

Deutsche Gesellschaft für
Geschichte und Theorie der Biologie

Annals of the History and Philosophy of Biology

Volume 16 (2011)

formerly Jahrbuch für
Geschichte und Theorie der Biologie



Universitätsverlag Göttingen



Manuscripts should be submitted to the managing editor. Submissions will be peer reviewed. The preferred language is English. Articles in German should be accompanied by a short (max. 1000 words) summary in English.

Managing Editor

Volker Wissemann

Justus-Liebig-Universität Giessen

Institut für Botanik

AG Spezielle Botanik (Carl-Vogt-Haus)

Heinrich-Buff-Ring 26-32 (IFZ)

D-35392 Giessen

Germany

E-mail: Volker.Wissemann@bot1.bio.uni-giessen.de

Editors

Uwe Hoßfeld, Jena, Germany

Michael Ruse, Tallahassee, USA

Lennart Olsson, Jena, Germany

Volker Wissemann, Gießen, Germany

Editorial Board

Peter Bowler, Belfast, UK

Olaf Breidbach, Jena, Germany

Eve-Marie Engels, Tübingen, Germany

Christoph Friedrich, Marburg, Germany

Thomas Junker, Frankfurt/Main, Germany

Ulrich Kutschera, Kassel, Germany

Peter McLaughlin, Heidelberg, Germany

James R. Moore, Milton Keynes, UK

Kärin Nickelsen, München, Germany

Ronald L. Numbers, Wisconsin-Madison, USA

Hans-Jörg Rheinberger, Berlin, Germany

Marsha L. Richmond, Detroit, USA

Robert Richards, Chicago, USA

Nicolas Robin, St. Gallen, Switzerland

Nicolaas A. Rupke, Göttingen, Germany

Hans-Konrad Schmutz, Winterthur, Switzerland



Deutsche Gesellschaft für Geschichte und
Theorie der Biologie (Ed.)
Annals of the History and Philosophy of Biology Vol. 16 (2011)

This work is licensed under the
[Creative Commons](https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/) License 3.0 “by-sa”



Annals of the History and Philosophy of Biology; Volume 16 (2011)
Universitätsverlag Göttingen 2013

Deutsche Gesellschaft für
Geschichte und Theorie der
Biologie (Ed.)

Annals of the History and
Philosophy of Biology
Vol. 16 (2011)

formerly Jahrbuch für Geschichte
und Theorie der Biologie



Universitätsverlag Göttingen
2013

Bibliografische Information der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliographie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

Managing Editor of the Annals of the History and Philosophy of Biology

Volker Wissemann

Justus-Liebig-Universität Giessen

Institut für Botanik

AG Spezielle Botanik

Heinrich-Buff-Ring 38 (Carl-Vogt-Haus MZVG)

D-35390 Giessen

Germany

E-mail: Volker.Wissemann@bot1.bio.uni-giessen.de

Cover Picture: Friedrich Besemann: Leinekanal mit akademischem Museum und Graetzelhaus. Aquarellierte Federzeichnung 1860. Graphische Sammlung des Städtischen Museums Göttingen

Layout: DGGTB

Cover Design: Kilian Klapp, Maren Büttner

© 2013 Universitätsverlag Göttingen

<http://www.univerlag.uni-goettingen.de>

ISSN 1863-0197

Contents

Editorial	Jürgen Bereiter-Hahn & Mathias Gutman Individuals in nature – how to know what biology is actually about. Editorial to the contributions on “Fundamental terms of a theory of organisms”.....	3
1	Thomas Khurana Selbstorganisation und Selbstgesetzgebung. Form und Grenze einer Analogie in der Philosophie Kants und Hegels.....	9
2	Spyridon Koutroufinis & Andreas Wessel Toward a Post-Physicalistic Concept of the Organism.....	29
3	Georg Toepfer Leben: Integrationsbegriff einer Disziplin, Randbegriff vieler Disziplinen und Begriff für das Vertrauteste vor allen Begriffen.....	51
4	Manfred Drack Towards the System Heuristics of Paul Weiss.....	69
5	Mathias Gutmann Life, Organism or System? Some methodological reconstruction concerning biological individuals.....	81
6	Peter Janich Organismen – Individuen zwischen universellen Naturgesetzen und speziellen Kontexten.....	97
7	Jürgen Bereiter-Hahn Is the term “individual” universal for organisms?.....	113
8	Peter Nick Autonomy versus rhythm – what is needed to build a plant organism.....	129
9	Paul G. Layer “Life” shaped by genes that depend on their surrounds.....	153
10	Bernd Rosslénbroich Patterns and processes in macroevolution.....	171
11	Karl Edlinger Evolution als Kollektivprozess.....	185

12	Gernot Falkner & Renate Falkner	
	Die Prozessphilosophie als Grundlage einer Theorie der Organismen.....	209
13	Josef Honerkamp	
	Emergence.....	235

Individuals in nature – how to know what biology is actually about.

Editorial to the contributions on “Fundamental terms of a theory of organisms”.

Guest editors:

Jürgen Bereiter-Hahn and Mathias Gutmann

Living organisms represent the most complex entities we know. They are embracing principles of quantum mechanics, exchange of matter and energy, self propagation i.e. autoreplication via autopoiesis in ontogeny as well as during phylogeny, up to the level of consciousness. Questions on the directionality of development in ontogeny and phylogeny arise as well as whether it is deterministic or channeled stochastics. Thus any description, interpretation or investigation is a big challenge. Knowledge of the processes involved in development and functions of organisms has immensely grown through the last decades but comprehension grows much slower. Any time in history, understanding of “what is life?” was related to the

most complex technical items developed so far, e.g. mechanical machines, then physico-chemical reactions which allow to give rise to shapes resembling fungi or cells with the ability to move and divide seemed an adequate model to understand organisms as the result of chemical reactions. Nowadays researchers aim to produce new organisms by combining modified nucleic acids with cytoplasm or constructing robots mimicking even human emotions. Such fundamental research is based on science inherent rules and understandings, but the comprehension of the meaning and interpretation of what has been achieved, thus a theory of organisms, requires an approach critically questioning the meaning of the terms used for description and interpretation. These terms in general are metaphoric and thus ambiguous, including pre-scientific comprehension, results of natural science work, and hypothesis driven interpretation of these findings. Life sciences deeply penetrate in our understanding of human nature and social life. In recent history the primacy of the individual or the population as the main target of evolutionary selection has been discussed controversially with severe political consequences for the relations of the individual and the society. Another example is the recent discussion derived from neurosciences on the deterministic character of our behaviour. The latter example gives interesting insights into the interaction between neurobiology with neuroinformatics, economical sciences and game theories and computer networks which all describe highly complex systems with similar terms, but within a different environment of meanings.

This is the reason why *Jürgen Bereiter-Hahn* (Goethe University Frankfurt/M) organised an interdisciplinary workshop on fundamental terms of a theory of organisms in November 2011. Philosophers, biologists, and physicists brought forward their concepts on terms as are life, organism, system, individual, evolution, emergence.

The results of this conference are presented here, dealing with the problem of determining the very nature of biological individuals by entertaining a multi-conceptual approach. Bringing together sets of theories to look at the problem of biological individuals from different perspectives, the complexity of the problem becomes visible. And it becomes visible only, when we avoid some very typical shortcomings, which are nevertheless characteristic for the biotheoretic discourse particularly of the 20th and 21st century, by focusing nearly exclusively on animal-organisms. This is the reason why we are opening the list of papers of this special issue with *Peter Nick's* example for the self-constituting activities of organisms in terms of plant-morphogenesis. The (self-) organisation of auxin-flux in accordance to a gradient built along a cell-line provides a model for understanding processes actually going on in a plant e.g. during phyllotaxis and vascular differentiation. The self-organisation of those processes are studied by constructing an experimental-system of cell lines from the ground tissue of tobacco-plants. Genetic and optical engineering allows a specific manipulation of the relevant metabolic processes of this “minimal organism” with the result of a first explanatory model

for understanding the underlying mechanisms of concerting autonomous oscillators in order to build a highly organised plant organism.

Jürgen Bereiter-Hahn scrutinizes the term “individual” from a formal and conceptual point of view. Starting with the “indivisibility” of something, being thus named “simple”, he provides some criteria, which might allow an operationalised use of the term “individual” such as its being spatio-temporally separable, a sufficient coherence of its constituting parts, which themselves should be assumed to display a – relative – autonomy and finally a specific DNA-sequence. Following Rensch’s concept of higher order hierarchies, Bereiter-Hahn presents a comprehensive integrative approach, which covers single cells as well as higher organisms of different kind, swarm- and colony-building simple organisms as well as super-organisms and complex societies.

From a methodological point of view *Peter Janich* deals with the question for the status of the term “individual”. By outlining the fundamental difference in use of the term “individual” in a scientific framework to the use in the context of everyday life world, a reconciliation seems possible between top-down approach of sciences on the one hand and the bottom-up approach which actually underlies the scientific practice itself. Starting with the bottom-up constitution of a scientific object within everyday life world practice a clarification of the term “organism” is provided.

From a historical point of view an outline of the contribution of Paul Weiss to the development of system-theory is provided by *Manfred Drack*. He traces back the origin of Weiss’s concept to his research in Vienna and the tight connection, his specific system-approach gained on grounds of behavioural studies on butterflies. The relevance of historical re-consideration is proved by pointing out some of most recently discussed problems of biology to being preceded and conceptualised in terms of the system-hermeneutics, Paul Weiss actually aimed at. No organism can be understood except via its evolutionary origin. Therefore the evolutionary aspect has to be strongly involved in any theoretical concept of organisms. *Karl Edlinger* criticizes that the classical Darwinistic approach still concentrates on single characters and their putative selective advantages or disadvantages. This view falls back behind the considerations of Jakob v. Uexküll who emphasized on the increasing autonomy of organisms related to their achievement of higher complexity during evolution. This constitutes an organism centered evolutionary theory including premises of ecological sciences.

Similarly *Bernd Rosslenbroich* raises the question “is it really possible to reduce all life functions to the molecular level and finally to chemical and physical processes?” and aims to overcome this reductionistic view by a systems approach perceiving living entities as integrative units with restricting and regulating functions upon their component parts. These relatively autonomous entities organize a hierarchy with complex interrelations being formed during evolution increasing their capacities of self-determination and independence from the environment.

From the developmental biologist's view *Paul Layer* tackles the questions of dogmatic reductionism, like that in evolutionary biology talking about fitting genes rather than viable traits. Thus environments will have shaped "genes" which proved to be "life-suitable". His argumentation is based on evolutionary developmental biology emphasizing on the role of the environment and its interaction with the organism and the restriction of the role of genes in pattern formation, because patterns originate from patterns and not from genes. This view is in strong contrast to reduction of the phenomenon of "life" to a mere dissemination of egoistic genes.

Following a constructivist approach, *Mathias Gutmann* provides the reconstruction of three biological core concepts, which are usually applied in order to deal with biological individuals. Explicating the semantic differences which result from the use of the concepts of life, organism and system respectively, two dimensions of the term individual are elaborated: by confusing a specific use of the term "individual", namely as a particular being and as token of a type some fundamental misunderstandings can be identified, which are responsible for difficulties to determine "biological individuals".

Emergence, as a crucial concept in modern sciences is the main focus of *Josef Honerkamp's* paper. Starting with some simply physical systems and their intrinsic properties even complex patterns of behaviour become explicable and actually explainable in terms of their components and their respective interactions. Pattern formation in terms of non-equilibrium systems provides then a connection to biological systems which is confronted with dimensions of complexity usually not found in inanimate matter. However, as *Honerkamp* shows, the underlying principles may display some fundamental similarity.

From an everyday understanding, life seems to be the central and most important and integrative term in biology and thus links biological science with all its complexity to social life. However, *Georg Töpfer* states that in a strict scientific perspective it does not denominate a homogenous item, its heterogeneity, already at an ontological level, the multitude of aspects covered, prevents the use of the concept as a precise scientific term.

Based upon the complex philosophy of Alfred North Whitehead on the one hand and John Dewey's pragmatist approach, *Gernot and Renate Falkner* present their theory of organism, explicated in reference to their empirical research, dealing with cyano-bacteria. They rely particularly on the concept of processes as the very nature of individuals. Whitehead's actual entities are understood in terms of operative entities, which generate the identity of individuals by constantly reproducing the difference between the respective organism and its respective environment. Accordingly, organisms are not longer to be conceptualised as the result of pure adaptational processes but as the very subjects of their life-history and of evolution.

One of the most used characterisations of life is the concept of "self-organization" that denotes the internally conditioned origin of order that does not

require an external steering or an inner program, and thus may be conceived by abstract mathematical logic. *Spyridon Koutroufinis* and *Andreas Wessel* show the limitations of mathematical abstract foundations to gain understanding of organisms which cannot be reduced to a bundle of characteristics like actual entities of physics, since they possess an autonomy emerging from their intrinsic nature. By this they close the circle to the contribution of *Thomas Khurana* investigating analogies in the philosophy of Kant and Hegel as related to their comprehension of living beings by self-organisation and self-determination. In parallel with the development of biology as a science the philosophical discussion on the term life became very vivid with an intensive exchange between philosophers i.e. Kant, Schelling and Hegel as well with natural scientists. In opposition to the Cartesian tradition that had tried to grasp living beings in terms of organized machines, Kant characterizes living beings not only as organized, but as self-organizing beings. Conceiving living entities as self-organizing beings conveys a form of self-determination and thus autonomy to them. This approach makes understandable how freedom might be actualized in nature.

Acknowledgement

The organizers and participants of the Workshop „Grundbegriffe einer Organismustheorie – Leben, Individuum, System“ gratefully acknowledge the generous support by the following institutions:



 **LOEWE-Schwerpunkt Präventive Biomechanik – PräBionik**



Selbstorganisation und Selbstgesetzgebung. Form und Grenze einer Analogie in der Philosophie Kants und Hegels

Thomas Kburana

Abstract. The paper investigates philosophical conceptions of the living that were articulated in Kantian and Hegelian philosophy. The paper argues that in Kant and post-Kantian philosophy the conception of the living serves as a hinge or joint in order to mediate between conceptions of the realm of nature and conceptions of the realm of freedom. In opposition to the Cartesian tradition that had tried to grasp living beings in terms of organized machines, Kant characterizes living beings not only as organized, but as self-organizing beings. Living beings thus do not depend on a conception of their whole external to them (a conception present in the mind of a putative creator). They rather determine themselves. If one understands freedom as being under self-given laws as Kant and his successors did, then living beings as self-organizing entities seem structurally akin to the form of autonomy. The paper argues that it is this kinship that explains the interest that Kant and his successors have taken in the subject matter of the living. In conceiving of living entities in terms of self-organizing beings, some elements of

nature seem to be graspable in terms of an inner purposiveness that makes understandable how freedom might be actualized in nature. Although Kant has not fully developed and deployed the analogy of living self-organization and practical self-determination, it had a crucial impact on post-Kantian philosophy. The paper tries to delineate this impact by turning to Hegel who has deepened the analogy without annihilating the difference between living self-organization and practical self-determination

Selbstorganisation und Selbstgesetzgebung **Form und Grenze einer Analogie in der Philosophie Kants und Hegels**

Auch wenn man sich unter dem Begriff *Lebensphilosophie* üblicherweise auf eine wesentlich spätere Phase der Philosophie bezieht, ist es der Literatur über Kant und die nach-kantische Philosophie nicht entgangen, dass der Lebensbegriff in dieser philosophischen Formation eine Prominenz und Bedeutung erhält, die er davor über längere Zeit nicht (mehr) besessen hatte. Die besondere Bedeutung, die der Lebensbegriff und der Begriff innerer Zweckmäßigkeit in der Philosophie um 1800 gewinnt, trifft zeitlich mit der Herausbildung der neuen Disziplin der Biologie zusammen.¹ Der rege Austausch, der zwischen Kant, Schelling und Hegel auf der einen Seite und Naturforschern auf der anderen Seite bestand, legt es nahe, den philosophischen Lebensbegriff und die wissenschaftlichen Entwicklungen der Zeit unmittelbar aufeinander zu beziehen. Was dabei jedoch selten ausreichend in Betracht gezogen wird, ist der besondere Motivationshintergrund der kantischen und nachkantischen Überlegungen zum Lebensbegriff: Diese Reflexionen kommen nicht einfach als ontologische Erörterung einer besonderen Klasse von Wesen in Gang; und sie erschöpfen sich auch nicht in methodologischen Reflexionen auf die Prinzipien der wissenschaftlichen Erkenntnis von Phänomenen einer bestimmten Ordnung (Phänomenen der lebendigen Natur). Die Bedeutung des Lebensbegriffs ergibt sich vielmehr immanent aus der Reflexion auf die Bedingungen der Möglichkeit theoretischen und praktischen Wissens. Die Erörterungen unseres Wissens vom Lebendigen stehen im Horizont der Frage, wie wir *uns selbst* verstehen können – und insbesondere: wie wir uns als praktische Wesen begreifen können, die sich selbst zu den Wesen machen, die sie sind, und unter Gesetze bringen, die sie sich auf diese Weise selbst geben. Das bedeutet nicht, dass man die begrifflichen Vorschläge der kantischen und nach-kantischen Philosophie nicht mit Gewinn auf Fragen der Philosophie der Biologie beziehen könnte.² Es bedeutet aber, dass man sich zunächst ein genaueres Bild darüber verschaf-

¹ Vgl. zur Herausbildung einer „synthetic theory of life“ um 1800 und zum Austausch zwischen Philosophie und Naturforschung am paradigmatischen Fall der Beziehung von Kant und Johann Friedrich Blumenbach siehe exemplarisch Lenoir (1982).

