee, Philippe Bastiaens, Frank Bauer, Nils Bertschinger, Pierre-Yves Bourguignon, Carina Curto, Ralf Der, Peter Dittrich, Andreas Dress, Luu Hoang Duc, Marzieh Eidi, Manfred Eigen, Bernhard Englitz, Walter Fontana, Boris Gutkin, Ivo Hofacker, Julian Hofrichter, Danijela Horak, Sanjay Jain, Marco Jost, Frank Jülicher, Alihan Kabalak, François Képès, Markus Kirkilionis, Konstantin Klemm, Ilona Kosiuk, David Krakauer, Michael Lachmann, Manfred Laubichler, Wilmer Leal, Wei Li, Xianqing Li-Jost, Gabriele Lohmann, Stephan Luckhaus, Rostislav Matveev, Raffaella Mulas, Beáta Oborny, Dieter Oesterhelt, Eckehard Olbrich, Philipp-Jens Ostermeier, John Pepper, Benoît Perthame, Sonja Prohaska, Johannes Rauh, Udo Reichl, Christian Reidys, Guillermo Restrepo, Thimo Rohlf, Rudolf Rübsamen, Areejit Samal, Emil Saucan, Klaus Scherrer, Susanne Schindler, Peter Schuster, Matteo Smerlak, Elena Smirnova, Olaf Sporns, Bärbel und Peter Stadler, Angela Stevens, Bernd Sturmfels, Omri Tal, Tat Dat Tran, Henry Tuckwell, Leo van Hemmen, Ying Wang, Günter Wagner, Melanie Weber, David Wolpert, Marius Yamakou und vielen anderen danken. Einige der Abbildungen sind von Ronald Kriemann erstellt worden. Die Abbildung im Abschn. 5.4 wurde mir von Leo van Hemmen zur Verfügung gestellt. Ihm und Manfred Laubichler möchte ich auch für hilfreiche Kommentare zu meinem Manuskript danken.

Besonders wesentlich für mich waren und sind die über viele Jahre geführten Gespräche mit Olaf Breidbach, durch die sich mir ein weites Spektrum biologischer und konzeptioneller Fragestellungen und Ideen erschlossen hat. Olaf Breidbach ist im Jahre 2014 an einer schweren Erkrankung verstorben. Möge dieser Text auch dazu dienen, einige der von ihm entwickelten Ideen, Konzepte und Einsichten weiterleben zu lassen.

Einige meiner nachstehend diskutierten eigenen Forschungsbeiträge sind durch die Stiftung Volkswagenwerk, die Klaus Tschira Stiftung und den ERC Advanced Grant FP7-267087 unterstützt worden, und ich möchte mich hier für die großzügige Förderung bedanken. Ich danke auch dem Santa Fe Institute, wo ein Teil dieses Buches geschrieben worden ist, auch wenn dies in einer Sprache erfolgt ist, die dort nicht allgemein verstanden wird.

Inhaltsverzeichnis

1	Geschichte und Struktur der Biologie	1
1.1	Klassifikation und Evolution	1
1.2	Die verschiedenen Teile der Biologie	6
1.3	Konzepte und Kontroversen	11
2	Evolutionsbiologie	29
2.1	Konzeptionelle Aspekte. Konkurrenz zwischen Individuen, Genen und Stammbäumen	29
2.2	Evolutionär stabile Strategien. Konkurrenz zwischen Artgenossen.	40
2.3	Gruppenselektion. Konkurrenz zwischen Individuen vs. Konkurrenz zwischen Gruppen	45
2.4	Der Kampf der Geschlechter. Konkurrenz zwischen Fortpflanzungsstrategien	51
2.5	Das Wechselspiel zwischen Lebewesen und ihrer Umwelt. Konkurrenz mit dem Rest der Welt	59
2.6	Evolutionäre und genetische Algorithmen	61
2.7	Populationsgenetik und statistische Gesetzmäßigkeiten	68
2.8	Das komplexe Wirkgefüge verschiedener Faktoren.	78
2.9	Stammbäume	82
2.10	Erblichkeit und Merkmale	92
3	Molekularbiologie und genetische Steuerung	103
3.1	Biochemische Grundlagen	103
3.2	Genetische Grundgesetze	107
3.3	Molekularbiologische Aspekte des Genbegriffs	112
3.4	Genotyp und Phänotyp; neutrale Becken. Das Beispiel der sekundären RNS-Strukturen	117
3.5	Gegenreihung und Homologie	125
3.6	Die Entstehung des Lebens	128

4	Zellbiologie	135
4.1	Biochemische Kinetik	135
4.2	Metabolische Flüsse	140
4.3	Verschiedene Zeitskalen	143
4.4	Regulations- und Steuerungsnetzwerke	146
5	Physiologie	151
5.1	Das Neuronenmodell von Hodgkin und Huxley	152
5.2	Das FitzHugh-Nagumo-System als Vereinfachung des Hodgkin-Huxley-Systems	157
5.3	Das Immunsystem	163
5.4	Sinnesphysiologie	168
5.5	Die Koordination biologischer Rhythmen	170
6	Entwicklungsbiologie und Musterbildung	173
6.1	Der Turingmechanismus	174
6.2	Phasenübergänge und Bifurkationen	176
6.3	Natur und Umwelt	177
7	Ethologie (Verhaltensforschung)	181
7.1	Chemotaxis	183
7.2	Schwarmbildung	184
7.3	Kollektive Intelligenz	187
8	Ökologie	189
8.1	Interagierende Populationen und gekoppelte Differentialgleichungen. . .	189
8.2	Modelle mit diskreter Zeit	193
8.3	Modelle mit diskreten Agenten	194
8.4	Symbiosen	195
8.5	Soziale Insekten	196
8.6	Systemtheoretische Perspektiven	198
9	Neurobiologie und Kognitionstheorie; neuronale Netze als Modelle der Kognition und als maschinelle Lernverfahren	203
9.1	Neuronale Netze als komplexe Systeme	203
9.2	Neuronale Netze	211
9.3	Stochastische Prozesse	217
9.4	Neuronales Lernen	220
9.5	Die Feuermuster von Neuronen	232

10 Die Perspektive der Systembiologie	241
10.1 Moleküle und Daten	242
10.2 Netzwerke	244
10.3 Das Connectom: Das Netzwerk des Gehirns	257
10.4 Evolution und Kontrolle	259
11 Zusammenfassung und Ausblick	265
Literatur	273
Stichwortverzeichnis	293



Um die Möglichkeiten und Chancen für mathematische Ansätze in der Biologie auszuloten, müssen wir also zunächst einmal den Gegenstandsbereich der Biologie bestimmen und herausarbeiten, wie die Biologie an diesen Gegenstandsbereich herangeht. Dies kann hier allerdings nur in sehr knapper Form durchgeführt werden.

1.1 Klassifikation und Evolution

Als eigentlicher Begründer der Biologie als Wissenschaft wird üblicherweise Aristoteles (384–322 v. Chr.) angesehen. Aristoteles konnte scharfsinnige Einzelbeobachtungen mit einem qualitativen Verständnis von Strukturen und der Entwicklung abstrakter Konzepte verbinden. Die qualitative Vorgehensweise des Aristoteles kann auch heute noch für das Befassen mit biologischen Fragestellungen anregend sein, siehe R. Thom (1990). Die Einzelergebnisse des Aristoteles sind dagegen heutzutage überholt. Nach landläufiger Auffassung gilt dies nicht unbedingt für eine andere grundlegende Leistung in der Geschichte der Biologie, nämlich das Klassifikationssystem von Carl Linné (latinisiert zu Linnaeus, [1707–1778]). Zwar hat dieses System im Laufe der Zeit vielfältige Modifikationen erfahren, und in unserer Zeit ist die vergleichende, Gemeinsamkeiten suchende morphologische Betrachtung durch die molekularbiologische Bestimmung genetischer Unterschiede als Grundlage der Systematik ersetzt worden, aber dies hat auch zu einer Bestätigung weiter Teile des Linnéschen Systems geführt. Bekanntlich haben Charles Darwin (1809–1882) und Alfred Wallace (1823–1913) dann die heute noch akzeptierte kausale Erklärung dieses Systems geliefert (wobei Wallace aber im Gegensatz zu Darwin vor der Konsequenz zurückgeschreckt ist, auch den Menschen in die Abstammungslehre einzubeziehen). Dies sollte allerdings nicht einen grundlegenden konzeptionellen Unterschied verdecken. Die Klassifikationssysteme des 17. und 18. Jahrhunderts wollten eine (von Gott) vorgegebene statische Ordnung der Natur rekonstruieren. Insbesondere die Vorgänger von Linné im 17. Jahrhundert