² Ganz im Gegenteil scheint es vielmehr so, dass die Philosophien Kants und Hegels eben aufgrund dieses besonderen Motivationshintergrunds ihrer Überlegungen eigene Vorschläge zur Form teleo-

fen sollte, was der Ort und die Funktion der betreffenden Begriffe im kantischen und nachkantischen Projekt sind.

Der Lebensbegriff, den wir bei Kant und Hegel vorfinden, ist, so die grundlegende Diagnose dieses Beitrags, wesentlich ein Vermittlungsbegriff: Die Charakterisierung lebendiger Wesen dient nicht einfach dazu, einen bestimmten Realitätsausschnitt zu isolieren und zu spezifizieren, sondern wird vielmehr dazu verwandt, einen *Übergang* zwischen dem von Kant sogenannten „Reich der Natur“ und dem „Reich der Freiheit“ zu denken. Der Lebensbegriff hat so einen wesentlich transitorischen Charakter und ist darum nicht zufällig, sondern mit Grund als ein prekärer, in sich gespannter gebildet. In ihm zeigt sich im Reich der Natur ein Analogon, eine Präfiguration oder Voraussetzung der Verwirklichung von Freiheit. In Gestalt von lebendiger Selbstorganisation wird eine Form der Ordnung begriffen, die auf basale Weise in sich selbst gründet und die unter Gesetzen steht, die durch diese Ordnung selbst konstituiert werden. Lebendige Selbstorganisation erscheint vor diesem Hintergrund der Form praktischer Selbstkonstitution verwandt, die Kant unter dem Begriff der Autonomie fasst und die für die moderne praktische Philosophie insgesamt von entscheidender Bedeutung ist.³

Um die Form und Grenze dieser Analogie und die darin implizierte Bedeutung des Konzepts des Organismus anzudeuten, werde ich im Folgenden (I) mit einer Rekonstruktion des Konzepts lebendiger Selbstorganisation bei Kant beginnen, um (II) in einem zweiten Schritt nachzuzeichnen, wie dieser Begriff vor dem Hintergrund des Konzepts praktischer Selbstgesetzgebung eine besondere Relevanz erhält. (III) In einem dritten Schritt werde ich nachzeichnen, wie Hegel die Analogie zwischen lebendiger Selbstorganisation und praktischer Selbstgesetzgebung im kritischen Anschluss an Kant modifiziert und im Sinne eines systematischen Zusammenhangs vertieft.

I. Organisierte und sich selbst organisierende Wesen

Die *Kritik der Urteilskraft*, in der sich Kants ausführlichste Überlegungen zu organisierten Naturprodukten finden, hat für Kants Philosophie systematisch die Aufgabe, die Kluft zwischen theoretischer und praktischer Philosophie, Verstand und Vernunft, Naturbegriffen und Freiheitsbegriff zu überbrücken. Die Urteilskraft wird anhand ihrer Operationen in der ästhetischen Erfahrung und der teleologischen Beurteilung der Natur so charakterisiert, dass sie einen Begriff hervorbringt,

logischer Beschreibung natürlicher Phänomene machen, die durch die gegenwärtig dominanten Konzepte funktionaler Analyse und teleologischer Erklärung nicht ausgeschöpft werden. Vgl. im Bezug auf Kant Toepfer (2004, 320ff.), mit Blick auf Hegel DeVries (1991) sowie im Hinblick auf das Verhältnis beider Positionen Kreines (2012).

³ Vgl. zur Geschichte dieser Idee Schneewind (1998). Mein eigenes Interesse am kantischen und nachkantischen Lebensbegriff ist wesentlich durch diesen Bezugsrahmen und die Frage bestimmt, inwiefern die philosophische Bestimmung des Lebendigen eine Voraussetzung dafür darstellt, uns angemessen als autonome praktische Wesen verstehen zu können. Vgl. dazu ausführlicher Khurana (2012).

der zwischen den Naturbegriffen und dem Freiheitsbegriff zu vermitteln vermag: den Begriff der „Zweckmäßigkeit der Natur“ (Kant, 1790a, 196). Allgemein gesprochen vermittelt das Ordnungsprinzip der Zweckmäßigkeit zwischen Naturbegriffen und Freiheitsbegriff, weil es die Natur in einer Weise zu begreifen erlaubt, dass verständlich werden kann, wie in ihr die Verwirklichung der Freiheit möglich ist: wie der Freiheitsbegriff in Form der Realisierung des Endzwecks Wirkung entfalten kann, „der allein in der Natur und mit Einstimmung ihrer Gesetze wirklich werden kann“ (Kant, 1790a, 196). Würde man die Natur allein nach den Kategorien des Verstandes verstehen, die die erste Kritik dargestellt hatte, so bliebe aus Kants Perspektive unklar, wie sich freie Wesen in der Natur realisieren und in Form von natürlichen Wirkungen manifestieren können. Wäre in der Natur nur jene Ordnung zu finden, die wir aufgrund der Verstandeskategorien und der Naturgesetze, die sich auf ihrer Grundlage ergeben, erfassen, so wäre nicht verständlich, wie wir selbst – jene vernünftigen Wesen, die zugleich als lebendige existieren – möglich sind. Erst wenn wir die Natur über ihre Verstandesbestimmtheit hinaus als zweckmäßig betrachten können, erst wenn wir in der Natur selbst eine Form der Ordnung und Gesetzmäßigkeit erkennen, die über das hinaus geht, was wir durch Abläufe mechanischer Kausalität als notwendig einsehen können, wird verständlich, wie wir uns in ihr als Zwecke realisierende und freie Wesen verwirklichen können.

Das Prinzip der „Zweckmäßigkeit der Natur“, das unsere reflektierende Urteilskraft anleitet, zeigt sich nun Kant zufolge auf eine besonders exponierte Weise dort, wo wir bestimmte Wesen in der Natur zu erkennen versuchen, die Kant als „organisierte Wesen“ oder „Naturzwecke“ bezeichnet und die er wesentlich durch Lebewesen exemplifiziert.⁴ An diesen Wesen zeigt sich in der Natur nicht nur eine relative, logische Zweckmäßigkeit – dass sie so geordnet ist, dass sie uns eine systematische Erfahrung und Erkenntnis von ihr erlaubt –, sondern überdies eine absolute und reale Zweckmäßigkeit: eine „reale Zweckmäßigkeit in ihren Producten, d.i. einzelne Dinge in der Form von Systemen“ (Kant, 1790, 217). Organismen haben in diesem Sinne eine Schlüsselrolle für Kants Erörterung der zweckmäßigen Natur, da erst durch sie eine nicht nur äußerliche und relative Zweckmäßigkeit der Natur nahegelegt wird, sondern in Gestalt eines einzelnen Wesens innere Zweckmäßigkeit verkörpert ist: ein Ding sich uns als System präsentiert.

Diese Systematizität lässt sich dabei nicht unmittelbar durch uns bekannte allgemeine Gesetze mechanischer Kausalität als notwendig einsehen: Wenn wir „z.B. den Bau eines Vogels“ betrachten, „so sagt man, daß diese[r] [...] nach dem bloßen

⁴ Kant stellt seine Bestimmung von „Naturzwecken“ in der *Kritik der Urteilskraft* nicht explizit und terminologisch als eine Theorie des Lebendigen dar, was verdeutlicht, dass Kants primäres Interesse hier der allgemeinen Form einer natürlichen Zweckmäßigkeit gilt. Kant ist dabei andererseits mit Recht so gedeutet worden, dass er sich unter dem Begriff „Naturzwecke“ praktisch ausschließlich auf Phänomene der belebten Natur bezieht. Ich werde in diesem Sinne Kants Erläuterungen zu organisierten Naturprodukten im Folgenden als seine Auskunft über unser Wissen vom Lebendigen behandeln und davon absehen, dass Kant den Begriff des Lebens an anderer Stelle terminologisch noch auf andere Weise einsetzt.

nexus effectivus in der Natur, ohne noch eine besondere Art der Causalität, nämlich die der Zwecke (*nexus finalis*), zu Hülfe zu nehmen, in höchstem Grade zufällig sei“ (Kant, 1790a, 360): Betrachtet man die Natur als bloßen Mechanismus, so hätte sie sich „auf tausendfache Art [...] anders bilden können, ohne gerade auf die Einheit nach einem solchen Princip [i.e. dem der inneren Zweckmäßigkeit, TK] zu stoßen“ (Kant, 1790a, 360). Um der Ordnung, die in diesem inneren Bau eines Vogels zu finden ist, gerecht zu werden, müssen wir uns durch ein Prinzip leiten lassen, das Kant als die „Gesetzmäßigkeit des Zufälligen als eines solchen“ (Kant, 1790, 217) bestimmt: das Prinzip der Zweckmäßigkeit. Die Einheit des Baus des Vogels, die Gesetzmäßigkeit, die in dieser hoch unwahrscheinlichen und in diesem Sinne zufälligen Anordnung liegt, erklärt sich uns, wenn wir diesen Bau in seiner Zweckmäßigkeit erkennen: Das heißt zunächst einmal so betrachten, als läge der Grund der Wirklichkeit des Objekts in einem Begriff von diesem Objekt, der ihm vorausgegangen ist. Wir legen mit anderen Worten eine Art „Technik“ oder „Kunst“ der Natur zugrunde. Wir dürfen der Natur dabei zwar nicht direkt absichtlich wirkende Ursachen unterstellen, müssen sie aber doch in Analogie zu einem technischen Herstellungsprozess vorstellen, um die Gesetzmäßigkeit des Zufälligen in ihren Produkten verstehen zu können. Kant will in diesem Sinne nicht „eine neue Causalität in d[ie] Naturwissenschaft einführen, die wir doch nur von uns selbst entlehnen und anderen Wesen beilegen, ohne sie gleichwohl mit uns als gleichartig annehmen zu wollen“ (Kant, 1790a, 361). Aber er behauptet, dass wir natürliche Wesen aufgrund der inneren Begrenzungen unseres Erkenntnisvermögens notwendigerweise anhand dieser Analogie auffassen müssen.⁵ Nicht allein zur Erklärung, schon allein um die betreffenden Entitäten als solche in ihrer inneren Gliederung überhaupt *erkennen* zu können, müssen wir sie in ihrer inneren

⁵ Diese Begrenztheit liegt wesentlich darin, dass wir nur über einen diskursiven Verstand und nicht über einen intuitiven Verstand verfügen. Unser diskursiver Verstand geht „vom Allgemeinen zum Besonderen und so zum Einzelnen (durch Begriffe“) (Kant, 1790a, 347). Er geht, noch genauer gesagt, vom *Analytisch*-Allgemeinen zum Besonderen (Kant, 1790a, 348). Dieses Analytisch-Allgemeine ist so geartet, dass es von dem Besonderen in seiner Besonderheit abstrahiert; in der Erkenntnis des diskursiven Verstandes kann das Besondere daher nicht allein vom Allgemeinen abgeleitet werden (Kant, 1790a, 348), obwohl aber der Verstand voraussetzen muss, dass das Besondere in der Mannigfaltigkeit der Natur zum Allgemeinen zusammenstimmen soll, damit es subsumiert werden kann. Diese Zusammenstimmung erscheint dem diskursiven Verstand notwendigerweise äußerst zufällig. Um nun zumindest die Möglichkeit der Zusammenstimmung zu denken, „müssen wir uns zugleich einen anderen Verstand denken, in Beziehung auf welchen“ und den ihm beigelegten Zweck wir jene Zusammenstimmung als notwendig vorstellen können. – Besäßen wir hingegen einen intuitiven Verstand, so würde sich die Lage anders darstellen: Dieser geht nicht vom Analytisch-Allgemeinen aus, sondern geht von einem *Synthetisch*-Allgemeinen („der Anschauung eines Ganzen als eines solchen“) zum Besonderen. D.h. er begreift das Besondere nicht als zufällig variiierende Instantiierung eines abstrakten Allgemeinen, sondern als besonderen Teil eines allgemeinen, umgreifenden Ganzen. Wir nähern uns der Auffassungsweise eines intuitiven Verstandes dadurch an, dass wir – in Analogie zu unserer Kausalität durch Zwecke – die *Vorstellung* eines Ganzen als den Grund der Möglichkeit der Verknüpfung der Teile denken (wo der intuitive Verstand allerdings das Ganze selbst – eben jenes Synthetisch-Allgemeine – als Grund dieser Möglichkeit verstehen würde).

Zweckmäßigkeit beurteilen (Kant, 1790a, 383; vgl. auch 370, 389-90, 400). Um den Gegenstand einer weiteren Untersuchung also überhaupt erst zu gewinnen – um einzelne „Dinge in der Form von Systemen“ zu erkennen, deren interne Abläufe wir dann weiter untersuchen und zu erklären versuchen können – müssen wir uns in unseren Reflexionen vom Prinzip der Zweckmäßigkeit leiten lassen. Auch wenn das Prinzip der Zwecke uns die Entstehungsart der Produkte der Natur, wie Kant zugesteht, nicht wirklich begreiflicher macht, ist es „doch ein heuristisches Prinzip [...], den besonderen Gesetzen der Natur nachzuforschen“ (Kant, 1790a, 411).⁶

Wie aber nun genau ist die Struktur dieser Wesen zu charakterisieren, die uns in ihrer Zufälligkeit gesetzmäßig erscheinen? Kant hebt vor allem zwei Merkmale ihrer Ordnung hervor, deren erstes sie mit Artefakten teilen und deren zweites sie von diesen unterscheidet.⁷ Es handelt sich bei Naturzwecken um (1) organisierte und (2) sich selbst organisierende Wesen: (1) Dass Naturzwecke auf einer ersten Ebene als *organisierte* Wesen bestimmt werden können, bedeutet zunächst, dass wir diese Entitäten so betrachten, als läge der Grund ihrer Wirklichkeit in einem Begriff von diesem Wesen: die Zufälligkeit der Anordnung erscheint auf eine Weise nichtbeliebig, wie wir es von Artefakten kennen, denen ein vorhergefasster Plan oder Begriff des Artefakts zugrunde liegt. Das manifestiert sich konkret darin, dass die Teile dieses Wesen jeweils so geartet und so im Verhältnis zueinander angeordnet sind, dass ihre Form und Position jeweils „umwillen“ der anderen Teile so verfasst ist, wie sie ist. Die Teile sind, bündig gesagt, *wechselseitig füreinander Zweck und Mittel*. Organisiertheit meint in diesem Sinne, dass das Wesen ein teleologisches Ganzes darstellt, dessen Teile jeweils als Zweck und Mittel anderer Teile erscheinen. Diese innere Zweckmäßigkeit der Organisation teilen die lebendigen Wesen aus Kants Perspektive mit Artefakten. Das klassische philosophische Exempel eines innerlich organisierten Artefakts ist eine Uhr, deren Teile umwillen der anderen ihre Form und Position besitzen: deren Räder bildlich gesprochen ineinander greifen.

(2) Die organischen Wesen sind aber nicht einfach organisierte Wesen, sondern genauer betrachtet *sich selbst organisierende Wesen*. Die Zweckmäßigkeit ihrer Organisation geht nicht auf einen Plan zurück, der dem organisierten Wesen extern wäre. Die Teile sind in diesem Sinne nicht allein umwillen der anderen da, sondern: die Teile sind jeweils durcheinander da. Sie sind in diesem Sinne nicht nur Zweck und Mittel füreinander, sie sind dabei zugleich *Ursache und Wirkung*

⁶ Bei der Anwendung des heuristischen Prinzips ist erstens zu beachten, dass wir nicht jedes Naturprodukt, welches für uns auf den ersten Blick innere Zweckmäßigkeit zu besitzen scheint, teleologisch zu erklären suchen sollten, sondern zunächst fragen müssen, ob es nicht doch als mechanisch möglich zu erläutern ist (Kant, 1790a, 411). Wenn wir die Entität dann tatsächlich als Naturzweck beurteilen, gilt zweitens, dass wir in der dadurch ermöglichten näheren Untersuchung seiner inneren Struktur und Abläufe, so viel als möglich mechanisch zu erklären haben (Kant, 1790a, 414). Die Beurteilung nach dem Prinzip der Zweckmäßigkeit ersetzt in diesem Sinne in Kants Bild nicht einfach die mechanische Erklärung, sondern ist auf komplexe Weise mit dieser koordiniert.