entwickelten systematische Raster von Kästchen oder Schubladen, für die sie dann Bewohner suchten. Reale Lebewesen wurden dann als Abweichungen von einem Idealtyp aufgefasst. Darwin dagegen konzeptionalisierte die beobachtete Vielfalt und Diversität der Lebensformen als Resultat eines historischen, zufallsgetriebenen Prozesses. Die bewundernswerte und staunenerregende Effizienz vieler biologischer Formen und Prozesse wird durch das Überleben der Tüchtigsten erklärt. Der oft gegen die Evolutionstheorie erhobene Vorwurf, dass es sich um eine reine Tautologie handle, die nicht widerlegbar und somit unwissenschaftlich sei, insofern nämlich, als Tüchtigkeit gerade durch Überleben definiert sei, erfasst allerdings nicht das Wesentliche der Evolutionstheorie, dass nämlich die jetzt beobachtete Vielfalt der Lebensformen auf Ausleseprozesse in der Vergangenheit zurückgeführt wird, dass also rezente Formen durch Variationen in Vorgängerpopulationen erklärt werden und die Biologie hierdurch eine historische Dimension gewinnt und insbesondere auch die Paläontologie einbeziehen kann. Unterschiedliche Vorkommenshäufigkeiten der Vertreter verschiedener Arten in der Gegenwart werden durch unterschiedliche Fortpflanzungsraten der Vorgängerpopulationen über längere Zeiträume hinweg erklärt, also im Grunde durch die einfache mathematische Tatsache, dass sich zwei exponentielle Wachstumsvorgänge, also beispielsweise Lösungen linearer Differentialgleichungen, mit unterschiedlichen Wachstumsraten auch exponentiell auseinanderentwickeln¹. Was noch hinzukommt, ist, dass eine biologische Art (Spezies) nicht einfach durch einen typischen Vertreter repräsentiert werden kann, sondern dass es sich um eine Population handelt, deren Mitglieder sich zwar hinsichtlich bestimmter Merkmale, die dann für die Klassifikation genutzt werden können, von Individuen anderer Arten unterscheiden, dass aber diese Population aus genetisch und phänotypisch nicht identischen Individuen besteht und die Merkmalsausprägungen eine bestimmte Variation und Spannweite besitzen, oftmals mit unscharfen Randzonen (s. z. B. Mayr 1969, 1982, 2013). In diesem Sinne sind Arten also eher statistisch zu erfassen. Überhaupt ist es ein zentraler Punkt der Evolutionstheorie, dass Arten sich zeitlich verändern, aussterben oder sich aufspalten können, und dies verhindert manchmal eine klare Abgrenzung von Arten. Hier ergeben sich also wesentliche Probleme für jedes statische Klassifikationssystem.

Was Darwin und Wallace dagegen seinerzeit nicht befriedigend erklären konnten, war, wie Unterschiede zwischen Lebewesen zustande kommen, an denen die Selektion² angreifen kann. Die schon vorher von Lamarck verwandte Theorie der Vererbung erworbener Fähigkeiten ließ sich nicht halten, und so musste die Biologie einige Jahrzehnte warten, bis die vielleicht tiefste Entdeckung in der Geschichte der Biologie, nämlich die

¹Allerdings wird dieser Punkt anscheinend in der Literatur nicht immer richtig verstanden, wenn z. B. über die Darwinsche Evolution von Ökosystemen oder Neuronengruppen geschrieben wird. Die Darwinsche Evolution benötigt neben der Konkurrenz ums Überleben auch einen Mechanismus, durch den sich bessere Anpassung in einen höheren Fortpflanzungserfolg oder eine größere Wachstumsrate überträgt.

²Das Wort „Selektion“ hat durch diese Theorie eine Bedeutungsumkehr erfahren. Während „Selektion“ ursprünglich eine gezielte Auswahl bedeutete, handelt es sich nun um einen absichtslosen natürlichen Prozess. Dies kommt noch in den frühen deutschen Übersetzungen des Werkes von Darwin zum Ausdruck, in denen es „Natürliche Zuchtwahl“ hieß.

Vererbungslehre³ von Gregor Mendel (1822–1884), der Gemeinschaft der Biologen bekannt wurde.⁴ Auch wenn biologische Unterschiede oft graduell zu sein scheinen, so hat Mendel sie doch auf zugrundeliegende diskrete Einheiten, die Gene, zurückgeführt, die sich beim Übergang zwischen den Generationen verändern, mutieren können. Die Mendelsche Theorie brauchte aber nach ihrer Wiederentdeckung noch einige Zeit, bis sie sich durchsetzte, denn wenn man wie Francis Galton (1822–1911) die Verteilung einer phänotypischen Eigenschaft wie der Körpergröße betrachtet, so sieht man etwas, was annähernd wie eine Normalverteilung aussieht, und man denkt dann eher an den Zentralen Grenzwertsatz als an eine diskrete Kombinatorik.

³Die Vorgeschichte erscheint aus heutiger, von der Konzeption Mendels geprägter Sicht etwas skurril. Aristoteles hatte Fortpflanzung und Vererbung beim Menschen durch die Vermischung von Körperflüssigkeiten von Mann und Frau erklärt. Das war zwar biologisch so nicht richtig, aber vom Prinzip her nicht völlig verkehrt. Zu den ersten Entdeckungen, die mit dem im 17. Jahrhundert entwickelten Mikroskop gemacht wurden, gehörten bezeichnenderweise die Spermienzellen in der Samenflüssigkeit. Theoretisch führte diese biologische Entdeckung zu einem konzeptionellen Rückschritt, indem nun nämlich postuliert wurde, dass die Nachkommen schon in den Spermienzellen präformiert seien. (Fußnote zur Fußnote: Allerdings, und hier gelangen wir in die Windungen der Geschichte der Biologie, stellte dies wiederum einen Fortschritt gegenüber Vorstellungen von spontaner Erzeugung von Lebewesen oder einer allgemeinen Lebenskraft dar. S. hierzu beispielsweise die Debatte zwischen Leibniz und Stahl (Duchesneau und Smith 2016) und auch die Ausführungen in Jost 2018.) Dies hatte aber die logische Konsequenz, dass mit den Nachkommen auch wiederum deren Spermien und damit eine unendliche Kette zukünftiger Menschen schon alle in einer einzigen Samenzelle angelegt sein mussten. Außerdem wurde die Rolle der Frau dann auf den passiven Nährboden für die in den männlichen Samen vorgebildeten Stammhalter reduziert. Als Gegenthese wurde daher postuliert, dass Frauen im Innern ihres Körpers Eier trügen, auch wenn diese damals noch nicht physisch identifiziert (dies gelang erst im 19. Jahrhundert) oder medizinisch erschlossen werden konnten, und dass die Spermien nur die Rolle hätten, den Entfaltungsprozess des Eies zu induzieren. Auch wenn dies nun umgekehrt die Rolle der Männer auf die reine Auslösung eines Prozesses, an dem sie sonst nicht weiter beteiligt waren, reduzierte, waren auch manche Frauen mit dieser Theorie nicht glücklich, weil sie sich dadurch auf eine Stufe mit Hennen gestellt sahen. Selbst die offensichtliche Tatsache, dass Nachkommen typischerweise Merkmale beider Elternteile tragen, konnte die Diskussion um diese beiden Theorien zunächst nicht stoppen. Auch die monströsen Fehlbildungen, die man damals gerne in Raritätenkabinetten zur Schau stellte, ließen sich übrigens mit diesen Theorien nicht in Einklang bringen. – Die Tatsache, dass eine durch ein neues technisches Werkzeug, wie seinerzeit das Mikroskop, ermöglichte Entdeckung, wenn sie nicht richtig verstanden wird, die Forschung auf einen völlig verfehlten Weg führen kann, sollte aber vielleicht auch heutigen wissenschaftlich Forschenden zu denken geben.

⁴Gemäß der landläufigen Geschichte der Biologie wurden die Mendelschen Gesetze im Jahre 1900 unabhängig durch die drei Botaniker Carl Correns (1864–1933), Hugo de Vries (1848–1935) und Erich von Tschermak-Seysenegg (1871–1962) wiederentdeckt (wobei allerdings der Beitrag des Letzteren später in Zweifel gezogen wurde), und dies wird als Wendepunkt der modernen Genetik angesehen. Wie aber eine Analyse (Simunek et al. 2011, 2012, 2017) der Korrespondenz von Erich von Tschermak-Seysenegg mit seinem Bruder Armin von Tschermak-Seysenegg (1870–1952) gezeigt hat, waren diesen beiden die Mendelschen Ergebnisse schon vorher bekannt.