⁷ Vgl. Ginsborg (2004).

voneinander: „In einer Uhr ist ein Theil das Werkzeug der Bewegung der andern, aber nicht ein Rad die wirkende Ursache der Hervorbringung des andern; ein Theil ist zwar um des anderen willen, aber nicht durch denselben da“ (Kant, 1790a, 374). Bei den lebendigen Wesen hingegen sind die Teile durcheinander da: die Teile verbinden sich „dadurch zur Einheit eines Ganzen [...], daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind“ (Kant, 1790a, 373). Die Teile bringen dergestalt durch die Weise, wie sie sich wechselseitig hervorbringen – und nicht nur: dadurch, dass sie durch einen sie übergreifenden Plan aufeinander abgestimmt sind –, ein „Ganzes aus eigener Causalität hervor [...], dessen Begriff wiederum umgekehrt (in einem Wesen, welches die einem solchen Produkt angemessene Causalität nach Begriffen besäße) Ursache von demselben nach einem Princip“ sein könnte (Kant, 1790a, 373). Dass die Teile nicht nur – gemäß einem ihnen externen Plan – Zweck und Mittel füreinander, sondern ursprünglicher Ursache und Wirkung *voneinander* sind, führt für Kant dazu, dass ihr Zweck- und Mittelcharakter auf eine besondere Weise durchdringend wird: Ein organisiertes Produkt der Natur ist in diesem Sinne eines, über das wir so zu reflektieren haben, dass in diesem „*alles* Zweck und wechselseitig auch Mittel ist. *Nichts* in ihm ist umsonst, zwecklos oder einem blinden Naturmechanism zuzuschreiben“ (Kant, 1790a, 376; meine Herv.). Das heißt, sich selbst organisierende Wesen sind in einer noch durchdringenderen Weise organisiert als Maschinen, da sie selbst der Grund für ihre Organisation sind. Sie haben den Grund ihrer Einheit nicht in einem Verstand außer ihnen, sondern in der Weise, wie ihre Teile wechselseitig Ursache und Wirkung *voneinander* und dadurch Ursache und Wirkung eines Ganzen sind. Nach Kant ist demnach ein Organismus⁸ nicht einfach eine Ganzheit, deren Teile sich nur unter Bezug auf das Ganze angeben und definieren lassen. Es ist ein durch die wechselseitige Verursachung seiner Teile hervorgebrachtes Ganzes. Dass die Teile des Organismus keine von ihm unabhängige Existenz haben – ganz im Sinne der berühmten Aristotelischen Beobachtung, dass eine abgeschlagene „Hand“ nur noch homonymisch, nicht aber der Sache nach „Hand“ genannt werden kann –, ist mithin nicht so zu verstehen, dass die Teile von dem Ganzen als einer von ihnen unterschiedenen Entität abhängig sind: Nicht weil sie von einer *Vorstellung* des Ganzen, die der Entität vorausgegangen wäre, abhängen, sind die Teile vom Ganzen abhängig. Die Teile haben vielmehr darum keine vom Ganzen unabhängige Existenz, weil das Ganze durch die Teile selbst da ist.

Diese Form der Selbstorganisation, die Kant als kennzeichnend für unseren Begriff von lebendigen Wesen aufweist, zeigt sich dabei – wenn man auch Kants „vorläufige“ Bestimmung der Naturzwecke in §64 einbezieht – nicht allein (i) in ihrer inneren Gliederung – in der Interrelation ihrer Teile und dem Verhältnis von Teilen und Ganzem eines Einzelwesens, sondern auch (ii) in dem nutritiven sowie

⁸ In der *Kritik der Urteilskraft* verwendet Kant den Terminus „Organismus“ zwar noch nicht explizit und spricht stattdessen nur von organisierten Wesen oder organisierten Produkten der Natur; der Sache nach aber entwickelt er dort einen Organismusbegriff.

(iii) reproduktiven Vermögen lebendiger Wesen. Ein Naturzweck bringt sich nicht nur seinen Teilen nach hervor (die Teile sind wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form), es bringt sich auch als Individuum (Wachstum) und seiner Gattung nach (Reproduktion) hervor. Selbstorganisation beinhaltet in diesem Sinne näher betrachtet: Selbstartikulation, Selbsternährung, Selbstreproduktion.⁹

Entscheidend für Kants eigene Behandlung der Struktur organisierter Wesen ist die Beobachtung, dass diese relativ auf unser Erkenntnisvermögen in einer doppelten Weise problematisch ist: Sie lässt sich weder einfach mittels unserer Naturbegriffe verstehen, die durch das Schema mechanischer Kausalität (jede Wirkung hat eine ihr vorausliegende Ursache; Wirkung und Ursache sind sich heterogen) und atomistischen Erklärens (die Merkmale der Teile erklären einseitig die Merkmale des Ganzen) beherrscht sind, noch lässt sie sich einfach als formidentisch mit „unserer Causalität nach Zwecken“ (Kant, 1790a, 375) verstehen. Indem diese Wesen sich selbst verursachen, fehlt die Heterogenität von Ursache und Wirkung und die einlinige Folgebeziehung zwischen beiden. Indem der Begriff, der der Grund der Wirklichkeit dieses Objekts zu sein scheint, diesen Wesen nicht vorausgeht und nicht – auf eine für uns erkennbare Weise – in einem Verstand außer ihnen liegt, sondern dem Wesen in seiner materiellen Artikulation gleichsam immanent ist, entsprechen sie auch nicht unserer Kausalität nach Zwecken. Diese unsere Kausalität nach Zwecken, die Kausalität „im technischen Gebrauche der Vernunft“ (Kant, 1790a, 383) ist nur eine „entfernte Analogie“ (Kant, 1790a, 375), derer wir uns bedienen, da wir nicht wirklich über einen Begriff jener natürlichen Zweckmäßigkeit verfügen, derer wir in den lebendigen Wesen gewahr werden. Wir nutzen die Analogie eines „praktischen“ Zwecks, um uns dem „Zweck der Natur“ anzunähern, der sich so allerdings nicht wirklich erfassen lässt (Kant, 1790a, 376). Wir stellen uns die lebendigen Wesen in einer Art Notbehelf so vor, *als ob* sie absichtlich hervorgebracht worden wären, ohne aber dabei in dem Sinne auf einen intentionalen Urheber abzielen, dass wir die Organisiertheit der Natur zum Argument dafür machen wollen, einen verständigen Welturheber zu postulieren. Um sich nicht der Anmaßung schuldig zu machen, „als wollte man etwas, was gar nicht in die Physik gehört, nämlich eine übernatürliche Ursache, unter unsere Erkenntnißgründe mischen [...] spricht man in der Teleologie zwar von der Natur, als ob die Zweckmäßigkeit in ihr absichtlich sei, aber doch zugleich so, daß man der Natur, d.i. der Materie, diese Absicht beilegt“ (Kant, 1790a, 383). Auch dies kann man allerdings nur in einem uneigentlichen Sinne tun, da der Materie als leblosem Stoff *per definitionem* niemals eine Absicht zukommen

⁹ Kant selbst dehnt seine Überlegungen über Zweckmäßigkeit dann im Weiteren auch über einzelne Wesen auf den Zusammenhang der Natur als Ganzes aus. Der zentrale Ausgangspunkt seiner Überlegung aber bleibt dabei der Organismus, da nur in diesem Fall das Prinzip der Zweckmäßigkeit unentbehrlich ist (Kant, 1790a, 398): „Es ist also nur die Materie, sofern sie organisiert ist, welche den Begriff von ihr als einem Naturzwecke nothwendig bei sich führt, weil diese ihre spezifische Form zugleich Produkt der Natur ist. Aber dieser Begriff führt nun nothwendig auf die Idee der gesamten Natur als eines Systems nach der Regel der Zwecke“ (Kant, 1790a, 378-79).

kann. Wir beurteilen die Naturzwecke also so, als zeigte sich in ihnen eine absichtliche Zweckmäßigkeit, um die dort zu findenden Organisiertheit als reale und innere zu erfassen und von einer bloß zufälligen, relativen, subjektiven Tauglichkeit zu unterscheiden; wir können dabei aber den eigentlichen Sitz dieser Absicht nicht wirklich lokalisieren und ihre eigene Wirklichkeit nicht überzeugend erfassen.¹⁰

II. Selbstorganisation und Selbstgesetzgebung

Klammern wir die Komplikation vorübergehend ein, dass Kant glaubt, wir könnten uns der Ordnungsform von Naturzwecken nur durch unvollkommene Analogien annähern, und betrachten wird nochmals die Organisationsform von Naturzwecken, so wie Kant sie bestimmt, so scheint besonders bemerkenswert, dass es sich formal betrachtet um Wesen handelt, die in sich selbst gründen: Sie sind Ursache und Wirkung ihrer selbst. Eben in diesem Sinne kommt ihnen in ihrer Zufälligkeit – in dem, was sich nicht schon durch den Mechanismus der Natur als notwendig einsehen lässt – dennoch Ordnung und Gesetzmäßigkeit zu. Diese Notwendigkeit lässt sich dabei nicht angemessen so darstellen, dass sie aus Gesetzen herrührt, die durch einen ihnen externen Verstand gegeben wären. Die Gesetzmäßigkeit realisiert sich vielmehr in dem wechselseitigen Bedingungsverhältnis der Teile des Lebewesens selbst. Die Gesetzmäßigkeit, der die Naturzwecke über das hinaus unterliegen, was wir durch den Mechanismus der Natur einsehen, ist eine, die ihnen spezifisch zukommt und die durch sie selbst hervorgebracht und erhalten wird. Es handelt sich in diesem Sinne um eine Gesetzmäßigkeit, die man im formalen Sinne als *autonom* bestimmen könnte: Während die unbelebte Natur ein Reich der heteronomen Notwendigkeit darstellt, in der jedes durch ein anderes bestimmt ist (jede Wirkung durch eine von ihr unterschiedene Ursache), sind lebendige Wesen hinsichtlich ihrer inneren Zweckmäßigkeit durch „sich selbst“ bestimmt und in diesem Sinne „autonom“. Ihre selbstorganisierende Form macht Lebewesen so, formal betrachtet, zu einem Parallellfall für die Konzeption autonomer Ordnung, in der das Subjekt, das dem Gesetz unterworfen ist, zugleich als Urheber des Gesetzes betrachtet werden muss.¹¹

¹⁰ Insofern ist es nicht überraschend, dass Kant in dieser Hinsicht zu schwanken scheint: Während er einerseits nahelegt, wir dürften der Natur keine absichtlich wirkenden Ursachen unterlegen (Kant, 1790a, 360f.), sagt er andererseits, wir müssten organisierte Naturprodukte dennoch so beurteilen, *als ob* die Zweckmäßigkeit in ihr absichtlich sei (Kant, 1790a, 383, 398). Das drückt Kant dann drittens auch so aus, dass die Physik von der Frage, ob die Naturzwecke absichtlich oder unabsichtlich sind, gänzlich zu abstrahieren habe (Kant, 1790a, 382f.) und dass wir alle dogmatischen Systeme, ob sie nun die Zweckmäßigkeit der Natur als grundsätzlich unabsichtlich oder als teils absichtlich behaupten, zurückweisen müssen (Kant, 1790a, 391ff.).

¹¹ Zu Kants Bestimmung der Autonomie vgl. Kant (1785, 431ff., 439ff., 446ff.), Kant (1788, 28ff., 42ff.) sowie Khurana (2013).

Die selbstgegründete Organisationsweise der Organismen ist mit Blick auf das Konzept der Autonomie besonders interessant, weil sich das lebendige Wesen in Kants Beschreibung nicht einfach nur selbst hervorbringt, es bringt sich in der Hervorbringung zugleich auch unter eine Norm oder ein Gesetz: Die Selbstorganisation des Lebewesens lässt nicht nur eine je faktische Ordnung entstehen, sondern eine – wie Kant hervorhebt – *normative* Notwendigkeit. Ein lebendiges Wesen *ist* nicht bloß auf diese oder jene Weise, es legt vielmehr zugleich nahe, „daß es etwas hat *seyn sollen*“. An dem lebendigen Wesen erscheint, wenn es in seiner inneren Zweckmäßigkeit aufgefasst wird, ein Sollen, das eine eigentümliche Form der „Nothwendigkeit“ enthält: Das Lebewesen erscheint als etwas, das zu etwas „hat tauglich seyn *sollen*“ (Kant, 1790, 240) und das so normative Urteile darüber nahelegt, wie weit ein faktisches Exemplar „sich selbst“ (seiner Art) entspricht. Am lebendigen Wesen erscheint in Gestalt der artgemäßen inneren Zweckmäßigkeit so eine Norm, unter der es spezifisch steht. Das organisierte Lebewesen bringt sich in diesem Sinne nicht nur faktisch selbst hervor, es ist sich darin auch selbst Gesetz.

Lebewesen stehen damit in einer formalen Analogie zu einer Ordnung der Freiheit. Freiheit meint für Kant und die ihm nachfolgende idealistische Tradition nicht einfach die Freiheit *von* Beschränkungen und Bestimmungen – etwa das Vermögen, sich nicht von natürlichen Antrieben und Neigungen bestimmen zu lassen. Freiheit meint stattdessen Beschränkungen und Bestimmungen einer besonderen Art zu unterstehen: selbstgesetzten oder selbstgegebenen Bestimmungen. Diese selbstgegebenen Bestimmungen sollen dabei allerdings nicht einfach als willkürliche Bestimmungen verstanden werden, sondern vielmehr als *gesetzmäßige* Bestimmungen. In diesem Sinne ist Freiheit eine Form der „*Gesetzmäßigkeit* des Zufälligen als eines solchen“. Vor diesem Hintergrund erscheinen selbstorganisierende Wesen formell betrachtet ein Fall von Freiheit zu sein: Auch sie unterstehen Gesetzmäßigkeiten, die in ihnen selbst gründen, die sie sich – in einem nicht-willkürlichen Sinne – selbst gegeben haben.

Nun liegt auf der Hand, dass trotz dieser im Kantischen Bild auffälligen strukturellen Parallele zwischen lebendiger Selbstorganisation und praktischer Selbstgesetzgebung zugleich eine klare Spannung zwischen der Ordnung des Lebendigen und der Autonomie der praktischen Vernunft für Kant besteht. Zwar wird von Kant auch der vernünftige Wille noch als eine „Art von Causalität *lebender* Wesen“ (Kant, 1785, 446, Herv. hinzugef.) bestimmt. Als autonom erscheint der vernünftige Wille dabei aber nur, sofern er sich gerade nicht durch die sinnliche, lebendige Natur des Wollenden bestimmen lässt. Das Subjekt der autonomen Ordnung bei Kant ist der vernünftige Wille als solcher, so dass nur all diejenigen Bestimmungen die autonome Ordnung konditionieren können, die in der Form des vernünftigen Willens selbst gründen (und nicht etwa: in der Natur des betreffenden Lebewesens). Die Autonomie der menschlichen praktischen Vernunft beweist sich paradigmatisch gerade darin, dass sie sich *nicht* von dessen lebendiger Natur leiten lässt.

Über diese inhaltliche Entgegensetzung hinaus gibt es bei Kant auch einen formalen Zug durch den die lebendige Selbstorganisation und praktische Autonomie unvergleichbar werden: Unsere Freiheit im praktischen Sinne impliziert das, was Kant „transzendente Freiheit“¹² nennt: ein Vermögen, einen unbedingten Anfang zu machen, ein Erstes zu setzen, das durch keine vorangegangene Ursache bestimmt ist. Es ist deutlich, dass Kant lebendigen Wesen ein solches Vermögen nicht zuschreibt. Auch wenn lebendige Wesen einer Form wechselseitiger Konstitution unterstehen, dergemäß eine Wirkung zugleich Ursache ihrer Ursache ist und insofern die einlinige Form mechanischer Kausalität infragegestellt wird,¹³ so schreibt Kant ihnen jedoch nicht die Fähigkeit zu, sich spontan und unbeding zu bestimmen.

Die inhaltliche und formale Entgegensetzung von Vernunft und Lebendigkeit lässt die strukturelle Parallele von normativer Autonomie und lebendiger Selbstorganisation bei Kant in den Hintergrund treten. In der nachkantischen Philosophie wird diese Parallele jedoch erneut aufgegriffen und vertieft. Es ist dabei nicht nur Schelling, der hier anschließt und das Leben als „Autonomie in der Erscheinung“ und „Schema der Freiheit, sofern sie in der Natur sich offenbart“ qualifiziert (Schelling, 1795, §9); auch Hegel greift die bei Kant zu findende strukturelle Verwandtschaft auf und deutet sie im Sinne eines systematischen Zusammenhangs von Leben und Geist. Diese Reformulierung ist mit einer neuen Deutung der inhaltlichen wie der formalen Entgegensetzung von lebendiger Selbstorganisation und praktischer Selbstbestimmung verbunden: Während auch für Hegel gilt, dass lebendige Selbstorganisation und die Selbsthervorbringung des Geistes voneinander unterschieden bleiben, sind sie sich jedoch nicht so entgegengesetzt, dass sie wie bei Kant letztlich nebeneinander stehen und lediglich formale Ähnlichkeiten aufweisen. Die Freiheit der praktischen Vernunft artikuliert sich nicht einfach in der Absehung von oder Zügelung der lebendigen Natur als vielmehr durch ihre Transformation (in Gestalt einer zweiten Natur); und die Freiheit der praktischen Vernunft gründet nicht in einer transzendentalen Freiheit, sondern in einem geschichtlichen Prozess der Aneignung, Bildung und Befreiung.

¹² Kant bestimmt die transzendente Freiheit in der *Kritik der reinen Vernunft* folgendermaßen: „Wir erkennen also die praktische Freiheit durch Erfahrung, als eine von den Naturursachen, nämlich eine Causalität der Vernunft in Bestimmung des Willens, indessen daß die transscendentale Freiheit eine Unabhängigkeit dieser Vernunft selbst (in Ansehung ihrer Causalität, eine Reihe von Erscheinungen anzufangen) von allen bestimmenden Ursachen der Sinnenwelt fordert, und so fern dem Naturgesetze, mithin aller möglichen Erfahrung, zuwider zu sein scheint und also ein Problem bleibt“ (Kant, 1781, A 803/B831).

¹³ Indem wir lebendige Wesen in Analogie zu praktischer Zwecksetzung verstehen, harmonisieren wir auf gewisse Weise schon diesen Konflikt: Gemäß der Analogie ist nicht die Wirkung die Ursache ihrer Ursache, sondern vielmehr die *Vorstellung* der Wirkung.

III. Selbstproduktion des Lebens und Selbsthervorbringung des Geistes

Hegel nimmt die bei Kant aufzufindende Konstellation, dergemäß Leben ein Übergangsbegriff zwischen dem Reich der Natur und dem Reich der Freiheit darstellt, erneut auf. Im „Übergang von der Notwendigkeit zur Freiheit“ stellt das Lebendige eine Form der Natur dar, die bereits eine Notwendigkeit höherer Art besitzt und der Hegel mithin eine eigene „Freiheit des Lebendigen“ (Hegel, 1835, 185) zuschreibt, selbst wenn sie die Freiheit des Geistes noch nicht erreicht. Die „wirkliche Freiheit“, die den Geist ausmacht, ist dabei „nicht etwas unmittelbar im Geiste Seiendes, sondern etwas durch seine Tätigkeit Hervorzubringendes“ (Hegel, 1830, §382Z). Der Geist erscheint als der „Hervorbringer seiner Freiheit“, und seine Entwicklung ist als ein stetiges „Sichfreimachen“ (Hegel, 1830, §382Z) zu bestimmen. Frei zu sein in dem Sinne, dass man den eigenen Gesetzen untersteht, wird bei Hegel mithin weder als Gegebenheit betrachtet (als etwas, das etwa einfach durch unsere Vernunftnatur gegeben wäre), noch an einen einzelnen Akt der Einsetzung gebunden. Den eigenen Gesetzen zu unterstehen und in diesem Sinne frei zu sein heißt hier vielmehr, seine Freiheit laufend dadurch hervorbringen, dass man sich stetig in das verwandelt, was man ist. Der Geist ist autonom in dem Sinne, dass er ein „Produkt seiner selbst“ ist und „seine Wirklichkeit ist nur, daß er sich zu dem gemacht hat was er ist“ (Petry, 1978, 6). Die Figur der Selbstgesetzgebung wird von Hegel mithin im Sinne einer Figur der Selbsthervorbringung ausgelegt. Die Freiheit des Geistes erweist sich in diesem Sinne nicht darin, dass er über die Natur schlicht hinaus *ist*, sondern darin, wie er beständig aus Natur hervorgeht und über sich als Natur hinausgeht. Die Ordnung des Lebendigen erhält so eine noch größere Bedeutung, weil das Wesen des Geistes, die Freiheit, nicht in Gestalt eines bestehenden, in sich abgeschlossenen Reiches der Freiheit wirklich ist, das neben dem Reich der Natur existiert, sondern nur als Bewegung der Befreiung existiert. Das Lebendige ist eben jene Form der Natur, in der diese Befreiung ihren Ausgangspunkt hat, weil schon das Lebendige sich auf einer basalen Ebene selbst produziert. Es ist daher kein Lapsus, wenn Hegel in der Bestimmung des tierischen Organismus das Lebendige auf einer grundlegenden Ebene so bestimmt, wie anderenorts den Geist: es „ist nur, indem es sich zu dem macht, was es ist“ (Hegel, 1830, §352; vgl. Hegel, 1955, 151). Das Leben des Geistes ergibt sich im Ausgang von und in der Überschreitung des natürlichen Lebens und seiner Weise der Selbstproduktion.

Um die Nähe und zugleich die verbleibende Differenz zwischen lebendiger Selbstproduktion und geistiger Selbsthervorbringung anzudeuten, müssen wir uns kurz die drei Prozesse vergegenwärtigen, durch die Hegel die Form lebendiger Selbstproduktion – in der Logik ebenso wie in der Naturphilosophie – charakterisiert: Das Lebendige realisiert sich wesentlich durch drei miteinander verknüpfte Prozesse, (1) den Prozess der Gestalt, (2) den Assimilationsprozess und (3) den Gattungsprozess. Während der Prozess der Gestalt wesentlich das lebendige Individuum und die Art und Weise betrifft, wie sich in ihm seine Glieder wechselseitig

bedingen und hervorbringen, bezieht sich der Prozess der Assimilation auf die Beziehung eines Lebewesens zu seiner (anorganischen) Umwelt. Der sogenannte Gattungsprozess schließlich betrifft das Verhältnis verschiedener lebendiger Individuen einer Gattung zueinander. Während der Prozess der Gestalt also die innere Gliederung – die unmittelbare Selbstbeziehung – des Lebewesens betrifft, bezieht sich der Prozess der Assimilation auf die charakteristische Fremdbeziehung des lebendigen Wesens zu seiner Umwelt als einer anderen. Der Gattungsprozess vereint auf gewisse Weise die Orientierung der beiden anderen Prozesse, da sich in ihm das lebendige Individuum in der Beziehung auf ein anderes auf sich selbst bezieht. Alles Lebendige realisiert sich also durch Prozesse, in denen es sich selbst bestimmt, sein anderes assimiliert und sich mit einem anderen als mit sich selbst vereint, um sich zu reproduzieren. Diese drei Prozesse bestimmen die Weise, wie es Ursache und Wirkung von sich selbst ist und sich in diesem Sinne als innerlich zweckmäßig erweist.

(1) In der Darstellung des Artikulationsprozesses charakterisiert Hegel das lebendige Individuum in großer Nähe zu Kant als ein sich selbst organisierendes und mithin innerlich zweckmäßiges Wesen. Das lebendige Individuum ist kein bloßes organisiertes Aggregat aus Teilen, die auch unabhängig von dem Ganzen als solche Bestand hätten; es ist vielmehr ein Vielfaches aus „Gliedern“ (Hegel, 1831, 476), die nur solange das sind, was sie sind, wie sie in ihrer Wechselkonstitution mit den anderen Gliedern stehen. Die Gestalt ist so „wesentlich Prozeß, [...] der Gestaltungsprozeß innerhalb ihrer selbst, in welchem der Organismus seine eigenen Glieder [...] zu Mitteln macht, aus sich zehrt und sich, d.i. eben diese Totalität der Gliederung, selbst produziert, so dass jedes Glied wechselseitig Zweck und Mittel, aus den anderen und gegen sie sich erhält“ (Hegel, 1830, §356). (2) Die Assimilation zeigt dieses lebendige Individuum in seiner Fähigkeit nicht nur sich aus sich selbst hervorzubringen (i.e. sich zu gliedern), sondern auch in der Aneignung und Verwandlung seiner Umwelt sich hervorzubringen. In der theoretischen wie der praktischen Transformation nimmt das lebendige Individuum seine Umwelt so in sich auf, dass es diese in ein Moment seiner eigenen Organisation verwandelt. (3) Der Gattungsprozess schließlich bezieht sich darauf, dass das lebendige Wesen sich nicht nur innerlich selbst organisiert und seine Umwelt in sich verwandelt, sondern sich auch der Gattung nach hervorbringt: Lebendige Individuen sind wesentlich auf ihre allgemeine Form, die Hegel „Gattung“ nennt, bezogen: sie exemplifizieren, erhalten und reproduzieren ihre Gattung. Nur insofern es einen Gattungsprozess gibt, kann man von den lebendigen Individuen in vollem Sinne sagen, dass sie sich selbst hervorbringen: sie gehen nicht aus dem Plan eines externen Verstandes, sondern aus der Substanz ihrer eigenen Gattung hervor.

An dieser Stelle kann bereits deutlich werden, in welcher Weise Hegel mit Blick auf das Konzept der inneren Zweckmäßigkeit über Kant hinauszugehen versucht. Hegel hält es für eines der größten Verdienste Kants, zwischen *äußerer* und *innerer* Zweckmäßigkeit unterschieden zu haben und durch den Begriff der inneren Zweckmäßigkeit „den Begriff des *Lebens* [...] aufgeschlossen“ zu haben

(Hegel, 1831, 440f.). Er kritisiert dabei aber, dass Kant, obwohl er den Begriff einer inneren Zweckmäßigkeit formuliert, dem menschlichen Verstand nur einen problematischen Gebrauch von diesem zugesteht: Kants Darstellung zufolge können wir etwas nicht positiv als Naturzweck wissen und müssen, um über etwas als Naturzweck zu reflektieren, eine entfernte Analogie zu intentionaler Teleologie bemühen. Hegel versucht zu zeigen, dass diese Einschränkungen mit Blick auf lebendige Wesen so nicht zutreffen müssen: Wir können lebendige Wesen positiv statt bloß problematisch als innerlich zweckmäßig erkennen und wir sind dabei nicht auf das Vorbild intentionaler Zwecksetzung und -realisierung angewiesen, sondern verfügen über einen Begriff nicht-intentionaler Zweckmäßigkeit.¹⁴ Die subjektive Zweckmäßigkeit, von der wir laut Kant ausgehen müssen, um nach ihrer Analogie die innere Zweckmäßigkeit der Naturzwecke begreiflich zu machen, erscheint in Hegels Darstellung als der inneren Zweckmäßigkeit unterlegen: als unvollkommene Realisierung von Zweckmäßigkeit. Es handelt sich um eine Form äußerer Zweckmäßigkeit, in der der Zweck ein bloß endlicher ist, sofern er dem Objekt gegenübersteht, in dem oder mittels dessen er sich realisiert. Sofern der Begriff des Zwecks auf die Einheit des Subjektiven und Objektiven zielt, realisiert er sich in äußerer Zweckmäßigkeit nur auf unvollkommene Weise. Die eigentliche Form des Zwecks ist Selbsterhaltung: „daß er in seiner Wirksamkeit nicht übergeht, sondern sich *erhält*“ (Hegel, 1830, 360). Den Inbegriff solcher Zweckmäßigkeit artikuliert Hegel gerade durch die Form des Lebendigen, in dem der Zweckbegriff dem Objekt, an dem oder durch das er sich realisiert, nicht gegenübersteht, sondern inhäriert. Das Lebendige ist Ursache und Wirkung von sich selbst und sich selbst Zweck und Mittel, sofern es eine sich selbst organisierende, sich erhaltende und sich reproduzierende Ordnung darstellt.

Die Weise, wie Hegel das Lebendige in diesem Sinne nicht mehr nach dem Modell subjektiver Zweckmäßigkeit, sondern als dessen Überbietung denkt, dient dazu, einen bestimmteren Begriff natürlicher Zweckmäßigkeit zu gewinnen, der überdies ein besserer Ausgangspunkt ist für unser Selbstverständnis als praktische

¹⁴ Der zweite Punkt ist für die Philosophie der Biologie von besonderer Relevanz: Die Kritik, der teleologische Redeformen in der Biologie häufig ausgesetzt sind, gründet sich wesentlich darauf, dass durch diese scheinbar eine Intentionalität unterstellt wird, durch die natürliche Prozesse entweder auf eine ihnen externe intentionale Instanz bezogen werden oder selbst mit einer Absichtlichkeit beseelt werden, die ihnen höchstens in einem uneigentlichen oder metaphorischen Sinne zukommen kann. Hegel sucht den Verdacht zu zerstreuen, dass teleologische Beschreibungen notwendigerweise Absichten unterstellen, indem er nachzeichnet, wie in der lebendigen Selbstproduktion ein Begriff leitend sein kann, ohne die Gestalt einer vorausgegangenen, externen Vorstellung des Ganzen anzunehmen (vgl. hierzu auch Kreines, 2012). Statt durch den Rückgriff auf Absichten, soll die innere Zweckmäßigkeit mithin im Rahmen der lebendigen Selbstproduktion verständlich werden. Zu einer zeitgenössischen Position, die funktionale Erklärung in Absetzung von etiologischen und dispositionalen Theorien durch den Bezug auf selbstreproduzierende Systeme erläutert vgl. McLaughlin (2001, 139ff.).

Wesen ist.¹⁵ Dabei bleiben die Form lebendiger Selbstproduktion und die Form der Selbsthervorbringung des Geistes dennoch wesentlich unterschieden. Sonst wäre die Freiheit des Geistes ja bereits im Lebendigen vollständig gegeben und müsste nicht erst in einer Bewegung des Sichbefreiens errungen werden. Die lebendige Selbstproduktion wird von Hegel so bestimmt, dass sie ihre eigene Struktur noch nicht begreift und noch nicht für sich hervortritt, was erst in geistiger Selbsthervorbringung geschieht. Der *Prozess der Gestalt*, in dem alle Glieder sich wechselseitig so bedingen, dass sie ein Ganzes bilden, gelangt noch nicht zu einer solchen Durchbildung, dass die Einheit „in konkret ideeller Form“ heraustritt (Hegel, 1835, 174). Die Einheit bleibt derart immanent, dass das Lebendige diese Einheit nur an sich, noch nicht aber für sich ist. Erst für das bewusste Ich gilt, dass es das „einfache Ideelle“ ist, welches „von sich als dieser einfachen Einheit weiß und sich deshalb eine Realität gibt, die keine nur äußerlich sinnliche und leibliche, sondern selbst ideeller Art ist“ (Hegel, 1835, 177). Der *Prozess der Assimilation*, in dem die lebendige Entität ihr Anderes aneignet und in einen Teil ihrer selbst verwandelt, stößt im Lebendigen darin an eine Grenze, dass das Lebendige in der Assimilation zwar verschiedene Bedürfnisse befriedigt, aber nicht vollständig *sich* befriedigt.¹⁶ Es erringt seine Unabhängigkeit von seinem Anderen dabei durch dessen Aufzehrung und nicht im Anderen selbst, so dass es nicht die Struktur erreicht, im Anderen bei sich selbst zu sein.¹⁷ Das gilt auch noch für den *Gattungsprozess*, in dem das Individuum im Anderen nicht so bei sich ist, dass es fortbestehen könnte: In dem Maße, wie das Individuum seine Gattung reproduziert, verschwindet es vielmehr selbst und wird durch ein neues Individuum ersetzt, für das dasselbe gelten wird. Das lebendige Wesen ist in diesem Sinne nicht *an und für sich selbst* die Gattung: es kann sich nicht als Individuum darin erhalten, seine Gattung zu reproduzieren, sondern muss sich als Individuum aufgeben, um als Gattung fortzubestehen. Erst für die Struktur von Selbstbewusstsein wird es aus Hegels Perspektive gelten, dass dieses an und für sich selbst allgemein ist, dass es in seiner Individualität seine Gattung *ist*: ein Ich das Wir und ein Wir das Ich ist. Das Lebendige weist mithin im Prozess der Reproduktion noch nicht die Identität von Produzierendem und Produkt auf, die Hegel zum Maßstab freier und geistiger Selbstkonstitution macht. Auch wenn im „Lebendigen [...] eine höhere Notwendigkeit zustande[kommt], als die im Leblosen herrschende“ (Hegel, 1830, §381Z), so ist „die tierische Seele“ dennoch „noch nicht frei [...] [N]ur in der Form der

¹⁵ Die Weise, wie wir subjektive Zwecke setzen und in der Welt realisieren, ist nicht nur ein unangemessenes Modell dafür, inwiefern organisierte Wesen sich zweckmäßig artikulieren, sondern überdies ein unzureichendes Modell, um zu verstehen, wie wir uns als praktische Wesen konstituieren.

¹⁶ Weder in der theoretischen noch der praktischen Assimilation, weder in Wahrnehmung noch Ernährung, befriedigt das Tier sich selbst (oder: sein Selbst). Nur im Bildungs- oder Kunsttrieb – in der Umformung der Außenwelt, die sie dem Tier angemessen macht, sie aber zugleich als Äußerliches belässt – erreicht das Tier diese Schwelle – vgl. Hegel (1830, §365Z).

¹⁷ Eben dies – Bei-sich-selbst-sein-im-Anderen – ist Hegels allgemeine Bestimmung der Form der Freiheit: „Die Freiheit des Geistes ist eine [...] im Anderen errungene Unabhängigkeit vom Anderen“ (Hegel, 1830, §382Z).

Einzelheit ist die Gattung für das Tier [...] Im Tiere ist noch nicht [...] das Allgemeine als solches für das Allgemeine [...]. [D]as durch diesen [Gattungs-]Prozeß Hervorgebrachte ist wieder nur ein Einzelnes. So fällt die Natur selbst auf der höchsten Spitze ihrer Erhebung über die Endlichkeit immer wieder in diese zurück und stellt auf diese Weise einen beständigen Kreislauf dar“ (Hegel, 1830, §381).