Der Neodarwinismus konnte dann aber in der Mitte des 20. Jahrhunderts die moderne Synthese der Theorien von Darwin und Mendel entwickeln. Diese Synthese bestand im Wesentlichen darin, dass die Mendelschen Erbgesetze in die Darwinsche Theorie eingefügt wurden, wobei letztere den Primat behielt. Grundlegende Theorieelemente blieben die Betonung der funktionalen Anpassung auf der Grundlage ungerichteter Mutationen statt beispielsweise durch Embryonalentwicklungsgesetze bestimmter struktureller Einschränkungen und Kanalisationen, und die Annahme, dass die Selektion kontinuierlich auf der Basis genetischer Veränderungen mit phänotypisch beinahe unmerklich kleinen Auswirkungen wirkt, anstatt durch große sprunghafte Änderungen oder katastrophenartige Massensterben. Dies war auch die Periode des ersten fruchtbaren Zusammenwirkens von Biologie und Mathematik in der Populationsgenetik, wo mit mathematischen Methoden die Ausbreitung von Genen in Populationen modelliert werden konnte. Allerdings sind dann weite Teile der theoretischen Evolutionsbiologie konzeptionell über diese Stufe nicht mehr hinausgekommen und haben insbesondere die in der molekularen Genetik erzielten spektakulären Einsichten nicht weiter rezipiert. Dies hat zu der beklagenswerten Situation⁵ geführt, wo einerseits Argumentationssketten in der Evolutionsbiologie, die beispielsweise der Erklärung von Sozialverhalten gewidmet sind, häufig im Lichte der Molekularbiologie absurd simplifizierende Annahmen verwenden, wie diejenige, dass auch komplexe Verhaltensketten direkt der Situation an einem einzigen Genort entsprechen, während andererseits z. B. bei Ansätzen und Methoden, die moderne molekulargenetische Daten zur Rekonstruktion evolutionärer Abläufe einsetzen, die darwinistische Evolutionstheorie überhaupt keine Rolle spielt, weil nämlich nur Mutationen, aber keinerlei Selektionseffekte betrachtet werden. Diese Aussage bedarf allerdings einiger Qualifizierungen (s. z. B. Li 1997). Zunächst werden bei den molekulargenetischen Daten, die zur Stammbaumrekonstruktion verwandt werden, gerade diejenigen ausgewählt, die nichtkodierenden Teilen des Genoms entsprechen, wo also die Annahme der selektiven Neutralität wohl relativ gut gerechtfertigt ist. Außerdem geht man davon aus, dass sich selektive Effekte oftmals gerade in einer geringeren Mutationsrate einzelner Abschnitte zeigen und daher die entsprechenden Teile des Genoms gerade durch ihre größere Übertragungstreue identifiziert werden können, denn das, was für den Erfolg eines Phänotyps wichtig ist, kann eben ohne negative Auswirkungen nicht ohne Weiteres verändert werden, oder, mit anderen Worten, Mutanten sind benachteiligt und können sich daher nicht durchsetzen.⁶ Möglicherweise führt die Vernachlässigung von Selektionseffekten zu einem systematischen Fehler bei der Interpretation molekulargenetischer Vergleichsdaten zwischen verschiedenen Spezies, aber anscheinend ist dieser Fehler nicht so groß, dass er bei den heutigen Anforderungen an Präzision schon signifikant wäre. Eine gewisse Rechtfertigung für das Vorgehen der Molekulargenetiker liegt hierbei in der auf der Grundlage molekulargenetischer Befunde entwickelten Theorie von Motoo Kimura (1924–1994) (Kimura 1983), dass die meisten genetischen Mutationen, sofern sie nicht direkt schädlich, lethal für

⁵zu der es natürlich auch Ausnahmen gibt.

⁶Allerdings gibt es auch den umgekehrten Effekt, wo Selektionsdruck gerade eine höhere Veränderungsrate bewirken kann.

ihre Träger sind, überhaupt keinen direkten Einfluss auf die Tüchtigkeit ihrer Träger haben, sondern für die Selektion neutral sind. Aber ist diese Theorie nur die aggressiv formulierte Arbeitshypothese der Molekularbiologen, die sich nicht mehr von den Käfersammlern in ihre Arbeit hineinreden lassen möchten, oder erzwingt die molekulargenetische Faktenlage einen grundsätzlichen Paradigmenwechsel in der Evolutionsbiologie? Zufällige genetische Drift und mutationsgetriebene Änderungen auf der molekularen Ebene sind anscheinend wesentlich wichtiger als selektionsgetriebene Anpassungen auf der Ebene der Organismen, und das Tempo der Evolution wird durch Mutationsraten und nicht durch Umweltveränderungen bestimmt (für Genaueres sei verwiesen auf Li 1997). Daher ist die Kopplung zwischen genetischer Mutation und individueller Selektion wesentlich weniger eng, als es sich die Vertreter des Neodarwinismus vorgestellt haben. Dies hat insbesondere zu einem genaueren Verständnis des Unterschiedes von Genotyp, also der genetischen Struktur eines Individuums, und Phänotyp, dem Erscheinungsbild des Individuums, an dem die Selektion angreifen kann, geführt. Das dahinterstehende Modell scheint allerdings noch etwas naiv zu sein, und die Entwicklung besserer konzeptioneller Ansätze zum Verständnis des Verhältnisses von Genotyps und Phänotyp, oder, in vielleicht besserer Formulierung, des mehrstufigen und hochgradig mehrdeutigen und durch externe Umwelteinflüsse und Rückkopplungseffekte modifizierten Übergangs von der linearen Sequenz der DNS über die dreidimensional gefaltete Struktur erst der RNS und dann der Proteine zur Funktion im Stoffwechselprozess einzelner Zelle und deren Zusammenwirken in einem Organismus ist gerade eine der großen Herausforderungen an die Theorie, bei der mathematisches Denken wichtige Einsichten vermitteln kann. Hierzu jedoch später mehr. Vielleicht ist inzwischen etwas passiert, was in der Wissenschaftsgeschichte mehrmals vorgekommen ist, dass nämlich eine an sich geniale und tiefe Entdeckung, hier die Aufstellung der Vererbungsgesetze durch Gregor Mendel, nach einiger Zeit zu einem Fortschrittshindernis wird, weil sie nämlich den Blick auf eigentlich komplexere Gesetzmäßigkeiten auf einer tieferen Ebene verstellt.

Wenn es nun nach der neodarwinistischen Synthese der Mitte des 20. Jahrhunderts noch einmal zu einem nach der heutigen Erkenntnislage plausiblen Ansatz zur Vereinheitlichung der Biologie kommen sollte, so müsste wohl jedenfalls diesmal der Primat bei der Molekularstattd der Evolutionsbiologie liegen. Hierzu jedoch gleich noch mehr.

Auch in der Evolutionsbiologie und Paläontologie gibt es natürlich neue theoretische Ansätze. So bezweifelt die Theorie der unterbrochenen Gleichgewichte (punctuated equilibria) von Eldredge und Gould (1972/1989), dass die Evolution immer so graduell und in so kleinen Schritten verläuft, wie man sich das gewöhnlich vorgestellt hat, und postuliert stattdessen, dass es nach drastischen Umbrüchen in der Umwelt zu einer schnellen Entwicklung ausstrahlender Lebensformen und in plötzlich isolierten kleinen Teilpopulationen zu einer raschen Entwicklung neuer Variationen kommen kann und dass dies die dominanten Mechanismen in der Evolution sind.

1.2 Die verschiedenen Teile der Biologie

Unsere Wissenschaft, die Mathematik, lässt sich eher methodisch als inhaltlich charakterisieren. Während der Gegenstandsbereich der Mathematik in Algebra, Geometrie und Analysis zerfällt, sind sich die mathematisch Forschenden in ihrer Denkweise weitgehend einig, und dies konstituiert die Einheit der Wissenschaft und ermöglicht auch die fruchtbare Verbindung und Wechselwirkung der drei genannten Gegenstandsbereiche. Die Biologie ist dagegen durch ihren Gegenstandsbereich bestimmt, 'ὁ βίος, das Leben. Leben allerdings ist nicht durch eine einzige grundlegende Eigenschaft charakterisiert. Wesentlich sind vielmehr mindestens zwei, nämlich Stoffwechsel und Fortpflanzung/Vererbung, und manchmal werden auch noch Reizbarkeit und Beweglichkeit hinzugezählt, und bei höheren Lebewesen sind auch Entwicklung und Verhalten wichtige Aspekte. Daher gibt es auch mindestens zwei grundlegende Einheiten oder Bausteine, nämlich die Zelle und das Gen. Hinzu kommt noch auf einer höheren Ebene die Art als Fortpflanzungsgemeinschaft. Und es erhebt sich dann die Frage nach dem Status des Individuums, des Lebewesens. Ist ein Lebewesen nur ein zusammenhängendes Gebilde aus Zellen, ein temporärer Behälter für an die nächste Generation weitergereichte Gene oder ein Mitglied einer sich reproduzierenden Population?