Obwohl Hegel dem Lebendigen auf der Ebene des Tiers bereits Subjektivität zugesteht, bleibt das Selbst, das das Tier hervorbringt, in diesem Sinne also rudimentär und der Sinn von *Selbst*produktion ein anderer als im Falle des Geistes. Der geistige Prozess erfordert die Hervorbringung einer selbstständigeren und in ihrer Einzelheit zugleich allgemeineren Gestalt des Selbst. Diese ist nur durch eine noch radikalere Negativität möglich, mit der der Geist über sich und aus sich herausgeht. Während das Lebendige Hegel so erscheint, das in ihm Entwicklung ein ruhiges Hervorgehen und wesentlich Wiederholung des immer Gleichen ist, in dem die Einzelnen Varianten desselben Allgemeinem darstellen, ist erst im Geist Entwicklung eine Form von Selbstüberwindung und Selbstveränderung, in der die Veränderung nicht bloß an der Oberfläche sondern „im Begriffe“ vorgeht. (Hegel, 1955, 153). Dabei gewinnt der Geist diesen vertieften Sinn von Selbsthervorbringung auf gewisse Weise an seiner Erkenntnis des Lebendigen. Das Leben weist laut Hegel in einem basalen Sinne die Struktur des Geistes bereits an sich selbst auf, hat sie aber noch nicht für sich selbst. Das Selbstbewusstsein, das sich selbst als Lebendiges weiß und dadurch über sich selbst als Lebendiges hinausgeht, kann diese Struktur so realisieren, dass es diese für sich selbst hat.¹⁸

IV. Schluss

Für Kant und Hegel schaffen die Kategorien, die wir zur Beschreibung lebendiger Wesen brauchen und die uns auf die Figuren innerer Zweckmäßigkeit und Selbstreproduktion führen, auf unterschiedliche Weise einen Übergang zwischen Naturbegriffen und Freiheitsbegriff. Die Art, wie diese Begriffe gebildet sind, ist wesentlich von diesem Übergangscharakter geprägt: Kant versteht unsere Kategorien des Lebendigen als uneigentlich und analogisch gebildet, insofern wir in der Beschreibung der lebendigen Natur „Naturnothwendigkeit und doch zugleich eine Zufälligkeit der Form des Objects“ (Kant, 1790a, 396), mechanische und teleologische Erklärung zu verschränken versuchen, ohne aber die Möglichkeit ihrer Vereinigung einzusehen. Hegel beschreibt Leben als eine unvollkommene Stufe einer Struktur, die erst der Geist voll entfalten wird.¹⁹ Die Kategorien des Leben-

¹⁸ Vgl. Hegel (1835, 112): Der Mensch löst „die Schranke seiner ansichseienden Unmittelbarkeit auf, so daß er deshalb gerade, weil er weiß, daß er Tier ist, aufhört, Tier zu sein, und sich das Wissen seiner als Geist gibt.“

¹⁹ Die Rede von höheren und niederen „Stufen“ erfordert dabei Vorsicht: Zwar spricht Hegel explizit auch von der Natur als einem System von Stufen (Hegel, 1830, §249) und erinnert damit an die seit Aristoteles bekannte Vorstellung einer *scala naturae*. Zugleich sind die Übergänge zwischen den

digen stellen so für Hegel wie für Kant begriffliche Formen dar, deren eigentliche Qualität wir erst erkennen können, wenn wir sehen, dass sie einen Ort in dem System der Kategorien unserer Selbstreflexion besitzen: dass es Begriffe sind, die wir benötigen, um uns selbst mit Kant als „lebende und zugleich vernünftige“ Wesen (Kant, 1793, 26) zu verstehen oder, mit einer Wendung Hegels, als „Amphibien“, die gleichsam in zwei Welten zu leben haben (Hegel, 1835, 80). Während bei Kant die Selbstorganisation des Lebendigen der Autonomie der praktischen Vernunft jedoch letztlich fremd bleibt, weil sich unsere praktische Freiheit gegen die Bestimmung durch unsere lebendige Natur errichtet und dabei auf eine transzendente Freiheit verweist, die lebendiger Selbstorganisation nicht zukommt, existiert für Hegel ein tieferer Zusammenhang zwischen lebendiger Selbstproduktion und geistiger Selbsthervorbringung, die darin liegt, dass die Form des Geistes auf gewisse Weise am Lebendigen gewonnen wird. Die Rede von einem „Leben des Geistes“ besitzt daher für Hegel mehr als nur metaphorischen Charakter.

Literaturverzeichnis

- DeVries, Willem A. (1991) *The Dialectic of Teleology*. *Philosophical Topics* 19, pp. 51-70.
- Ginsborg, H. (2004) *Two Kinds of Mechanical Inexplicability in Kant and Aristotle*. *Journal of the History of Philosophy* 42, pp. 33-65
- Hegel, G.W.F. (1830) *Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften, I-III*. In: *Werke in 20 Bänden*, Bd. 8-10 (Moldenhauer, E., Michel, K. M.; eds.) Suhrkamp Verlag, Frankfurt/M., 1970.
- (1831) *Wissenschaft der Logik, I-II*. In: *Werke in 20 Bänden*, Bd. 6-7 (Moldenhauer, E., Michel, K. M.; eds.) Suhrkamp Verlag, Frankfurt/M., 1970.
 - (1835) *Vorlesungen über die Ästhetik, I-III*. In: *Werke in 20 Bänden*, Bd. 13-15 (Moldenhauer, E., Michel, K. M.; eds.) Suhrkamp Verlag, Frankfurt/M., 1970.
 - (1955) *Die Vernunft in der Geschichte* (Hoffmeister, J.; ed.) Felix Meiner Verlag, Hamburg.

Stufen – und mithin auch die Qualifizierungen von Stufen als „höher“ oder „niedriger“ – nur von der Warte des Geistes aus zugänglich: die Folge der Stufen ergibt sich nur aus der „Notwendigkeit der Idee“ (Hegel, 1830, §249Z) und beschreibt keine natürliche Notwendigkeit einer zum Höheren strebenden Entwicklung. Von der Warte der Natur aus, sind die Stufen vielmehr ein Neben- oder Auseinander.

- Kant, I. (1781) *Kritik der reinen Vernunft*. In: Kant's Gesammelte Schriften Bd. 3 (Königlich Preußische Akademie der Wissenschaften; ed.) Reimer, Berlin, 1904.
- (1785) *Grundlegung zur Metaphysik der Sitten*. In: Kant's Gesammelte Schriften Bd. 4 (Königlich Preußische Akademie der Wissenschaften; ed.) Reimer, Berlin, 1911.
 - (1788), *Kritik der praktischen Vernunft*. In: Kant's Gesammelte Schriften Bd. 5 (Königlich Preußische Akademie der Wissenschaften; ed.) Reimer, Berlin, 1913.
 - (1790) *Erste Einleitung in die Kritik der Urteilskraft*. In: Kant's Gesammelte Schriften Bd. 20 (Preußische Akademie der Wissenschaften; ed.) De Gruyter, Berlin, 1942.
 - (1790a) *Kritik der Urteilskraft*. In: Kant's Gesammelte Schriften Bd. 5 (Königlich Preußische Akademie der Wissenschaften; ed.) Reimer, Berlin, 1913.
 - (1793) *Die Religion innerhalb der Grenzen der bloßen Vernunft*. In: Kant's Gesammelte Schriften Bd. 6 (Königlich Preußische Akademie der Wissenschaften; ed.) Reimer, Berlin, 1907.
- Khurana, T. (2012) *Life and Autonomy: Forms of Self-Determination in Kant and Hegel*. In: *The Freedom of Life: Hegelian Perspectives* (Khurana, T.; ed.) August Verlag, Berlin.
- (2013) *Paradoxes of Autonomy: On the Dialectics of Freedom and Normativity*. Symposium: *Canadian Journal for Continental Philosophy* 17 (forthcoming).
- Kreines, J. (2012) *Kant and Hegel on Teleology and Life from the Perspective of Debates about Free Will*. In: *The Freedom of Life: Hegelian Perspectives* (Khurana, T.; ed.) August Verlag, Berlin.
- Lenoir, T. (1982) *The Strategy of Life. Teleology and Mechanics in Nineteenth-Century German Biology*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- McLaughlin, P. (2001) *What Functions Explain. Functional Explanation and Self-reproducing Systems*. Cambridge University Press, New York.
- Petry, M. J. (ed.) (1978) *Hegel's Philosophy of Subjective Spirit*. Bd. I. Reidel Publishing, Dordrecht.
- Schelling, F.W.J. (1795) *Neue Deduktion des Naturrechts*. In: *Historisch-Kritische Ausgabe*, Bd. I, 3 (Buchner, H., Jacobs, W.G., Pieper, A.; eds.) Frommann-Holzboog, Stuttgart, 1982.
- Schneewind, J. B. (1998) *The Invention of Autonomy: A History of Modern Moral Philosophy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Toepfer, G. (2004) *Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme*. Königshausen und Neumann, Würzburg.

Autor

Dr. Thomas Khurana

Exzellenzcluster „Normative Orders“

Goethe-Universität Frankfurt am Main

Grüneburgweg 1

Postfach EXC

60323 Frankfurt am Main

E-Mail: Thomas.Khurana@normativeorders.net

Tel.: 0176-24293953

Toward a Post-Physicalistic Concept of the Organism*

Spyridon Koutroufinis^{1,2} & Andreas Wessel³

Abstract. The development of organisms shows an end-state-directedness at various levels of organization. The concept of “self-organization”, arising from the study of physico-chemical processes, has been used for the understanding of the nature and causality of this specific characteristic of organismic development. Based on that concept it is currently attempted to develop computational models of complex bio-molecular systems. We believe, however, that essential differences exist between physico-chemical and biological systems, which must be taken into account for future theoretical work. We discuss, e.g., the relationship between static and dynamic quantities, which limits the feasibility of mathematical modeling of the dynamics of organismic development. To grasp the logic of the organismic causality we outline a post-physicalistic concept of organisms based on the idea of an intrinsic nature, which is not static, but rather the process of the production of information.

*Translated from the German by William R. Woodward, Department of Psychology, University of New Hampshire, Durham, USA

1. Introduction

An end-state-directedness (*Endgerichtetheit*) can be observed in all organisms with respect to the dynamics of development at various levels of organization. Typical examples include embryogenesis, growth, regeneration of organs and cell division. The description of the intra-organismic causality that steers such processes is one of the central tasks of theoretical biology since its origin. End-state directed processes occur however in physical and technological systems. The development of fast computers since the 1960's has made possible the computation and simulation of physical-chemical systems, whose causality can be described only with the help of non-linear mathematics. Under certain conditions some non-linear systems can display end-state directed behavior, which is described in modern physics and systems theory as "self-organized". Supported by the enormous computational power of modern computers, today's biomathematicians, biophysicists, and systems biologists worldwide attempt to model the end-state-directedness of simple and complex bio-molecular systems as results of self-organization of dynamic physical-chemical systems.

We are convinced that these efforts have brought important insights about the causation of organismic processes and will continue to do so in the future. However we understand it to be problematic when physico-chemical models are applied to biological processes if the essential differences between the biological and the physico-chemical causality are ignored. The present article focuses on some of these differences that are particularly important for contemporary theoretical biology.

2. The Gradual Physicalization of Biology

The theory of self-organization, i.e., complexity, chaos theory, and synergetics, often ascribed to the theory of dynamic systems, is not a trend, but rather the most important paradigm in various formally-operating natural sciences of the present. The models of these theories always imply certain ideas about *causality*, *system*, and *matter* borrowed from classical physics. Accordingly, biology cannot simply watch with indifference the invasion of such modelling in theoretical biology with the excuse that "they are just models". Generally the conviction that organisms are nothing more than dynamic self-organizing physico-chemical systems prevails in the thinking of biologists, biophysicists and systems biology who have studied under the influence of the dynamic systems world view. With the great suggestiveness of this successful paradigm, it is difficult to think otherwise about organisms. Mathematical systems-theoretical thinking, which has prevailed since the 17th century in any case, has achieved in the last several decades such a great influence through the introduction of the computer that its ontology underlies explicitly or implicitly almost every natural scientific achievement.

It is not surprising that the so-called “whole cell simulations”²⁰ currently count as some of the most important goals of the natural sciences. The former director of the U.S. Institute for Human Genome Research, Francis S. Collins, predicted that it will be possible to construct a computer model of a cell that describes all its components including molecular interactions and that allows their reactions to stimuli to be predicted (Collins and Jegalian 1999). The well-known embryologist Lewis Wolpert argued that computer simulation of embryogenesis is possible in principle (1995) and thought that it would be realized by the mid of the 21st century. The majority of biomathematicians and systems biologists scarcely reflect about the unclear boundaries between the pragmatic and ontological relevance of their models. This makes it practically impossible to determine to what extent they ascribe ontological significance to their system theoretical models and how explicitly they do this. Consequently this development is philosophically interesting. The talk about “systems,” both “dynamic” and “complex,” is viewed as obvious and unproblematic to such an extent that it is considered de facto ontologically relevant. Young biologists currently learn to think in systems theoretic terms and methods even when they have no reference to systems biology. They are not taught about the limits of this approach to biology, so that in the end they have no other choice than to view organisms as particularly complex dynamic systems. In this respect, the idea of dynamic systems is made into an ontology. Brian Goodwin is one of the most decisive exponents of the hidden, implicit ontologizing of the systems theory approach, since he speaks about the computer-based calculation of *possible* forms of life(!) that have not yet evolved, i.e., the computer-generated prediction of imaginable evolutionary results (1994, 102). “Evolution in silico” is no motto, but a reaffirmation of physicalism in the new century.

The physicalization of biological thought is not a new development; it has a prehistory of some hundred years. It is mirrored in the transformation of theoretical biology. This discipline began in the early 20th century with the works of Julius Schaxel and Jakob von Uexküll and pursued the goal of working out a philosophically-consistent foundation for biology. In the 1920s Alfred Lotka and Vito Volterra developed mathematical models of population dynamics; thereby, they became precursors to the systematic mathematicizing of theoretical biology that began in the 1930s with the work of Ludwig von Bertalanffy.²¹ Theoretical biology became a mathematical discipline with the development of theories of nonlinear dynamic systems and the related approaches of self organization, chaos, and complexity that began in the 1960s and continue to the present. Theoretical biology thus became a mathematical discipline²² that is often called „biomathematics”. The original breadth of the themes was sharply limited. In departments of theoretical biology today, mathematical models and computer simulations are employed

²⁰ Tomita 2001; Normile 1999; Wayt Gibbs 2001.

²¹ Alan Turing and Nicolas Rashevsky are the other important founders of the mathematical branch of theoretical biology.

²² Goodwin and Saunders 1992; Murray 1993; Kauffman 1993, 1995; Goodwin 1994; Frank 1998.

to demonstrate and analyze processes in evolutionary theory, developmental biology, ecology, neurobiology, and epidemiology. This means that in practice the only branch of theoretical biology that has survived is the one that goes back to Bertalanffy. But even in this case, important philosophical intuitions of Bertalanffy were lost from sight.²³ Thus, the transformation of theoretical biology into biomathematics led to a great gap among the theoretical reflections about the foundations of biology. This gap is filled today more and more by the philosophy of biology.

2.1 Organisms as Self-Organizing Dynamic Systems

For a theoretical biology reduced to biomathematics, the organism is a physico-chemical dynamic system whose end-state-directedness in embryonic and other processes results from an extremely complex structure of interdependent biomolecular reactions.

At this point it would make sense to introduce several „technical details” in the theory of dynamic systems: A system is defined as a *dynamic system* if its state at any given moment can be described as a limited set of time-dependent or state variables $x(t) = [x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)]$ for which a function F can be formulated stating mathematically the connection between states at times t and $t + \delta t$. The properties of this function reflect the *causal* relationships at work within the system.

The set of state variables $[x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)]$ spans an *abstract space*, the system’s so-called “state-space”.

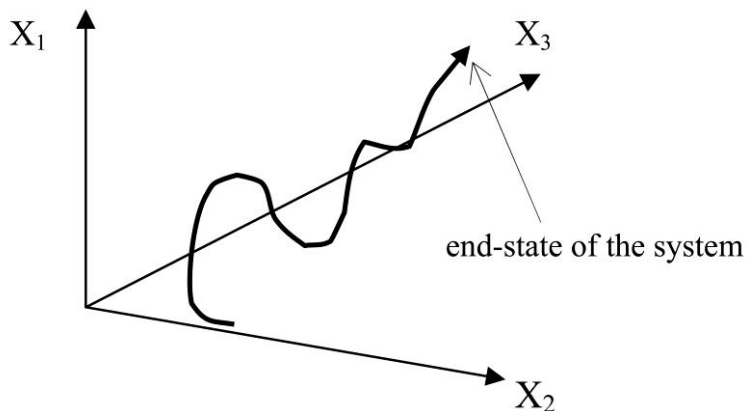


Fig. 1: State-space and trajectory of a dynamic system with three state variables.

²³ In his book *Problems of Life*, Bertalanffy speaks of a new “non-quantitative” or *gestalt* mathematics” for biology in which “not [...] the notion of quantity but that of form or order would be fundamental.” (1952, 159-160)

It is important to keep in mind that the change or development of a dynamic system is not merely the result of the function F , but depends also on a group of externally fixed parameters. The most abstract formula for a dynamic system must therefore be/read as follows (Ebeling and Sokolov 2005, 40):

$$x(t + \delta t) = F(x(t), p, \delta t); p = [p_1, p_2, \dots, p_m]$$

The letter p represents a set of *parameters*. All parameters are externally defined constants. They represent either real constants or quantities assumed to be constant, the latter being the usual case.

In the paradigm of self-organization the end-state-directedness of physico-chemical processes is explained by the canalization of dynamics in definite very small regions of the corresponding “state-space”. The trajectories of system development seem to be attracted by these regions. The system runs through only an extremely small realm of possible states and then reaches an end-state. Such states that attract a system are called “attractors”. The end-state-directedness of such systems is steered internally, i.e., it is conditioned upon the interweaving of (non-linear) relations only that prevail the elements of the systems. The concept “self-organization” denotes precisely the internally conditioned origin of order that does not require an external steering or an inner program.

Systems biology concentrates on the modeling of the dynamic of genetic, metabolic and signal networks and the conditions of their end-state-directedness through attractors. It also has experience with larger systems that come from the coupling of such networks. From the perspective of the theory of dynamic systems, the end-state-directedness of embryogenesis, cell cycles, and other end-state directed phenomena is reduced to the dynamics of an enormously complex system of positively and negatively coupled biomolecular reactions.

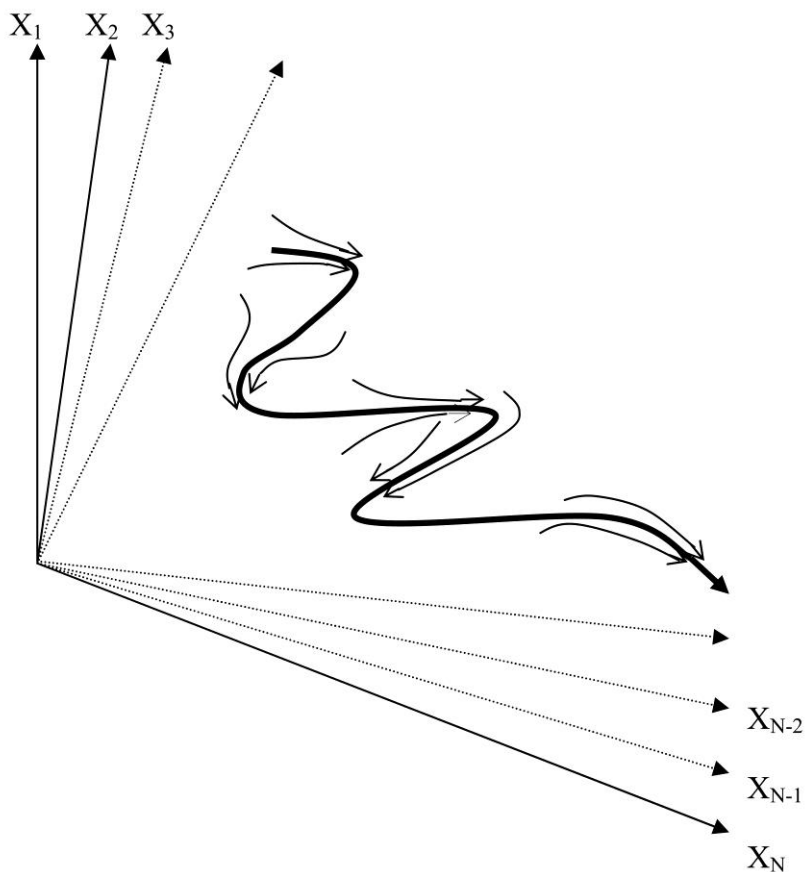


Fig. 2: An abstract depiction of embryogenesis: An end-state-directed process that is constrained by a series of attractors each developing out of previous state-spaces and the consequent attractors (indicated by the arrows convergent to the developmental trajectory).

In the figure above, the long curve represents a biologically meaningful development of embryogenesis, i.e., one that leads to a species-typical result and not to a malformation or a monster. The variables X_1 to X_n represent important dynamical quantities (like concentrations of proteins and signal substances etc.), the coherent variation of which is characteristic for an organism. The long curve does not symbolize a single trajectory but rather bundles of these. The short lines on both sides of the embryogenetic curve show that accidental small deviations from the embryogenetic main path are corrected. This means that the entire curve represents a series of attractors (and not only the end-state).

The figure above is only intended to depict the logic of a hypothetical computer simulation that might be possible in a remote future – in other words: it depicts a thought experiment. To believe, however, that such a simulation is in

principle feasible reveals overall a *metaphysical* preassumption to be fulfilled: I.e. that every organism is the result of a causal process that can be sufficiently described by the theory of dynamic systems.

The basic metaphysical assumptions for the foundation of theoretical biology are fundamentally more interesting than the others, epistemic and methodological.

3. Limits to the Understanding of Organisms as Self-Organizing Dynamic Systems

We think that the metaphysical idea that organisms are complex systems whose causality can be understood in principle from the theory of self-organizing dynamic systems runs into two important limits: a mathematical and a physical.

3.1 From a Mathematical Point of View

The solving of differential equations, even with the help of computers, presupposes a particular condition: A sharp division is found in the biomathematical models used to date between dynamic and static quantities, i.e., between variables and parameters. The externally-determined parameters influence very sensitively the dynamics of variables, since they play a very important role in the canalization of this dynamic in a certain direction. Theoreticians determine the value of the parameters in the system so that the dynamic model can calculate the variables. This division between variables and parameters, i.e., between dynamic and static quantities, can be demonstrated in a great many texts of biological systems literature. To give just one example, a few years ago in a well-known journal, a model of the cell cycle of yeast had 36 variables and 143 parameters (ration 4:1) (Panning et al. 2007).

Some parameters represent the provision of the system with energy or material from the environment, others stand for the degree of activation of certain enzymes. Many parameters are abstract constructions that combine the influence of many quantities such as volumes of the organism, temperature, pressure, and pH value into the system dynamics as a single value, i.e., the parameter itself.

The sharp division between variables and parameters is not problematic within physics. It is obvious, however, that quantities whose causal influence on the system's dynamics in biomathematical models is summarized in parameters will vary continuously in real organisms. For example, the variation of cell volume during a real cell cycle would imply that some parameters that are connected to the concentration of many compounds and (osmotic) pressure can change. The same is true for an embryogenetic process. Hence, it is evident that even the most primitive organisms go beyond the physical dimension of self-organization. In sharp contrast to formal models, the quantities in real networks within organisms are highly

dependent on the network's own inner dynamics. In order to preserve their own adaptation, organisms trigger multiple changes within themselves (Plaetzer et al. 2005). In modeling them as dynamic systems, these changes ought to be described as internally controlled changes of many parameters, especially if the model makers claim to have created a realistic model of the organism's causality. A model that realistically mirrors the organism's autonomy must be able, at least in principle, *to calculate a significant part of its parameters*, i.e., to dynamically represent those quantities which in current modeling are kept constant.

Therefore, with regard to the adequacy of self-organized dynamic systems theory to deepen our theoretical understanding of the organism, the crucial question is whether the sharp distinction between dynamic and static quantities, or variables and parameters, can be overcome or at least softened. That would be achieved if the model makers succeed in converting most of the parameters into variables and let the overall system's dynamics calculate its value. This would be real self-organization.

There is a reason why it is very probable that models resting on today's principles of the theory of dynamic systems cannot handle the required level of dynamical complexity (Deacon and Koutroufinis forthcoming): The role of parameters in the theory of dynamic systems is to *constrain* the development of the state variables $x(t)$. Through the choice of parameters, the modeler can construct a certain attractor of the dynamics of a system of coupled differential equations. If the parameters or relations between parameters are changed above a certain value, the dynamics of the system will be qualitatively changed, i.e., attractors of a new kind arise: A "mono-stable" system can become "bi-stable" or even chaotic (Ebeling et al. 1990, 118). The determination of the parameters results from the hierarchically higher level of the one who models, just as in cybernetic machines, the target state is determined by the engineer who by definition is at a logical level which is higher than that of the operations of the system. But a dynamic model which is supposed to capture the organism's autonomy must be to a high degree a self-constraining model. If we consider that the parameters (or relations between the parameters) constrain the dynamics, it is questionable whether on the basis of the theory of dynamic systems, dynamics could be constructed that constrain themselves. Of course, we can imagine that in systems of a hundred or more coupled differential equations, the modelers could succeed in dynamizing some parameters, i.e., calculate their values with the help of other equations. But it would not suffice to marginally reduce the number of parameters in contemporary models – *they would have to be distinctly smaller than the number of variables*. The question is, however, whether the steep reduction in the number of parameters to a *fraction* of the number that the contemporary models have would lead to an enormous increase in the instabilities, i.e., to chaotic behavior (Koutroufinis forthcoming; 2007, 124-128; 1996). In this case, the development of the modeled organism would derail into areas of the state-space which are biologically not expedient (e.g., malformations, monsters, death).

This has the following significance for the large projects of systems biologists who believe that it is in principle possible to simulate the whole process of embryogenesis: Every advanced dynamic model of embryogenesis that had to operate without the foundation of the external determination of most parameters, would in the best case simulate teratogenesis or the origin of malformations, i.e., the derailing of embryogenesis into unlivable monsters. However, even less ambitious projects, like for example the whole cell simulations run into limits in principle when they see in the theory of dynamic systems a means for the understanding of organismic causality. For cells cannot be described as systems, most of whose quantities are not internally regulated.

3.2 From a Thermodynamic Point of View

Systems serving as models of self-organization require *gradients* of energy and/or material. A typical example of such a gradient is the difference of temperature in the so-called Bénard convection. This effect appears when the lower layer of a fluid is heated and the upper layer is kept at a cooler temperature. At a certain difference of temperature between the bottom and the top of the fluid the heat flux reaches a critical value and convection occurs. Coherent macroscopic movements emerge in the fluid and form a highly structured pattern of hexagonal cells. In all mathematical models of dynamic systems, gradients are represented by a number of parameters.

There is a fundamental finding in thermodynamics with consequences for the applicability of the theory of complex dynamical systems to biology. These consequences have barely been understood. It states that every form of self-organization of a physico-chemical system amounts to a *decrease* in the gradients which are imposed on the system and which move it away from the thermodynamic equilibrium, that is, from the state of total lack of physical action. *Each self-organized system tends to return to equilibrium.* The hexagonal Bénard cells transport heat upwards faster than simple heat conduction, thus *increasing the rate of gradient destruction*. Two well-known physicists got to the heart of this finding:

As systems are removed from equilibrium, they will utilize all avenues available to counter the applied gradients. As the applied gradients increase, so does the system's ability to oppose further movement from equilibrium. [...] No longer is the emergence of coherent self-organizing structures a surprise, but rather it is an expected response of a system as it attempts to resist and dissipate externally applied gradients which would move the system away from equilibrium. (Schneider and Kay 1995, 165)

All self-organized structure-formations conceivable in physics occur only because the higher the order of the system's actions, the more efficient the degradation of the causes of this order, i.e., the degradation of the gradients. This essential prop-

erty of dissipative (i.e. entropy producing) dynamic systems is also well known as the *principle of maximum entropy production*.

A dynamic system which is suggested as a model of an organism must be able to independently calculate and adjust also – but not only – those parameters which describe the organism's self-supply with energy and materials from its environment, as this is something all organisms do constantly. Accordingly, the modeling of real biological self-organization would demand of systems with an ability to establish the self-imposition of energetic-material gradients by their dynamics. But within current physics this is *impossible*, primarily because all dissipative dynamic systems organize themselves in order to reduce the gradients imposed on them, hence not in order to maintain them (Koutroufinis forthcoming). Thus we cannot expect from a system the capacity to determine its own parameters – especially those representing energetic-material openness – such that it would impose gradients upon itself.

There is also experimental evidence indicating that the causal order of organisms evades a physicalistic understanding of self-organization. For example, biologists have known for a long time that the exchange of energy and material between real (not virtual) organisms and their environment does *not* follow the principle of maximal entropy production. This is logical, of course, since a high production of entropy means a high degradation or waste of energy. The experimental and theoretical research of Gernot and Renate Falkner clearly shows that the metabolic exchange between cyanobacteria and their environment only exhibits a high production of entropy if the adapted states of the bacteria have been disturbed by an environmental alteration. The cells then readjust their energy utilization to the new environmental conditions, such that an entirely new stationary state of minimum entropy production is attained (Plaetzer et al. 2005). Thus, the act of physiological re-adaptation, as they described it, is aimed at minimization of entropy production, which is in contrast to the physico-chemical theory of self-organization that predicts a maximization. Only the transition of one optimally adapted state to the next seems to be in accordance with the physicalistic conception of self-organization in that it produces – in a state of flux – a lot of entropy. But as soon as re-adaptation has been accomplished, the organism is in a state of low entropy and low entropy production as well. This indicates that only during the onset of an act of physiological adaptation the organism behaves as if it follows the laws of a merely physical dynamics, whereas in the subsequent stages it proceeds in a manner that can only be explained in biological terms. Considering the fact that the energy dependence of other metabolic processes also obeys linear flow-force relations in regions far from thermodynamic equilibrium (see, for example, Stucki, 1980), it seems plausible to assume that all organisms aim at the minimization of entropy production. Physiologic re-adaptation is a biological act that requires the *internally conditioned* coordinated variation of many dynamic quantities or variables which, in the models of systems biologists, are described as parameters (i.e., as non-variables).

There is also experimental evidence that a process of minimization of entropy production also takes place during embryonic development. The results of numerous measurements in several studies led to the conclusion that the entropy production “indeed decreases at separate stages of the ontogenesis (if early stages of development are excluded)”. (Martyushev and Seleznev 2006, 40)

To sum up: both theoretical considerations and experimental evidence make clear that *the theory of self-organization of physics is too weak to account for real biological self-organization*. There is much to be said for the fact that biological end-state-directedness cannot be understood with contemporary and even contemporary imaginable physics, operating with differential equations. Consequently, one cannot claim that it is possible in principle to reduce organisms to dynamic systems.

4. About the Need of a Post-Physicalistic Concept of the Organism

The main regions of theoretical physics – mechanics, electrodynamics, relativity theory, thermodynamics, quantum theory, etc. – are based on certain fundamental equations, like Newton’s Second Law, the Maxwell equations, the Einstein field equations, the Schrödinger equations, etc. With the exception of Newton’s Second Law, these equations presuppose direct or indirect infinitesimal calculus.²⁴ In addition to these fundamental equations, these disciplines have their typical objects, like the harmonic oscillator, the solar system, electromagnetic waves, the atomic model, etc. These objects are basically designated as “systems”. By “system” is meant in the formal languages of various sciences the collection of strongly interacting/interdependent elements and the relations between them (Bertalanffy 1971, 55; Bertalanffy et al. 1977, 17). The relations between the elements of the above-mentioned objects are represented by differential equations that are developed with the help of fundamental equations. By integration of these derived differential equations, one attempts to define the dynamics of a system of a certain constitution as an unambiguous function of time, which succeeds in simple dynamic systems.

In complex dynamic systems of self organization theory, an analytic solution is not possible, as a rule, and the behavior of systems is reckoned with computers, i.e., simulated. The relations between the elements in non-living physico-chemical dynamic systems can be described adequately by differential equations, i.e., there is no basic break between the causality of real systems and the models. This is possible because in the real non-living systems, casual factors have a constant value. No one would expect from a model of harmonic oscillators that the constants of the spring are altered by the behavior of the system itself. Nor that a model of the solar system calculates the mass of the sun or the gravitation constant. In the real

²⁴ The general theory of relativity requires differential geometry which is carried out with infinitesimal calculus.

world these magnitudes cannot be variables altered by the system's dynamics. These factors can be represented by parameters in the models without any problem.

The situation with organisms is quite different. When one claims that important processes of an organism can be reduced to dynamic systems, or something similar like networks (Kauffman, 1995, 99-111), then one states that the causality of the organism can be reduced to the elements and the relations subsisting between them which can be described by differential equations. But to describe the organism means at least to describe its metabolism, i.e., the dynamics of self-supply, the anabolism and catabolism. If the causality of these processes cannot be reduced in principle to the causality of the models, then it is impossible to grasp the logic of the organismic causality by means of mathematically-conceived causality of models. As explained in section three, a good model of organismic causality would allow the division among parameters and variables in a much smaller degree than is the case in present-day models. This difficulty seems from a contemporary perspective to be impossible to overcome. On the contrary, there is much to be said for a unique nature of organismic causality, that cannot be understood by the main mathematical methods of physics since the 17th century, infinitesimal calculus. This means that causality of real organisms follows a logic that is *essentially* different from the logic of biomathematically computed, i.e., simulated causality. This speaks for the necessity of a post-physical (in the literally sense of the word) turn in theoretical biology.

4.1 Intrinsic Nature vs. a Bundle of Features

This post-physical understanding of the organism derives from the fact that all living creatures engage in processes that are effectively 'outside' that which can be modeled in the mathematics of contemporary systems physics. In present-day models, the model makers take on the function that every actual organism engages in: i.e. determining the values of the parameters of their own dynamics. In other words they work according to the paradigm of modern physics.

This internalization of model parameter-setting can be designated by the concept of the *intrinsic nature* of the organism. For Aristotle the *soul* (psyché) was the intrinsic nature of the organism. For the vitalists, it was the *vis vitalis*, the entelechy, etc. In the 20th century it was conceived as a "genetic program", (however if one thinks this through to the end, this could only function if it shows vitalistic attributes that contradict the properties of a program). In the present contribution, this concept is used to construct a contrast between any future organism conception and the methodology of modern physics. The abstract entities of physics – i.e., quantities like mass, elasticity, electrical charge, impulse, spin, intensity of the magnetic field, viscosity, etc. – symbolize features of real entities, i.e., of planets, macroscopic bodies, electrons, magnetic fields, fluids, etc. But the essence, i.e.,

intrinsic nature or ground of being of real entities does not interest most physicists. In physics, the real entities are solely defined as a bundle of properties, while further thoughts about the essence of these real entities do not appear to be necessary. This applies not only to derivative equations, describing the dynamics of the systems, but also to the basic equations of the various major domains of theoretical physics. The quantities in all equations (basic and derived) of mechanics, electrodynamics, quantum mechanics, etc., are abstract entities that symbolize the features of actual entities. The expression “actual entities” does not have the same meaning as in the metaphysics of Alfred North Whitehead, but rather it serves solely to delimit the concept from “abstract entities”, a philosophical terminus technicus.

The metaphysical foundation of physicalistic procedures stands in opposition to the basic idea of the metaphysics of Aristotle, who defined the relation of essence and properties clearly and definitively for the philosophical tradition. For Aristotle the *ousia*, which in the Latin tradition was translated inaccurately as “substantia”, is more than the sum of its properties. The *ousia* is the *intrinsic nature* of an actual entity that constitutes its properties. In contrast to this, physics ascribes no intrinsic nature to actual entities as the basis of their properties (Russell 1927, 270, 402; Eddington 1920, 200; Brüntrup 2011, 45). Physics need not distinguish between actual and abstract entities, since it defines the latter by their role, i.e., function in highly complex formalisms. The more complex the formalism and the experimental apparatus of physics, the less clear and important it becomes whether there are actual entities to which the abstract entities refer.