Nichtsdestoweniger ist es aber der Biologie gelungen, die Einheitlichkeit ihres Gegenstandsbereichs, des Lebens, aufzuweisen. Die Information für den Aufbau von Zellen, die dann entweder wie bei den Bakterien oder den Archäa isoliert leben oder sich zu mehrzelligen Organismen zusammensetzen, ist in der DNS gespeichert⁷ und wird von dort sowohl als RNS abgelesen und dann in Proteine übersetzt als auch über Zellteilungen an Tochterzellen weitergegeben und bei geschlechtlicher Vermehrung mit der genetischen Information des Partners in den Nachkommen rekombiniert. Die Proteine sind räumlich gefaltete Ketten, die typischerweise aus einigen hundert Aminosäuren bestehen, von welchen es 20 verschiedene gibt. Und die Zellen gewinnen ihre Energie durch Phosphorylierungen in Reaktionen, die entweder durch Licht wie in der Photosynthese der Pflanzen oder durch andere Moleküle ausgelöst und ermöglicht werden.

Die Biologie wird im Gegensatz zur Mathematik nicht von einer einheitlichen und verbindlichen Methodik getragen. Allerdings könnte sich dies in der näheren Zukunft grundlegend ändern, und gerade bei diesem Prozeß könnte es auch große Chancen für die Mathematik geben. Schon in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts hat sich in der Biologie ein fundamentaler Wandel vollzogen, indem nämlich die eher morphologisch beschreibende Untersuchung der Feinstruktur von Zellen durch das Eindringen von Methoden einer anderen Wissenschaft, nämlich der Chemie, durch eine funktionale Analyse ersetzt worden ist. Allgemein bekannt ist auch einer der größten Triumphe der Biologie, nämlich die Entschlüsselung des Mechanismus der Speicherung und Übertragung der Erbinformation in dem aus vier jeweils paarig kombinierten Bausteinen zusammengesetzten Doppelstrang der DNS durch Watson und Crick (1953; s. auch Nickelsen 2017). Die in der DNS kodierte

⁷mit der wohlverstandenen Ausnahme der RNS-Viren, die allerdings keine selbständigen Zellen bilden.

Information wird dann über die RNS in Anweisungen zur Synthese von Proteinen übersetzt. Die detaillierte biochemische Analyse der genetischen Information konnte jedoch erst in jüngerer Zeit durch ein internationales Großprojekt (oder, genauer, durch zwei miteinander konkurrierende Großprojekte) bewältigt werden. Dies eröffnet nun die faszinierende Möglichkeit, in den nächsten Jahren bei einzelnen Genen (oder präziser, DNS-Abschnitten – auf die begriffliche Klärung werden wir noch eingehen) im Detail zu verstehen, wie ihre Struktur und ihr Zusammenwirken die Synthese spezifischer Proteine steuert. Hierbei stellt sich u. a. das Problem der Bewältigung und übersichtlichen Behandlung riesiger Datenmengen, zu welchem Zwecke sogar ein neues akademisches Fach, die Bioinformatik, ins Leben gerufen wurde. Wesentlich ist vor allem auch, dass Gene nicht isoliert, sondern in Wechselwirkung mit anderen Genen operieren. Viele von diesen Reaktionsvorgängen lassen sich durch gekoppelte Differentialgleichungen und/oder stochastische Ansätze modellieren. Noch wichtiger als mathematische Verfahren in diesen Bereichen sind aber wohl neue konzeptionelle Ansätze zum Verständnis komplexer Wechselwirkungen auf mehreren Skalen. Daher sollte die Mathematik auch einen konstitutiven Beitrag zur Bioinformatik leisten können.

Gene speichern aber nicht nur Erbinformation und sind daher Baupläne für die Entwicklung individueller Lebewesen, sondern sie können auch mutieren, d. h. bei der Fortpflanzung kann die genetische Information verändert werden. Auch dieser Prozess lässt sich heute nicht mehr nur phänomenal fassen, sondern ebenfalls biochemisch funktional verstehen. Daher liegt nun eine molekularbiologische Begründung der Evolutionsbiologie ebenfalls in Reichweite. Hierdurch würden die beiden bislang separaten Begründungsstränge der Biologie, nämlich der evolutionär argumentierende und der biochemisch funktional analysierende, vereinigt, zumindest im Prinzip, und zwar dann unter Dominanz des letzteren. Auch hierbei stellen sich faszinierende mathematische Probleme. Trotz dieser bedeutenden Fortschritte werden und sollten sich aber die beiden angesprochenen Forschungs- und Argumentsstränge der Biologie nicht vollständig vereinheitlichen lassen. Schließlich besteht zwischen beiden eine grundlegende Asymmetrie. Zellbiologie lässt sich nur auf der Basis eingehender Detailstudien vorantreiben, seien diese wie im 19. Jahrhundert histologisch beschreibend oder wie seit der Mitte des 20. Jahrhunderts molekularbiologisch funktional analysierend. Für evolutionsbiologische Argumente braucht man dagegen die physische Realisierung von Genen überhaupt nicht zu kennen. Es reicht völlig aus, zu wissen, dass es diskrete, nicht weiter zerlegbare Erbeinheiten gibt, die auf Nachkommen übertragen werden und die Ausprägung von deren Eigenschaften steuern, sich bei dieser Übertragung aber gelegentlich verändern, mutieren können. Gene sind also diskrete Träger vererbbarer Eigenschaften. Dies stellt eine erhebliche Simplifizierung dar, denn jedes biologische Gen ist typischerweise an der Entwicklung von mehreren Eigenschaften beteiligt, und umgekehrt hängt fast jede Eigenschaft von mehr als einem Gen ab. (Es ist ein Zeichen der Genialität von Mendel, dass er für seine Untersuchungen eine Eigenschaft isolieren konnte, die von genau einem Gen gesteuert wird.) Außerdem liegt hier sowieso keine strikte Kausalbeziehung vor, sondern die Herausbildung von Eigenschaften wird durch komplex rückgekoppelte und teilweise durch externe Stimuli

in Gang gesetzte Signaltransduktions- und Genregulationsnetzwerke gesteuert. Nichtsdestoweniger lassen sich auf dieser grob simplifizierenden Annahme Gen = vererbare Eigenschaft Argumentationsketten von großer Stichhaltigkeit und praktischer Erklärungskraft aufbauen. Wissenschaftstheoretisch liegt hier ein Musterbeispiel eines emergenten Phänomens vor, also eines Phänomens, dessen Eigengesetzlichkeit ohne Rückgriff auf eine tiefer liegende Ebene verstanden werden kann⁸ (s. Jost et al. 2010 für eine abstrakte Perspektive.) Im Hinblick auf die skizzierten neuen Entwicklungen wird sich die Biologie daher nun wohl noch intensiver als bisher mit der Herausforderung einer gedanklichen Balance zwischen Reduktion auf immer tiefere Ebenen und Emergenz als aus sich selbst heraus zu verstehender Eigengesetzlichkeit konfrontiert sehen. Vielleicht ist dies überhaupt das Grundproblem der Biologie als Wissenschaft.⁹ Diese Frage ist natürlich alt. Aber es stellt sich nicht nur die Frage, wie Leben aus einem physikalisch-chemischen Substratum entsteht, sondern auch, ob das überhaupt grundsätzlich möglich ist. Der Vitalismus, der im 20. Jahrhundert insbesondere von Hans Driesch vertreten wurde, verneinte Letzteres und postulierte einen nicht weiter reduzierbaren Lebenstrieb. Aus dem Versuch, die Biologie konzeptionell als eigenständige und in sich stimmige und kohärente Wissenschaft zu entwickeln, insbesondere im deutschen Sprachraum von dem frühen Driesch (1911) und Reinke (1901) vorangetrieben, zu einer Zeit als auch die ersten biologischen Versuchsanstalten als eigenständige Forschungseinrichtungen mit einer entsprechenden Organisation gegründet wurden (s. Laubichler 2006 für eine Darstellung dieser Entwicklung aus heutiger Perspektive), entwickelte sich so die These von der nicht reduzierbaren Eigengesetzlichkeit der Biologie.

Zumindest der Zweig der Biologie, der sich mit der Evolution, also der Entstehung und Entwicklung des Lebens beschäftigt, hat, wenn auch strikt naturwissenschaftlich orientiert, doch auch eine wesentlich historische Komponente.¹⁰ Insofern müssen evolutionshistorische Erklärungsschemata sich gegenüber solchen behaupten, die universelle physikalische Gesetzmäßigkeiten heranziehen, wie das (zwar mathematisch ansprechende, aber konzeptionell völlig überholte) von d'Arcy Thompson (1860–1948) (d'Arcy Thompson 1917),

⁸Vielleicht ist also somit die oben beklagte Diskrepanz zwischen Populations- und Molekulargenetik letztendlich überhaupt nicht so beklagenswert, und das Problem kann einfach dadurch gelöst werden, dass man terminologisch sorgfältig zwischen dem Gen als konkretem biochemischem Objekt einerseits und dem Gen als abstraktem Träger einer vererbaren Eigenschaft andererseits unterscheidet.

⁹Angesichts dieses Problems stellt sich dann auch regelmäßig die Frage, inwieweit mathematische Modellierungen in der Biologie legitim sind, angesichts der Tatsache, dass aufgrund der Komplexität des Lebendigen jedes mathematische Modell zwangsläufig eine starke Idealisierung beinhaltet. Im Gegensatz zu physikalisch Forschenden, die bei Bedarf einfach ihren Gegenstandsbereich reduzieren können und so eine Theorie der Fallgesetze aufstellen dürfen, die den Luftwiderstand unberücksichtigt lässt, sich dafür aber mathematisch elegant formulieren lässt, sind biologisch Forschende auf den Gegenstandsbereich des Lebendigen festgelegt und in ihrer Theoriebildung wesentlich weniger frei, weil es nicht in ihrem Belieben steht, bestimmte Aspekte des Lebendigen als unwesentlich zu deklarieren.

¹⁰Dies allein grenzt allerdings die Biologie noch nicht von allen anderen Naturwissenschaften ab, denn auch die Geologie und die Kosmologie betrachten ihren Gegenstandsbereich als geschichtlich geworden.

welches systematische Gestalttransformationen zur Erklärung der Formbildung heranzieht, oder der neuere Ansatz von Brown et al. (1997), der die Allgemeingültigkeit von Skalierungsgesetzen zur Erklärung biologischer Größenverhältnisse benutzt. (Allerdings gelten Skalierungsgesetze für biologisches Wachstum mit einem Exponenten von etwa ,73 noch wesentlich allgemeiner, vom Embryonalwachstum bis hin zu Ökosystemen, als der Erklärungsansatz von Brown et al. 1997 reicht, s. Hatton et al. 2015.) Von fundamentaler Bedeutung für die konzeptionelle Diskussion in der Biologie ist heute das Verständnis von Selbstorganisationsprozessen, und die solchen Prozessen zugrundeliegenden Gesetzmäßigkeiten sind nicht auf die Biologie bezogen, sondern universeller Natur, auch wenn oftmals Beobachtungen aus der Biologie entsprechende theoretische Entwicklungen in Gang gesetzt haben. Selbstverständlich liegen hier auch besonders interessante Ansatzmöglichkeiten für die Mathematik, und dies wird auch in unseren Ausführungen eine wichtige Rolle spielen. Darüberhinaus müssen aber auch in evolutionsbiologischen Ansätzen historischer Ursprung und aktuelle funktionale Verwendung von biologischen Formen und Mechanismen unterschieden werden, denn auch stammesgeschichtlich alte Formen und Mechanismen können von ihren Trägern für neue Zwecke verwandt werden, wie beispielsweise Stephen J. Gould (1941–2002) (Gould 2002) betont.¹¹ Umgekehrt kann nur ein solches Prinzip oftmals komplexe Strukturen mit spezialisierten Funktionen erklären, ohne dass man funktionslose und damit evolutionsbiologisch nicht plausible Zwischenschritte annehmen muss. So dienten Federn wohl ursprünglich der Wärmeregulierung und ermöglichten erst später den Vögeln das Fliegen.

In abstrakter Formulierung ist die Biologie eine Wissenschaft des Werdens, für die von den Wissenschaften des Seins – wie es große Teile der Physik, der Philosophie oder auch der Mathematik sind – entwickelten Denkweisen nicht adäquat sind. Mit den Methoden der Logik lässt sich nur aus Prämissen etwas ableiten, aber nicht die Entstehung von etwas Neuem erklären. Die Modelle der Physik, die Begriffe der Philosophie oder die Strukturen der Mathematik müssen, um für die Biologie relevant und nützlich zu sein, Entstehen, Werden und Entwicklung erfassen. Mathematisch lässt sich Strukturentstehung nur durch nichtlineare Wechselwirkungen erfassen, und wir werden daher in diesem Buch auch einige solche mathematische Konzepte wie nichtlineare dynamische Systeme oder Reaktions-Diffusionsgleichungen sehen. Aber auch die Biologie selber bewegt sich dabei im Spannungsfeld zwischen der Anpassung an beliebige und sich wandelnde äußere Gegebenheiten, eines „Alles ist möglich (sofern nur genügend viel Zeit vorhanden ist)“ und der Entfaltung strukturell schon vorgegebener und dadurch wesentlich eingeschränkter Variationsmöglichkeiten. Das Erstere ist das populäre (Miss)Verständnis des Darwinismus, das andere ist die intellektuelle Gegenposition, die, wenn auch selten in reiner Form vertreten, sich beispielsweise durch die Überlegungen von Geoffroy St. Hilaire, Owen oder Gould hindurchzieht, die wir im Abschn. 1.3 kennen lernen werden. Wir wissen heute auch durch die Suchverfahren der statistischen Physik oder des maschinellen Lernens, dass, auch wenn eine

¹¹Eine systematische Analyse des Zweckbegriffes mit einer sorgfältigen Unterscheidung der evolutionären und der systemtheoretischen Aspekte findet sich in Toepfer (2004).

abstrakte Lösung für ein Problem existieren mag, diese doch in Situationen mit einer großen Anzahl von Freiheitsgraden möglicherweise nicht in begrenzter Zeit oder mit begrenzten Ressourcen aufgefunden werden kann. Insbesondere haben Versuche, in Computersimulationen „Künstliches Leben“ zu züchten, bisher nur ein begrenztes Repertoire an evolvierten Anpassungstricks erzeugen können, s. z. B. Adami et al. (2000), Bedau et al. (1998, 2000), Banzhaf et al. (2016), Inden und Jost (2015, 2018), Lehman und Stanley (2011). Geschickte strukturelle Vorgaben helfen oft dabei, die (natürliche oder künstliche) Evolution in die richtige Richtung zu lenken und günstige Lösungen zu finden.

Andererseits ist aber in der Geschichte des Lebens auch überraschend Neues entstanden. Allerdings ist dies nicht aus dem Nichts geschehen, sondern ebenfalls aus günstigen strukturellen Vorbedingungen. Eine wesentliche Leistung des Lebens, wie es sich auf der Erde entwickelt hat, scheint gerade darin zu liegen, Strukturen mit großem und vielfältigem Entwicklungspotential hervorzubringen, von den Bauplänen der verschiedenen Tier- und Pflanzenstämmen über die genetischen Regulations- und Kontrollmechanismen bis hin zur Lernfähigkeit höherer Lebewesen. Und derzeit versucht auch der als „Evo-Devo“ (wobei *Devo* für *Development* [Entwicklung] steht), Entfaltung in der Individualentwicklung und Evolvierbarkeit miteinander zu verknüpfen. Vieles davon werden wir im Laufe dieses Buches sehen, und am Ende werden wir im Abschn. 10.4 noch einmal Bilanz ziehen.

Wie schon erwähnt, können auch Reizbarkeit und Beweglichkeit als Kennzeichen des Lebendigen angesehen werden. Hiermit kommen wir in den Bereich der Neurobiologie. Allerdings reicht der Anspruch der Neurobiologie wesentlich weiter, nämlich bis zur biologischen Erklärung der Kognition. Auch wenn wir beispielsweise die nicht neuronalen Reizbarkeitsmechanismen bei Pflanzen außer Acht lassen, ist es ein weiter Weg von den simplen Vermeidungsreflexen bei Nacktschnecken bis zum visuellen System eines Primaten, ganz zu schweigen von spezifisch menschlichen kognitiven Fähigkeiten wie dem Sprachvermögen. So ist es vielleicht nicht verwunderlich, dass die Neurobiologie bisher noch keine der Zelle oder dem Gen vergleichbare fundamentale Grundeinheit isolieren konnte. Zwar sind die elektrochemischen Übertragungsmechanismen zwischen den einzelnen Nervenzellen, den Neuronen, sehr detailliert untersucht worden, aber es ist noch nicht klar, in welchem Aspekt der in Gehirnen ablaufenden elektrochemischen Prozesse tatsächlich der Schlüssel für das Verständnis der Kognition liegt. Der neuronale Kode ist noch unbekannt. Insbesondere benutzt die Neurobiologie zwar auch Methoden aus anderen Bereichen der Biologie, aber eine grundlegende Vereinheitlichung, wie sie oben für die anderen Bereiche der Biologie skizziert wurde, zeichnet sich hier (noch?) nicht ab. Überhaupt lässt sich fragen, inwieweit die Kognitionsforschung als Teilgebiet der Biologie behandelt werden sollte, anstatt ein eigenständiges Gebiet der Wissenschaft zu konstituieren. Jedenfalls werden wir in diesem Buch nur einige neurobiologische Grundlagen und deren mathematische Modellierung besprechen, aber nicht weiter auf die eigentlichen Themen der Kognition eingehen. Auch das Gebiet der „Künstlichen Intelligenz“ können wir nicht weiter besprechen, auch wenn es dort durch die Entwicklung sogenannter „Tiefer neuronaler Netzwerke“ spektakuläre Fortschritte gegeben hat. Diese Netzwerke imitieren eine wichtige neurobiologische Struktur,