Bertalanffy took over these positions and introduced them explicitly in theoretical biology. His anti-metaphysical perspective on natural science is particularly important for the understanding of modern biomathematics: Natural laws are only “symbolic representations of formal relations between phenomena” and “not factors causing the course of events”. (1952, 170) Similarly, “ultimate physical entities are not ‘material atoms’ as a metaphysical reality, but *they can be described only formally by mathematical expressions, and physics tells nothing about their ‘inner nature’*” (ibidem, italics from the authors) On the basis of this anti-essentialism, Bertalanffy thought that his theory “overcomes the mechanism-vitalism alternative at a higher level” (ibidem): The “organismic conception”, by which he meant his mathematically-oriented theoretical biology, “says everything the scientist is entitled to announce. He makes no statements about the ‘nature’ of things and hence also about the question of an ‘essential’ difference between the living and the non-living. [...] The task of the vitalist is different: what he tries to do is to understand the ‘inner nature’ of things.” (ibidem, 171)

The difficulties posed by the mathematization of organismic causality shown above (which oppose the program of Bertalanffy) lead us to question whether theoretical biology can overcome its anti-realistic position without becoming vitalistic. Biologists must ask themselves what the idea so beloved in physics means for them, namely, that indispensable general concepts like atom and electron are mere-

ly names for logical terms in formalisms: Ought their science distinguish itself from the methodology of physics that views universal concepts like „electron” as complex abstract entities – i.e., as combinations of simple abstract entities like load, mass, spin, etc. –, for which no real entities need to correspond? The acceptance of this anti-realistic position in biology would reduce the organism of a certain species to abstract entities, or rather universals, e.g., to protein concentrations, whose relations a system of differential equations could describe. The uniqueness of a particular species would then consist in a specific combination of certain universals. But a combination of abstract entities is still an abstract entity. The conviction that something abstract can represent something real like individual organisms of a concrete species without a high loss of descriptive/explanatory adequacy rests on the metaphysical assumption that the causality of the real can be completely conceived by an abstract *mathematical* logic. This assumption is unavoidable, since mathematics operates only with abstract entities. This fundamental assumption of physics since the 17th century was more or less successful in physics, although it led to large aporias with regard to the nature of our cosmos since the question of the nature (essence) of the cosmos and its elements was consciously ruled out. In biology it runs rather quickly into great difficulties, as we did indicate in Section Three.

Theoretical biologists ought to attend in addition to the fact that ignorance of the question about the intrinsic nature of actual entities goes hand in hand with the position of *ontological relationalism* that is so widespread in modern physics. This position negates the idea of intrinsic features of entities that refer relationally to one another, and it develops an ontology whose basis is the relations themselves. According to *ontological relationalism*, the relata have no actual, i.e., intrinsic nature because they “are no more than that which stands in relation.” (Esfeld, 2002, 76) This general position can be applied to the question of the nature of abstract entities: In this case it would state that quantities in equations, i.e., the relata, are abstract entities whose nature consists in their function in a formalism that expresses relations between them. It has often been claimed that important quantities of base equations are defined circularly as interdependently: The concept of mass in the Second Newtonian Law is not definable without the concept of force and vice versa. Similarly, it is often claimed that it is not possible to speak of electrical charge without introducing the concept of electric field and vice versa. To what extent the basic quantities of physics are abstract entities that are only definable circularly and interdependently is a difficult and controversial question under discussion. But the position of ontological relationalism can also be raised in relation to the elements of various physical theories without touching on the problem of circular interdependence of abstract entities of physics in base equations: The derived equations describe the relations of elements of a certain system, e.g., the forces between electrons. It is often claimed that the nature of complex abstract entities, e.g., the concept of “electron” consists solely in its function in formal relational nets, i.e., in derived equations in which they occur. From this people

claim that the concepts of electron and all other elementary particles are merely concepts whose nature is defined by the relations that they have in mathematical formalisms to other concepts of similar complexity.

But even if physicists should succeed in reducing the abstract entities that occur in the highly complex formalisms of quantum theory, describing kinds of elementary particles, to the knots of the mathematical relations existing between them, the following question remains open: Do constants or other static quantities, i.e., parameters, occur in the equations (derived equations and base equations) that are not relationally defined, since they possess an unchanging value that, as such, is not determined by the relational nets in which they occur? If yes, then we must raise the question whether the relational-functionalist ontology of modern physics has systematically ignored the intrinsic nature of the relata or rather hidden it in the parameters. If this is the case, then the idea of the intrinsic nature lives on unrecognized in the parameters, and indeed, in the sense of the substance concept of medieval metaphysics, in which the essence of entities is considered equal to static being, since the parameters are constants.

Bertalanffy's above-mentioned anti-essentialism converges strongly with the functionalism and ontological relationalism of modern physics. The direction of theoretical biology in this tradition emphasizes that it has overcome the substantialism of genetic determinism, i.e., the metaphor of genetic programming: Genes cannot steer the construction of the organism by means of "instructions", and they are not the bearers of genetic information. Much more interesting than this correct position is its justification: gene and proteins are nothing more than the material elements of networks of biomolecular relations that are equally justified with the other elements – a position that is well known as "parity thesis" (Griffith and Gray 2005, 423; 1997, 474; 1994, 275). The genome can even be seen as a limiting factor (in the sense of a canalization) for the developmental potential of a cell (Wessel 2009). One can argue about this understanding of genes, but the nature of the gene is not the theme of this article. However, if the functional whole of such networks is portrayed as a system of x coupled differential equations with $m \cdot x$ parameters, the question necessarily arises: are the parameters anything other than moments of a new tacitly imported (static) substance, like the genetic program was previously? The parameters are nothing but a reflection of the intentions of the person modelling. They reflect their will to calculate something specific through directed determination of parameters, i.e., to create a dynamics of definite end-state directedness.

It is typical for physicists that they produce their systems experimentally and conceptually by themselves. "System" means finally "composite". But in biology we face ourselves with organisms. Something similar occurs for biological universals like species of organisms, proteins, genes, viruses, etc. They are not at all constructed like physical universals, which are merely bundles of features. In striking contrast to physics, we are faced in biology with an enormous, confusing diversity of kinds of entities. Each of these entities contains further sub-entities and at the

lowest level there are typically no two identical members, since real biological entities reveal a certain variety. It is apparent that we cannot define the essence of these abstract entities in biomathematical equations – e.g., what are specific kinds of molecules – on the basis of their role in a mathematical formalism of our own construction. The enormous qualitative multiplicity of life compels entirely different ways of conceptual construction of entities such as these, which are permissible in physics. For this reason, a biomathematically-oriented theoretical biology can never achieve the high degree of functional dependency between mathematics and ontology that theoretical physics has – i.e., to produce the definition of the nature of its abstract entities (ontology) from their role in formalisms (mathematics). In biology we encounter at every step the fact that the organisms have something that can be designated as intrinsic nature. This is shown by their capacity to regulate all kinds of values of their dynamics by themselves. It is also indicated by the fact that organisms are active agents of interaction with their environment.

4.2 Intrinsic Nature and Information

The easiest way to define the intrinsic nature of the organism is as that which cannot be grasped by a net of coupled differential equations. More precisely, the intrinsic nature of the organism is that causal factor that could only be described by a mathematic dynamics that does not need a division between dynamic and static quantities, i.e., between variables and parameters. This however is a negative definition. To deliver a positive definition of the intrinsic nature of the organisms is immeasurably more difficult, since it requires an organismic theory emancipated from physics.

We are convinced that a positive resolution of this problem is dependent on clarifying the concept of information. It is for the moment unclear what is to be understood by “biological information”. But many philosophers of biology are currently working on the foundation of a new concept of information (see e.g., Deacon 2012, Deacon and Koutroufinis forthcoming, Knappitsch and Wessel 2011). The concept of information is not the subject of the present article, however, two points are important in view of a critique of physicalistic theoretical biology.

First, informational causes do not correlate with the amounts of energy and matter that are transported from a source to a receiver. The answer of the receiver does not depend upon this amount or magnitude (Jablonka 2002, 580f.). There is an uncoupling of energy and information amounts, since only information allows of making distinctions (Collier 2008, 776). This is important because all biomathematical statements are fashioned according the model of physics, which operates only with energetic and material quantities.

Secondly, mathematical information (more precisely communication) theory, invented by Claude Shannon in 1948, possesses only a syntactic aspect, and not a

semantic one (Deacon 2012, 372, 381-386; Jablonka 2002, 579f.; Godfrey-Smith and Sterelny 2007). Shannon's concept of information rests at least implicitly on some key concepts of statistical physics such as "state", "uncertainty", "probability", "entropy", and "order". These concepts presuppose the physicalistic idea of a system. This rests upon the idea stated above that the physicist determines experimentally and theoretically what makes up a system in general. The system with which physicists operate is an abstract model in that they only take up those features of a real entity that interest them, or which they can conceive mathematically. It is clear that such an abstract construction only possesses semantic aspects for the physicists themselves. For physical systems, features of their surrounding or their own elements have no significance.

In sharp contrast, philosophers of biology attempt to conceive the concept of biological information such that it can comprehend the meaning that the inner structures of the organism (genetic material, signal molecules, neuronal excitations) and external influences of the environment (*Umwelt*) (language, signal molecules) have *for the organism itself* (Deacon 2012, for the concept of "dynamic information" see Knappitsch and Wessel 2011). In his recent book *Incomplete Nature* Deacon introduces a new form of biological naturalism²⁵ that clearly goes beyond physicalism without attempting, however, to exclude physics from biology (Koutroufinis forthcoming). Deacon suggests a variety of re-foundations of fundamental biological notions. In his approach, a thought experiment called *autogen* takes on a key role. Initially created as a model for the explanation of the emergence of life out of inorganic matter the autogen introduces a new way of thinking about the relation of physics, biology, and information theory. The autogen model is the most elementary form of a dynamic organization that can be considered to be a real *self* since it goes beyond essential shortcomings of self-organization theory. The autogen's selfhood is the result of a dynamics that emerges out of at least two coupled self-organized processes (Deacon 2012, 302-305; Koutroufinis forthcoming). These processes mutually constrain themselves in such a way so that the emerging dynamics does not obey to the principle of maximum entropy production that characterizes all self-organized systems of physics.²⁶ Although depended

²⁵ For several reasons that cannot be expounded here Deacon's approach can be described as a *neo-naturalistic* one (Koutroufinis forthcoming).

²⁶ The simplest type of autogen is an autonomous molecular system consisting of two coupled, non-linear, self-organizing processes: *autocatalysis* and *self-assembly*, which *mutually support and constrain each other*. In rare cases, an autocatalytic process produces a molecular form susceptible to self-assembling into an enclosing structure, as a byproduct. In these cases, enclosure is likely to encapsulate the very molecules that in proximity with one another tend to produce this containment. The persistent generation of a high local concentration of like molecules by autocatalysis is a necessary boundary condition, or *constraint*, required for self-assembly, and that the prevention of the diffusion of reciprocal catalyst molecules is the necessary boundary condition, or *constraint*, required for persistent autocatalysis. Thus *autocatalysis* and *self-assembly mutually support and constrain each other*. Both coupled processes require a gradient. Both deplete that gradient, and in the process, produce more regularity, more catalysts, and more enclosing structure. Moreover, if such an enclosed structure is broken up by external factors in an environment with supportive conditions, then the whole complex will tend

on physical self-organization autogenic dynamics manifests an end-state-directedness which defines a higher order form of self unattainable in contemporary physics. This specific kind of end-state-directed dynamics, which Deacon calls *teleodynamics*, protects the system from exhausting its energetic and material gradients. In addition, teleodynamic organization is capable of a form of evolution which may endow autogens with the increasing capacity of representing and even anticipating their environment (ibidem, 442-462). Thus the idea of teleodynamics opens the way to a new access to the concept of biological information that includes semantics.

5. Summary and Conclusion

Theoretical biology delimited by mathematical modeling reduces organisms, explicitly or implicitly, to dynamic physico-chemical systems and describes their dynamics by means of differential equations. It applies an instrument, therefore, that is one of the most important foundations of all realms of theoretical physics. However, the organismic dynamics rests upon a causality that cannot be encompassed by mathematic methods that require a sharp division between dynamic and static quantities. Current biomathematics also ignores the entanglement that exists between differential calculus and the fundamental ontologies of theoretical physics, since the nature of the quantities contained in equations of physics is defined by their function in the respective formalism of basic equations. Such a functionalistic connection between ontology and mathematics is currently unthinkable in theoretical biology. However, from the fact that it is neither possible to conceive the logic of organismic causality with the theory of dynamic systems, nor to define biological abstract entities upon a mathematical foundation, biology ought to gain something positive – its self-understanding as a post-physicalistic science: organisms cannot be reduced to a bundle of characteristics like actual entities of physics, since they possess an autonomy that is not conceivable physically and mathematically, since this emerges from their intrinsic nature.

In the history of philosophy, the essence of the organism has been conceived in terms of different ontologies. To name just three of them, Aristotle used the

to reform or even produce replicas from the partially diffused components. The dynamics of an autogenic process does not merely use the constraints that enable the utilization of local gradients—*autogen closure halts both of its component self-organizing processes before supportive local energetic and substrate gradients are destroyed*. Cessation of these processes halts depletion of the conditions that make them possible. An autogen thereby preserves the potential for future autocatalysis and self-assembly when external factors break them up. Thus, an autogen acts like a ratchet: it produces something when active, and preserves it from getting lost when it is not active. So, *autogens do not fully deplete essential environmental conditions, e.g., energetic and/or material gradients, in the way that ordinary self-organizing systems do*. This is the most essential feature of autogenic dynamics, since it goes beyond the principle of maximum entropy production that characterizes all kinds of self-organized dynamics. Dynamic systems that lack this reciprocity thus exist at the whim of extrinsic parameters, whereas autogenic systems actively generate parameters (constraints) critical to their existence.

concept of *ousia*, Leibniz the concept of *monad*, and Whitehead the concept of *actual occasion*. The language of intrinsic nature of the organism does not mean, however, a return to the medieval or Cartesian ontology of substance, but rather *a turn away from functionalism and ontological relationalism of theoretical physics*.

The intrinsic nature of the organism can serve as an important basis for understanding all biological universals. The intrinsic nature of a real entity is its essence. The concept “essence” means however not necessarily something that exists in and for itself without any relations – only in the substance metaphysics of Descartes is this limitation of the concept of “essence” permitted. The intrinsic nature or essence of an entity can also be understood as a process that emerges from relations with other entities. Even if we follow an ontology that assumes *internal relations* between the relata,²⁷ this does not mean that the actual entities (the relata) lack their own essence, as the ontological relationalism of modern physics claims. Leibniz’s “monads” and the “actual occasions” of Whitehead are the best examples of actual entities whose essence is logically equal with their internal relations.

A possibility to introduce the idea of intrinsic nature into modern biology is to bring it into connection with the concept of biological information: Intrinsic nature, i.e., the essence of an organism, is nothing static, but rather the process of production and reworking of information of all kinds (genetic, epigenetic, hormonal, neuronal, referred to the environment/Umwelt, etc.). The idea that information is not simply transported and stored like a piece of matter and called up like a finished text, but rather co-constructed by the organism (Deacon 2012, 372ff) compels us to ponder the semantic value of information: Biological information has a value that is not adequately represented by notions like “probability” and “uncertainty”. The semantic content of information for a concrete organism has to do with its value for the survival, prospering, and benefit conferred to the evolution of its species.

²⁷ Internal relations are the “strongest” form of relations. The existence of internal relations claims that the relata are not capable of existence without their relations.

References

- Bertalanffy, L. v. (1952) *Problems of Life: An Evaluation of Modern Biological and Scientific Thought*. Harper, New York.
- Bertalanffy, L. v. (1971) *General System Theory*. Allen Lane the Penguin Press, London.
- Bertalanffy, L. v., Beier, W., Laue, R. (1977) *Biophysik des Fließgleichgewichts*. Vieweg, Braunschweig.
- Brüntrup, G. (2011) Alter Wein in neuen Schläuchen. Die Renaissance des Panpsychismus in der gegenwärtigen Philosophie des Geistes. In: *Ein Universum voller ‚Geiststaub‘?* (Müller, T., Watzka, H.; eds.) Mentis, Paderborn: pp. 23-57.
- Collins, F., Jégalian, K. (1999) Deciphering the code of life. *Scientific American* 281 (6), pp. 50-55.
- Deacon, T. (2012) *Incomplete Nature*. W.W. Norton & Co., New York, London.
- Deacon, T., Koutroufinis, S. (forthcoming) Information, complexity, and dynamic depth. *Information*.
- Ebeling, W., Engel, A., Feistel, R. (1990) *Physik der Evolutionsprozesse*. Akademie-Verlag, Berlin.
- Ebeling, W., Sokolov, I. (2005) *Statistical Thermodynamics and Stochastic Theory of Nonequilibrium Systems*. World Scientific Publishing, New Jersey, London, Singapore etc.
- Eddington, A. (1920) *Space, Time and Gravitation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Esfeld, M. (2002). *Einführung in die Naturphilosophie*. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- Frank, S. (1998) *Foundation of Social Evolution*. Princeton University Press, New Jersey.
- Godfrey-Smith, P., Sterelny, K. (2007) Biological Information. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Zalta, E.N.; ed.) URL: <http://plato.stanford.edu/archives/win2007/entries/information-biological/>
- Goodwin, B., Saunders, B. (1992) *Theoretical Biology*. The John Hopkins University Press, Baltimore, London.
- Goodwin, B. (1994) *How the Leopard Changed Its Spots*. Charles Scribner's Sons, New York.
- Griffiths, P., Gray, R. (1994). Developmental Systems and Evolutionary Explanations. *Journal of Philosophy* 91, pp. 277-304.
- Griffiths, P., Gray, R. (1997). Replicator II - judgement day. *Biology and Philosophy* 12, pp. 471-492.