dass nämlich der Säugerneocortex aus mehreren Schichten besteht. Bei uns gibt es 6 Schichten, aber in den künstlichen Netzen können es durchaus mehr als Hundert sein. Der Erfolg dieser Netze beruht darauf, dass man herausgefunden hat, wie man sie effizient trainieren kann. Die Wirkungsweise ist allerdings im Detail noch nicht richtig verstanden. Auch bleiben andere Aspekte des Säugehirns unberücksichtigt, insbesondere dass dort die verschiedenen Schichten und Areale meist reziprok gekoppelt sind, während die künstlichen Netze die Aktivität nur von einer Schicht zur nächsthöheren leiten. Auch ist die zeitliche Dynamik erheblich einfacher, insofern als die künstlichen Neuronen nicht feuern, sondern nur kontinuierliche Zustände errechnen und weiterleiten. Und auch wenn die künstlichen neuronalen Netzen bei vielen spezialisierten Aufgaben vor allem wegen ihrer oft um ein Vielfaches größeren Rechenkraft und ihres größeren Datenzugriffs dem Menschen inzwischen überlegen sind, haben diese bisher noch nicht die Fähigkeit erworben, Daten Bedeutungen zuzuweisen, mit denen auf einer höheren Ebene im Modus des „Verstehens“ gedacht werden kann. Und es ist derzeit unklar, wie so etwas prinzipiell erreicht werden kann.

1.3 Konzepte und Kontroversen

Wer nun nach den vorstehenden Ausführungen endlich einmal eine mathematische Formel sehen will, sollte den nachfolgenden Abschnitt überspringen. Und auch wer in der Mathematikgeschichte nur ein Hobby für alternde Professoren oder eine Sammlung von Anekdoten aus dem Leben bekannter Mathematiker zur Auflockerung von Anfängervorlesungen¹² sieht oder für wen sich die Mathematikgeschichte auf (oftmals von Lokalpatriotismus durchtränkte) Hagiographien bedeutender Mathematiker reduziert, wird für diesen Abschnitt vielleicht nicht viel Verständnis aufbringen. Dieser Abschnitt ist weder lustig noch formal, sondern trocken und verbal und auch noch ziemlich lang – formalere Behandlungen vieler der hier angeschnittenen Themen werden dann im Hauptteil dieses Werkes vorgestellt. Jedenfalls will ich mich an dieser Stelle etwas ernsthafter und systematischer als in den vorstehenden einleitenden Bemerkungen mit der Problematik und Entwicklung der wesentlichen biologischen Begriffe und Vorstellungen auseinandersetzen. Es handelt sich also um eine Ideen- und nicht um eine Entdeckungsgeschichte. Aus der umfangreichen Literatur will ich hier die folgenden Werke herausgreifen: die Gedanken Jacob (1972) des bedeutenden Molekularbiologen François Jacob, das intellektuelle Vermächtnis Gould (2002) des originellen und ikonoklastischen Evolutionsbiologen Stephen Jay Gould, die kritische Studie Amundson (2005) des Wissenschaftshistorikers Ron Amundson und schließlich die umfangreiche, von Ilse Jahn herausgegebene Biologiegeschichte Jahn (2000) sowie das eindrucksvolle dreibändige Historische Wörterbuch der Biologie von Georg Toepfer (2011).

¹²Wer übrigens nach so etwas sucht, wird in der Biologie viel reichhaltigeres und interessanteres Material als in der Mathematik finden. Insbesondere gab es in der Geschichte der Biologie auch eine Reihe von handfesten Skandalen.

Bis ins 18. Jahrhundert hinein und teilweise noch darüber hinaus gab es noch viele phantastische Vorstellungen von Spontanzeugungen und Transmutationen, und daher war die im 18. Jahrhundert von Linné und anderen durchgesetzte Vorstellungen von biologischen Arten (Spezies) als fester, unwandelbarer Typen zunächst einmal ein großer Fortschritt. Eine Spezies wurde dabei in den Bilddarstellungen nicht durch einen realen Vertreter, sondern durch einen idealen Typus repräsentiert. Die Verhältnisse der verschiedenen Arten wurden dann in einem hierarchischen Klassifikationssystem erfasst. Dies stellte natürlich die Frage nach dem Realgehalt der den Spezies übergeordneten Klassifikationsbegriffe, wie Gattungen, Klassen oder Stämme. Johann Wolfgang von Goethe (1749–1832) beispielsweise suchte nach der Urform der Pflanze, die sich durch verschiedene Metamorphosen in den tatsächlichen Pflanzen ausprägte (s. Breidbach 2006 für eine profunde Analyse). Er suchte deswegen auch nach den strukturellen Verbindungsgliedern zwischen verschiedenen Arten und war in diesem Kontext sehr stolz auf seine Entdeckung des Zwischenkieferknochens beim Menschen. In Frankreich dagegen gab es eine scharfe Kontroverse zwischen Georges Cuvier (1769–1832) und Étienne Geoffroy St.-Hilaire (1772–1844) (s. Appel 1987 für eine eingehende Darstellung). Cuvier versuchte, die biologische Gestalt eines Lebewesens als Vertreters einer Art aus deren Existenzbedingungen abzuleiten, also als abgestimmte Anpassungen an die jeweiligen Lebensbedingungen. Mit diesem Ansatz konnte er beispielsweise aus der Analyse eines fossilen Zehenknochens, welche Aufschluss über Fortbewegung und Nahrungsbeschaffung gab, also aus der Ableitung einer Funktion aus einer Form und der Einbettung dieser Funktion in die Lebensweise eines Organismus, ein *Chalicotherium* (einen Säuger aus dem Pleistozän) rekonstruieren, und weil sich dann diese Rekonstruktion als ziemlich richtig erwies, als später ein vollständigeres Skelett gefunden wurde, war seine Reputation gesichert. (Ein – allerdings nicht auf Cuvier zurückgehendes – Beispiel mag den Ansatz verdeutlichen: Der Teufel muss ein Pflanzenfresser sein, denn seine Hufe und Hörner sind für eine solche Ernährungsweise typische Merkmale. Und falls, wie in manchen Darstellungen, sein Huf gespalten ist, dann ist er sogar ein Wiederkäuer.) Jede Spezies wies also für Cuvier ihre eigene funktionale Organisation als Anpassung an ihre spezifischen Lebensbedingungen auf, und Spezies waren für ihn daher zwar geschaffen, aber dann unveränderlich, und die höheren Klassifikationsbegriffe waren für ihn rein nominal. Spezies konnten zwar durch Katastrophen aussterben und durch neue ersetzt werden, und durch die Untersuchung solcher Abfolgen begründete Cuvier die Paläontologie, aber es gab für ihn keine Evolution.¹³ Gerade wegen der auf eine Funktion ausgerichteten, außerordentlich subtilen und geradezu perfekten Abstimmung der gesamten Anatomie eines Organismus, also wegen seiner ganzheitlichen Auffassung eines Lebewesens, gab es für Cuvier keinen Spielraum für Veränderungen, und Evolution war daher unmöglich. Daher wird als sein wesentlicher Gegenspieler oft Jean-Baptiste Lamarck (1744–1829) angesehen. Lamarck postulierte eine kontinuierliche lineare Höherentwicklung der Lebewesen im Laufe

¹³Von der Arbeits- und Denkweise Cuviers kann man sich eine gute Vorstellung im Pariser Muséum d'Histoire Naturelle verschaffen. Eine Zusammenfassung der Überlegungen Cuviers findet sich in Cuvier (1830/2009).

der Zeit dadurch, dass diese jeweils in neuen Habitaten geeignete Anpassungen erwarben und diese dann an ihre Nachkommen weitergaben. Der eigentliche intellektuelle Gegner von Cuvier war aber Geoffroy St.-Hilaire. Es ging dabei um das Verhältnis von Struktur und Funktion. Im Gegensatz zu Cuvier suchte Geoffroy nach den zugrundeliegenden gemeinsamen Bauplänen, insbesondere der Vertebraten (Wirbeltiere) und Arthropoden (Gliedertiere, also Insekten, Krebse und Spinnen). Die von ihm postulierten strukturellen Entsprechungen zwischen den Vertebraten und den Arthropoden¹⁴ wurden lange als unhaltbar verworfen, haben aber durch die Entdeckung von diesen beiden und anderen Stämmen, die sich spätestens im Kambrium, also vor ca. 500 Mio. Jahren, voneinander getrennt haben, gemeinsamen genetischen Entwicklungskontrollmechanismen jüngst eine neue Aktualität gewonnen. Während Cuvier also funktional dachte, dachte Geoffroy strukturell. Aus den Überlegungen von Goethe, Geoffroy und anderen entstand die Morphologie (das Wort stammt übrigens von Goethe), die vergleichende Wissenschaft der biologischen Gestalten und Strukturen. Fundamentale Konzepte hierbei sind die Analogie, also die Funktionsgleichheit strukturell unterschiedlicher Teile oder Organe, und die Homologie, die strukturelle Entsprechung von Teilen oder Organen bei möglicherweise unterschiedlicher äußerer Form und Funktion.¹⁵ Es gibt mehrere Typen von Homologien:

- Seriell: Wiederholung struktureller Einheiten in einem Lebewesen, z. B. die Wirbel von Vertebraten
- Speziell: Entsprechung von Körperteilen zwischen verschiedenen Arten, z. B. die Vordergliedmaßen verschiedener Vertebraten
- Dynamisch: Muster von Formveränderungen im Wachstums- und Reifungsprozess von der befruchteten Eizelle zum adulten Organismus, Ableitung von Körperteilen verschiedener Organismen aus der gleichen embryonalen Grundform.

Der Homologiebegriff wurde wesentlich durch Richard Owen (1804–1892) geprägt, den wissenschaftlichen Gegner Darwins. Das Konzept der dynamischen Homologie stammt von Karl Ernst von Baer (1792–1876), der die Embryologie begründete (s. von Baer 1828–1888/1999). Für von Baer lag die Einheitlichkeit eines Typs in seinem Wachstumsgesetz und nicht wie bei Cuvier in den funktionalen Erfordernissen des adulten Organismus. Für die Bedeutung des Konzeptes in der modernen Biologie verweisen wir z. B. auf Walgraef (1997).

In der Debatte zwischen Cuvier und Geoffroy gab es keinen wirklichen Sieger, zumindest im Urteil der Nachwelt (seinerzeit behielt zunächst Cuvier die Oberhand, wohl auch wegen

¹⁴Diese Entsprechungen bestanden in einer Vertauschung von dorsal und ventral (Rücken- und Bauchseite) und außen und innen. Insekten lebten im Innern ihrer Wirbelsäule und waren daher gewissermaßen auf den Rippen laufende Vertebraten, oder umgekehrt waren die Vertebraten auf dem Rücken laufende Insekten.

¹⁵Es ist möglicherweise überflüssig, darauf hinzuweisen, dass der biologische Begriff der Homologie nichts mit dem mathematischen Begriff gleichen Namens zu tun hat.

seines überlegenen politischen Geschicks, aber als er dann plötzlich starb, wendete sich das Blatt zugunsten Geoffroys). Dies war anders in derjenigen zwischen Richard Owen und Charles Darwin in England. Owen war ein strukturell denkender Morphologe, und er suchte durch Analyse von Homologien nach Archetypen, Urformen. Anpassungen verdeckten diese Homologien und waren daher für die eigentliche biologische Forschung störend. Für Darwin dagegen waren die Anpassungen von Lebewesen an ihre Umwelt zentral, und Strukturen stellten Einschränkungen oder Hindernisse für mögliche Anpassungen dar, und Homologien waren nur passive Überbleibsel in Genealogien von sich verzweigenden Spezies. Darwins Theorie enthielt zwei wesentliche Punkte:

1. Unterschiedliche gute Anpassungen schlagen sich in unterschiedlichen Fortpflanzungsraten nieder, was zum berühmten Überleben der Tüchtigsten durch natürliche Auslese führt.
2. Die verschiedenen Arten sind durch Differenzierungsprozesse aus gemeinsamen Vorgängern entstanden. Die Evolution lässt sich in einem Stammbaum darstellen. Owens Archetyp wird durch den gemeinsamen Vorfahren ersetzt.

Damit die Evolution wirken kann, muss es also eine Strukturübertragung an die Nachkommen mit kleinen Modifikationen (Mutationen) geben, die, einmal aufgetaucht, dann auch wieder an die Nachkommen weitergegeben werden, und etwas unterschiedliche Organismen müssen auch unterschiedliche Fortpflanzungsraten haben, zumindest im statistischen Mittel. Ein wesentliches neues Element bei Darwin und Wallace, der unabhängig von Darwin die Grundgedanken der Evolutionstheorie gefunden hatte, war die Rolle des Zufalls. Der strukturerhaltende Mechanismus in Darwins Theorie war die Vererbung.

Während die Generation von Cuvier noch ihr Anschauungsmaterial im Wesentlichen aus Zoologischen oder Botanischen Gärten und naturkundlichen Sammlungen bezog, reisten Darwin und Wallace, wie schon Alexander von Humboldt vor ihnen, in der Welt herum und studierten das Nebeneinander und die Konkurrenz von Lebewesen in ihrer natürlichen Umwelt (die Galapagosinseln im Falle von Darwin und die indonesische Inselwelt bei Wallace). Insbesondere konnte ihnen das Studium der Verbreitung verschiedener Arten und auch höherer Taxa wichtige Aufschlüsse liefern. Darwin zog zur Unterstützung seiner Theorie neben sehr vielfältigen biologischen Beobachtungen und Untersuchungen ein eindrucksvolles und weites Spektrum empirischer Befunde heran, von der durch Charles Lyell begründeten Geologie als Lehre der aus rezenten Gesteinsschichtungen zu erschließenden Erdveränderungen und der mit dieser wesentlich verknüpften Paläontologie, für die Entsprechungen zwischen Gesteinsschichtungen an verschiedenen Orten dann zumindest eine relative Datierung ermöglichen, bis hin beispielsweise zu systematischen Analysen der Erfolge von Taubenzüchtern bei der Hervorbringung neuer Rassen. Darwin wollte also im Gegensatz zu Owen nicht primär Strukturen, sondern Veränderungen erklären, war also eher an den Unterschieden als an den Gemeinsamkeiten zwischen Lebewesen interessiert. Die Selektion arbeitet nämlich differentiell, d. h. sie greift an Unterschieden an. Der natürliche

Auswahlprozess beruht auf Unterschieden im Körperbau, die dann zu Leistungsdifferenzen im unbarmherzigen Kampf ums Dasein führen. Die entscheidende Frage für die Verbindung der beiden darwinschen Theorieelemente war nun, wie vererbare Unterschiede entstehen können. Dies konnte Darwin nicht beantworten. Und er packte diese Frage auch falsch an. Die Taubenzüchter, die Darwin so genau beobachtete, paarten möglichst gleichartige Individuen, um neue Rassen zu erzeugen und zu stabilisieren. Gregor Mendel (der mit Bohnen statt mit Tauben arbeitete) dagegen kreuzte systematisch verschiedenartige Individuen, um zu sehen, welche Eigenschaften sich in den Nachkommen durchsetzen. Seine große Entdeckung und geniale Idee war, dass sich die Eigenschaften der Eltern nicht kontinuierlich mischen, sondern dass die Eigenschaften der Nachkommen aus der Kombinatorik diskreter Elemente entstehen, welche dann später Gene genannt wurden. Und zwar trägt jedes Individuum in sich geschlechtlich vermehrenden Populationen an jedem Locus zwei Allele (Varianten des jeweiligen Gens), jeweils ein Exemplar von jedem der beiden Elternteile. Jedes Allel steht für eine bestimmte Ausprägung einer Eigenschaft, also beispielsweise für die Blütenfarbe weiß oder rot. Wenn die beiden Allele gleich sind, zeigt der Organismus die durch sie kodierte Eigenschaft. Wenn die beiden verschieden sind, kommt es entweder zu einer Mischung (rosa), oder eines der beiden setzt sich gegenüber dem anderen durch (beispielsweise rot). Mendel beobachtete in seinen Experimenten das Letztere und fand dadurch den Schlüssel zum Verständnis des Vererbungsmechanismus. Die diskreten Einheiten, deren Existenz Mendel nachgewiesen hatte, können dann mutieren, und dadurch entstehen diskrete, und nicht graduelle, Unterschiede (z. B. könnte plötzlich die Blütenfarbe gelb erscheinen). Die Gene waren zunächst rein hypothetische Einheiten, und dies erleichterte die Entwicklung einer entsprechenden mathematischen Theorie, der Populationsgenetik, während die physikalische Realisierung dieser Einheiten erst von der modernen Biochemie aufgeklärt werden konnte. Die Populationsgenetik spielte dann auch eine wesentliche Rolle in der sog. Neodarwinistischen Synthese, der Zusammenfassung der Theorien von Darwin und Mendel. Ein wichtiger Aspekt, der insbesondere von Ernst Mayr (1904–2005), einem der Architekten dieser Synthese, herausgearbeitet wurde, war, dass eine Spezies nun nicht mehr als ein Typ, sondern als eine Population von untereinander paarungsfähigen, aber genetisch nicht identischen Individuen aufgefasst wurde (s. z. B. Mayr 1982), also als ein rekombinierbarer Genpool. Als Erklärungsziel der Theorie traten demzufolge die adulten Formunterschiede zurück gegenüber Veränderungen in der genetischen Zusammensetzung von Populationen. Auch wenn die neodarwinistische Synthese in vieler Hinsicht erfolgreich war, ergaben sich nun einige wesentliche konzeptionelle Probleme, insbesondere:

1. Ein Gen hat eine doppelte Rolle: Einerseits ist es eine diskrete Erbinheit, und andererseits ist es für die Ausprägung einer bestimmten phänotypischen (d. h. am Organismus sichtbaren) Eigenschaft verantwortlich.
2. Die Entwicklungsbiologie war nicht Bestandteil der Synthese. Die wesentliche biologische Frage, wie sich ein Organismus aus einer befruchteten Eizelle entwickelt, wurde also nicht erfasst.

Diese beiden Probleme sind nicht unabhängig voneinander.

Das Konzept des Gens führte daher zu wesentlichen neuen Einsichten in das Verhältnis von Vererbung und Entwicklung. Vorher waren die konkurrierenden theoretischen Prinzipien die Präformation und die Epigenesis. Die Präformationstheorie sah in der Individualentwicklung die Entfaltung einer schon im Embryo vorhandenen Struktur. Das Genkonzept modifiziert diesen Ansatz insofern, als es jetzt nicht mehr um die Entfaltung einer schon vorhandenen Struktur, sondern um vererbte Regeln zum Aufbau einer neuen (aber mit derjenigen der Eltern im Wesentlichen identischen) Struktur im Wechselspiel mit der Umwelt geht. Die epigenetische Theorie dagegen meinte, dass der anfänglich strukturlose Embryo seine Gestalt erst im Laufe der Entwicklung bekam, mit der Hilfe einer speziellen Lebenskraft. Zwar glaubt man im Zeitalter der Molekularbiologie nicht mehr an eine solche Lebenskraft, aber dass ein Organismus für seine Entwicklung auf vielfältige äußere Faktoren angewiesen ist, ist ein wichtiger Punkt. Insbesondere braucht das, was er vorgefertigt aus seiner Umwelt beziehen kann, nicht mehr in seinem Genom kodiert zu werden. Der Extremfall sind die Viren, die mit einem minimalen Genom von den komplexen Strukturen ihrer Umwelt zehren. Diese Komplementarität ist auch für allgemeine Komplexitätstheoretische Überlegungen wichtig, aber das führt hier vielleicht zu weit ab.

Die Evolutionstheorie hat bekanntlich spektakuläre weltanschauliche Konsequenzen, wegen derer sie auch heute noch vielen Angriffen ausgesetzt ist. Die Evolutionstheorie erfasst auch zwei der wesentlichen biologischen Grundkonzepte, das Gen als Erbinheit und die Art als Fortpflanzungsgemeinschaft. Für die Entwicklung der Biologie als empirischer Wissenschaft war aber vielleicht ein drittes Grundkonzept noch wichtiger, die Zelle als Einheit des Stoffwechsels. Zwar hatte man schon im 17. Jahrhundert mit dem Mikroskop in bestimmten biologischen Materialien Zellen entdeckt, aber die Zelle als biologische Grundeinheit wurde erst im 19. Jahrhundert erkannt. In der Nachfolge von Descartes hatte man Lebewesen noch als Maschinen angesehen. Als dieser Ansatz nicht wirklich weiterführte, postulierte man im 18. Jahrhundert eine spezifische Lebenskraft. In der romantischen Naturphilosophie zu Beginn des 19. Jahrhunderts (hier ist für die Biologie besonders Lorenz Oken [1779–1851] zu nennen, der übrigens auch viele wichtige biologische Begriffe schuf, u. a. auch das Wort „Biologie“ selbst) verlagerte sich das Augenmerk von den Formen der Lebewesen auf die Organisation des Lebenden. Dies lieferte eine wichtige Anregung für die nachfolgende Generation empirischer Naturwissenschaftler, auch wenn diese die spekulativen Höhenflüge der Naturphilosophie ablehnten. Die von Matthias Jakob Schleiden (1804–1881) und Theodor Schwann (1810–1882) begründete Zelltheorie sah den Organismus durch das Zusammenwirken von in homogenen Verbänden, den Geweben, organisierten, prinzipiell gleichartigen Grundeinheiten, den Zellen, funktionieren und durch Zellteilungen wachsen. Die Lebenseigenschaft wird nun nicht mehr einer mysteriösen Kraft, sondern der Zelle zugeschrieben, die durch eine spezifische Anordnung von Molekülen die dem Leben zugrundeliegenden Prozesse ausführen kann. Allerdings konnte die Zytologie, die Zelllehre, im 19. Jahrhundert im Wesentlichen nur durch mikroskopische Untersuchungen an Zellschnitten, die Histologie, Strukturen beschreiben und durch spezi-

elle Färbemethoden Zellbestandteile identifizieren.¹⁶ Zwar wurden während dieser Zeit, zu der auch ein rapider Aufschwung der Chemie stattfand, schon mittels Extrakten die in Zellen vorkommenden Substanzen bestimmt und die zwischen diesen ablaufenden Reaktionen analysiert, aber die Synthese wurde noch nicht systematisch beherrscht, und die wesentlichen chemischen Makromoleküle, also die Proteine, entzogen sich den damaligen Methoden. Man erkannte die Rolle der durch Enzyme gesteuerten Katalyse, aber die Kluft zwischen Labor und Lebewesen konnte nicht geschlossen werden. So erfasste die damalige Chemie nur bestimmte Aspekte des Stoffwechsels, während die chemische Analyse der Zellsteuerung und damit die Erklärung der von den Histologen gefundenen Strukturen erst in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts durch die moderne Biochemie und Molekularbiologie gelang. Dass systematisch die Methoden einer anderen Wissenschaft, der Chemie, in der Biologie eingesetzt wurden, rief oftmals den vehementen Protest traditioneller Biologen hervor, die meinten, dass dadurch die Spezifik ihres Gegenstandsbereiches, des Lebens, aus dem Blick geräte. Heutzutage scheint sich wieder etwas Ähnliches abzuspielen, wenn plötzlich informatikgetriebene Hochdurchsatzmethoden die traditionellen, sorgfältigen chemischen Einzelanalysen der Biochemie ablösen. Viele biochemisch und biologisch Forschende sind entsetzt, wenn nun einfach mal kurzerhand die gesamte in einem Tropfen Meerwasser enthaltene DNS sequenziert wird. – Andererseits kann man inzwischen auch mit den in der physikalischen Forschung entwickelten spektroskopischen Techniken nicht mehr nur wie mittels chemischer Verfahren Reaktionen zwischen Biomolekülen feststellen, sondern diese Prozesse auch auf der atomaren Ebene beobachten.

Der bedeutende Fortschritt der Zellbiologie in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts hatte auch für die Evolutionsbiologie Folgen, auch wenn diese beiden Entwicklungsstränge in vieler Hinsicht getrennt blieben. Die Entdeckung der Keimbahn bedeutete für August Weismann (1834–1914) eine biologische Trennung der nur über die Keimzellen ablaufenden Vererbung und der in der Genese der somatischen Zellen durch fortgesetzte Zellteilungen stattfindenden Individualentwicklung, und damit die endgültige Zurückweisung der lamarckistischen Vorstellungen. Hieraus haben manche Evolutionsbiologen sehr weitreichende Konsequenzen gezogen, die unten kritisch diskutiert werden.

Weismann und Wilhelm Roux (1850–1924) vertraten eine Mosaiktheorie der Entwicklung, was besagt, dass sich die einzelnen Körperteile unabhängig voneinander intrinsisch getrieben entwickeln. Die regulative Theorie der Entwicklung meint dagegen, dass die Ausprägung der Körperteile durch die Position der Vorgängerzellen im Embryo bestimmt wird. Theodor Boveri (1862–1915) vermutete, dass die unterschiedlichen Entwicklungen der Zellen in einem Embryo durch einen Konzentrationsgradienten getrieben werden und deswegen positionsabhängig sind. Tatsächlich weiß man heute, dass beides vorkommt. Allerdings kann die Mosaiktheorie für sich alleine nicht korrekt sein. Alle Körperzellen eines Organismus¹⁷ tragen nämlich, wie man durch die Molekularbiologie weiß, das gleiche vollständige

¹⁶Dies erklärt übrigens auch die Wurzel „Chrom“ (aus dem griechischen Wort für Farbe) in den Chromosomen.

¹⁷Das Immunsystem bildet eine Ausnahme, die an dieser Stelle allerdings nicht relevant ist.