- Griffiths, P., Gray, R. (2005). Discussion: three ways to misunderstand developmental systems theory. *Biology and Philosophy* 20, pp. 417-425.
- Jablonka, E. (2002) Information. Its Interpretation, its Inheritance, and its Sharing. *Philosophy of Science* 69, pp. 578-605.
- Kauffman, S. (1993) *The Origins of Order*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Kauffman, S. (1995) *At Home in the Universe*. Oxford University Press, New York.
- Koutroufinis, S. (1996) *Selbstorganisation ohne Selbst*. Pharus Verlag, Berlin.
- Koutroufinis, S. (2007) Jenseits von Vitalismus und Teleonomie – Whiteheads prozessuale Teleologie des Lebendigen. In: *Prozesse des Lebendigen. Zur Aktualität der Naturphilosophie A.N. Whiteheads*. (Koutroufinis, S.: ed.). Alber Verlag, Freiburg, München: pp. 112-148.
- Koutroufinis, S. (forthcoming) Teleodynamics: A Neo-Naturalistic Conception of Organismic Teleology. In: *Beyond Mechanism: Putting Life Back Into Biology*. (Henning, B. and Scarfe, A.; eds.) Lexington Books, Lanham, MD.
- Knappitsch, M., Wessel, A. (2011) Zum Informationsbegriff in der Biologie – Grundlagen, Probleme und Lösungsansätze. *European Communications of Mathematical and Theoretical Biology* 14, pp. 141-148.
- Martyushev, L., Seleznev, V. (2006) Maximum entropy production principle in physics, chemistry and biology. *Physics Reports* 426, pp. 1-45.
- Murray, J. (1993) *Mathematical Biology*. Springer, New York, Berlin, Heidelberg.
- Normile, D. (1999) Building Working Cells ‘in Silico’. *Science* 284, pp. 80-81.
- Panning, T., Watson, L., Shaffer, C., Tyson, J. (2007) A Mathematical Programming Formulation for the Budding Yeast Cell Cycle. *Simulation* 83, pp. 497-513.
- Plaetzer, K., Thomas, S.R., Falkner R., Falkner G. (2005) The microbial experience of environmental phosphate fluctuations. An essay on the possibility of putting intentions into cell biochemistry. *Journal of Theoretical Biology* 235, pp. 540-554.
- Russell, B. (1927) *The Analysis of Matter*. Kegan Paul, London.
- Schneider, E., Kay, J. (1995) Order from Disorder: The Thermodynamics of Complexity in Biology. In: *What is Life? The Next Fifty Years*. (Murphy, M.P., O’Neill, L.; eds.). Cambridge University Press, Cambridge: pp. 161-173.
- Stucki, J. (1980) The Optimal Efficiency and the Economic Degrees of Coupling of Oxidative Phosphorylation. *European Journal of Biochemistry* 109, pp. 269-283.
- Tomita, M. (2001) Whole cell simulation. *Trends in Biotechnology* 19, pp. 205-210.
- Wayt Gibbs, W. (2001) Cybernetic Cells. *Scientific American* 265 (2), pp. 52-57.
- Wessel, A. 2009. What is epigenesis? or Gene’s place in development. *Human Ontogenetics* 3: 35-37. doi: 10.1002/huon.200900008

Wolpert, L. (1995) Development: is the egg computable or could we generate an angel or a dinosaur? In: *What is Life? The Next Fifty Years*. (Murphy, M.P., O'Neill, L.; eds.) Cambridge University Press, Cambridge: pp. 57-66.

Addresses for correspondence:

S. Koutroufinis
Department of Anthropology
University of California Berkeley
232 Kroeber Hall Berkeley
CA 94720-3710
s.koutroufinis@berkeley.edu

A. Wessel
Museum für Naturkunde – Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitäts-
forschung an der Humboldt-Universität zu Berlin
Invalidenstraße 43
D-10115 Berlin
Email: andreas.wessel@mfn-berlin.de

Leben: Integrationsbegriff einer Disziplin, Randbegriff vieler Disziplinen und Begriff für das Vertrauteste vor allen Begriffen

Georg Toepfer

Abstract. In this paper, I discuss the question in what respect “life” can be considered a scientific concept. I first argue that although “life” is a notion established in everyday life that is associated with basic phenomenal experience it has to be analyzed, in scientific contexts, as a theoretical notion. As such it is part of a research program that reaches back into antiquity. Since then, it is used as an umbrella term which designates primarily the sum and unity of the characteristic capacities of individual organisms, for example nutrition, growth, reproduction, and sensation. Apart from this, the concept is related to the transmission of these capacities from one individual to the next by reproduction, and, after the formulation of the theory of evolution, to the transgenerational change of organisms in the course of geological history. As these different aspects are linked together the concept of life can play an integrative role in biology. But in its heterogeneity, already at an ontological level, the multitude of aspects covered prevents the use of the concept as a precise term. In the same way as the entities that are embraced by other basic biological concepts, like “species” or “gene”, the class of beings

called “living” could be seen as a “homeostatic property cluster”, i.e. a cluster of things having non-essential properties in common that are, in most cases, held together by causal links. Finally, “life” is not only a biological concept but a transdisciplinary notion which is used in diverse contexts including ethical, aesthetic and religious concerns. Therefore, the approach to the phenomenon by every single discipline necessarily is incomplete; not one discipline can exhaust the meaning of the term. This transdisciplinary status and the everyday use of the concept for our description of individual and social being accounts for its complexity and opaqueness. For the biology of the past, at least, it seemed to be advantageous not to have a genuine scientific and exclusively biological term as its central concept; this made its approach connectable to everyday life and other disciplines.

1. Das antike Forschungsprogramm der Biologie

Das Konzept des Lebens bezeichnet einen Gegenstand, der gleichsam zwischen den wissenschaftlichen Disziplinen liegt – oder auch: zwischen den Disziplinen hindurch fällt. Er wird zwar von verschiedenen Disziplinen thematisiert, keine kann ihn aber erschöpfend behandeln. Um ihm gerecht zu werden, muss er also aus der Perspektive verschiedener disziplinärer Kontexte betrachtet werden.

Biologen könnten argumentieren, um zu verstehen, was das Leben ist, sei es ausreichend, Lebewesen empirisch zu untersuchen. Dagegen möchte ich hier die These von der Unvermeidlichkeit einer theoretischen und historischen Annäherung verteidigen, und zwar mit einem einfachen Argument: ‘Leben’ ist nicht nur ein empirisch gegebenes Phänomen, sondern, besonders im wissenschaftlichen Kontext, zunächst ein theoretisches Konzept. Der Lebensbegriff war lange Zeit ein die biologische Forschung leitendes Konstrukt. Zu verstehen und zu erklären, was das Leben ist, wie das Leben eines Lebewesens funktioniert, war über viele Jahrhunderte die leitende Frage der Biologie. Der Lebensbegriff war insofern ein Perspektivbegriff, der ein Phänomen bezeichnete, für das eine wirkliche Erklärung aber für lange Zeit in weiter Ferne schien. Weil Leben zwar beschrieben, jedoch nicht erklärt werden konnte, galt es über Jahrhunderte geradezu als ein großes Geheimnis der Wissenschaften, von dem die meisten Biologen aber überzeugt waren, dass es eines Tages gelüftet werden würde. So hielt beispielsweise der Berliner Physiologe Emil DuBois-Reymond in einer berühmten Rede aus dem Jahr 1872 das Leben nicht wie das Wesen der Materie und Kraft oder das Bewusstsein für einen Gegenstand, der sich naturwissenschaftlicher Erkenntnis prinzipiell entzieht. Weil das Leben wesentlich auf Phänomenen der Bewegung beruhe, sei es ein letztlich mechanisches Problem. Das Leben falle nicht in die Kategorie des *nie* zu Erkennenden, des *Ignorabimus*, sondern in die des *noch nicht* Erkannten, des *Ignoramus*, wie es DuBois-Reymond (1872, S. 64f.) formulierte. Die vollständige Erkenntnis der Phänomene des Lebens wird also in Aussicht gestellt.

Meine These soll sein, dass das Konzept des Lebens in dem Moment, in dem das damit bezeichnete Phänomen wissenschaftlich im Prinzip erkannt ist, und das würde ich für die Gegenwart behaupten wollen, als wissenschaftliche Kategorie verschwunden ist. Dies ist nicht in dem Sinne gemeint, dass das Geheimnisvolle notwendig zum Leben dazugehört, sondern vielmehr so, dass die moderne Biologie und Chemie eine Reihe von Aspekten und Mechanismen identifiziert haben, über die das Leben der Lebewesen charakterisiert werden kann, etwa als *Fließgleichgewicht* fern des thermodynamischen Gleichgewichts, als *funktional geschlossenes, sich selbst organisierendes System*, als *kybernetisches Regulationssystem* oder als *evolviertes Metabolismussystem*, das sich in langen Abstammungslinien stabilisiert und transformiert hat. Diese Aspekte und Mechanismen können aber auch unabhängig voneinander auftreten, auch im anorganischen Bereich, und sie können in unterschiedlicher Kombination vorliegen, so dass ‚das Leben‘ als einheitlicher Phänomenbestand in der modernen Naturwissenschaft gar nicht mehr existiert. In dem Moment, in dem das erkannt und erklärt ist, was die alten Philosophen und Biologen ‚das Leben‘ nannten, ist es als einheitliches Phänomen der Wissenschaft verschwunden.

Wenn diese Darstellung richtig ist, wenn also der naturwissenschaftliche Fortschritt zur Auflösung des einheitlichen Konzepts ‚Leben‘ in heterogene wissenschaftliche Aspekte führte, dann hängen die Identitätsbedingungen von ‚Leben‘ an alten Theorien des Lebens, so dass eine Annäherung an den Begriff aus historischer Perspektive unvermeidlich wird. Identifiziert werden kann das Leben dann nur entweder durch eine lebensweltliche Brille oder durch wissenschaftliche Theorien der Vergangenheit. In naturwissenschaftlicher Perspektive bezeichnet ‚Leben‘ dagegen keinen einheitlichen Gegenstand mehr.

Eine besondere Bedeutung kommt dabei der Antike zu. Denn seit der Antike wird der Lebensbegriff mit einem weitgehend konstanten Bedeutungskern verwendet. Er wird über organische Grundvorgänge definiert, die ebenfalls seit der Antike auf Begriffe gebracht werden. Dies sind die biologischen Grundbegriffe wie *Ernährung*, *Wachstum*, *Entwicklung*, *Fortpflanzung* oder *Wahrnehmung*. Diese Grundbegriffe existieren in nur wenig veränderter Bedeutung seit der Antike und sind noch immer tragfähige Konzepte der Biologie – die Biologie unterscheidet sich in dieser langfristigen Begriffskonstanz sehr deutlich von der Physik.

Eine naheliegende Erklärung für diese Beobachtung könnte sein, dass die biologischen Grundbegriffe, einschließlich des Lebensbegriffs, von der Antike bis in die Gegenwart ausgehend von der lebensweltlichen Selbstbeschreibung des Menschen geformt werden. Ein zweiter Grund für die ausgeprägte langfristige Kontinuität biologischer Begriffe scheint darin zu liegen, dass sie primär *deskriptive* Konzepte sind, die ein Phänomen ausgehend von dessen Wirkungen und Funktionen auf den Begriff bringen. Lange bevor Erklärungen für die Phänomene der Ernährung, der Fortpflanzung und Wahrnehmung gefunden waren, wurden diese Erscheinungen begrifflich benannt, gleichsam in einem Jahrtausende vorauseilenden Vorgriff auf eine erklärende Theorie. Die später gelieferten erklärenden Theorien haben aber an der Konstanz der Beschreibung des Phänomens wenig geändert:

Die differenzierten explanativen Theorien zu Ernährung, Fortpflanzung und Wahrnehmung, die insbesondere seit dem 19. Jahrhundert gegeben werden, beziehen sich auf die Phänomene, die in der Antike identifiziert und abgegrenzt wurden. In diesem Sinne könnte man von dem *antiken Forschungsprogramm der Biologie* sprechen: Die Antike hat Phänomene des Lebendigen und das Lebendige selbst auf nachhaltig bestehende deskriptive Begriffe gebracht, die der nachfolgenden Biologiegeschichte eine Erklärungsaufgabe stellten.

Man könnte aber Zweifel haben, ob dies für den Lebensbegriff auch gilt. Von ihm möchte ich ja behaupten, dass er seinen naturwissenschaftlichen Status verlieren könnte oder bereits verloren hat. Bevor ich dazu komme soll aber zunächst auf die integrierende Rolle des Lebensbegriffs für die Biologie eingegangen werden.

2. ‚Leben‘ als Integrationsbegriff der Biologie

Eine integrative Rolle für die Biologie spielt der Lebensbegriff insbesondere aufgrund seiner ambivalenten Bedeutung, die sich einerseits auf individuelle Organismen bezieht, andererseits aber auf einen Prozess, der die Existenzweise eines Individuums übersteigt.

Seit der Antike wird mit dem Lebensbegriff eine Pluralität von Phänomenen verbunden. Bei Aristoteles, dem Vater der Biologie, wie er seit dem 19. Jahrhundert genannt wird, heißt es in einer bekannten Passage seiner Schrift *Über die Seele*:

„Von den natürlichen Körpern haben die einen Leben, die anderen haben es nicht. Leben nennen wir sowohl Ernährung, als auch Wachstum und Schwinden. Daher ist wohl jeder natürliche Körper, der am Leben teilhat, ein Wesen (Substanz), und zwar im Sinne eines zusammengesetzten Wesens. [...] Da aber das Leben (eines Lebewesens) in mehrfacher Bedeutung verstanden wird, sagen wir, daß es lebe, wenn Leben auch nur in einer seiner Bedeutungen vorliegt: als Vernunft, Wahrnehmung, örtliche Bewegung und Stehen, ferner als Bewegung der Ernährung, dem Schwinden und dem Wachstum nach“ (De anima 412a; 413a).

Bereits hier, man könnte fast sagen, am Ursprungspunkt des wissenschaftlichen Lebensbegriffs, wird das Leben nicht über eine einzelne Eigenschaft, einen bestimmten Zustand oder eine spezifische Aktivität definiert, sondern über eine Menge von Phänomenen: *Ernährung, Wachstum, Schwinden, Vernunft, Wahrnehmung, örtliche Bewegung* oder *Stehen*. Diese Phänomene müssen nicht immer gemeinsam an einem Organismus auftreten. So verfügen Pflanzen nach Aristoteles nicht über Wahrnehmung und nicht über örtliche Bewegung. Pflanzen und Tieren schreibt Aristoteles daher auch ausdrücklich eine andere Art des Lebens zu. Bei Aristoteles heißt es: „Das Leben scheint [...] nicht nur als eine Art verstanden zu werden, und ein anderes den Tieren, ein anderes den Pflanzen zuzukommen“ (Topik 148a30-31; vgl. Voigt 2010, S. 22f.). Weil der gleiche Ausdruck in Bezug auf

Pflanzen und Tiere Ungleiches bedeute, hält Aristoteles das Wort ‚Leben‘ ausdrücklich für eine „Homonymie“ (Topik 148a).

Aristoteles bezieht den Begriff des Lebens hier also auf bestimmte Aktivitäten und Fähigkeiten von Organismen, von Individuen. Ernährung, Wachstum und Fortpflanzung stehen dabei an der Basis, weil sie die Funktionen sind, die alle Lebewesen, auch die Pflanzen, kennzeichnen. Diese auf Individuen bezogene Bedeutung ist die gesamte Antike über geläufig. Bei Alexander von Aphrodisias heißt es an der Wende vom zweiten zum dritten nachchristlichen Jahrhundert einfach: „Das Leben ist die Ernährung und das Wachstum von etwas durch sich selbst“ (*De anima* 118, S. 58).

Die individuenzentrierte Sicht in der Bestimmung des Lebensbegriffs zieht sich über Mittelalter und Neuzeit bis in die Gegenwart. Als Beleg sollen drei Stimmen zitiert werden: Jean Fernel, der als Begründer der neuzeitlichen Physiologie gilt, schreibt Mitte des 16. Jahrhunderts: „Das Leben der Lebewesen ist die Erhaltung aller Vermögen und Aktionen [facultatum actionumque omnium conseruatio]. Sie erfolgt durch das Herz und durch die von dort fortfließende Wärme. Der Tod ist die Vernichtung der Lebenskraft und aller Vermögen“ (1542/51 V, 16; S. 414). Bei dem Zoologen Alexander Goette heißt es 1921: „Das Leben ist die Selbsterhaltung eines Individuums durch die Korrelation seiner Funktionen“ (S. 358). Und in ähnlich einfachen Worten formuliert der Philosoph Nicolai Hartmann in seiner umfangreichen ‚Philosophie der Natur‘ von 1950: „Das Leben des Organismus ist [...] das zusammengeordnete Funktionieren der auf einander abgestimmten Organprozesse selbst, ihre Einheit und gegenseitige Abhängigkeit“ (S. 517).

‚Leben‘ ist nach diesen Autoren also die Summe und Einheit – man kann vielleicht auch mit einem allerdings nicht ganz klaren Begriff sagen, der *Inbegriff* bestimmter äußerer Aktivitäten und innerer Prozesse von Individuen (vgl. Schark, 2005, S. 290). *Lebendig* sind also Individuen.

Über die Bindung des Lebensbegriffs an Individuen hinaus besteht allerdings seit der Antike die Tendenz, gerade etwas Individuenübergreifendes als das eigentlich Lebendige anzusehen. Aristoteles und mit ihm viele andere antike Autoren binden die Lebendigkeit bekanntlich an das Vorliegen einer *Seele* in den Körpern der Lebewesen. Aristoteles stellt sich die Verbindung von Seele und Körper als unauflösbare Einheit vor; die aristotelische Seele kann daher in einer modernen Interpretation als nichts anderes als die spezifische *Organisation* des Körpers gedeutet werden (Quarantotto, 2010, S. 39). Es ist aber daneben in der Antike doch verbreitet, die Seele als ein Lebensprinzip zu verstehen, das zu dem Körper hinzutritt. Besonders in den stoischen Lehren wird ein Element identifiziert, ein feinstoffliches Agens, das *Pneuma* oder der *Spiritus*, das den Körper durchströmt und die Selbstbewegung der Lebewesen vermittelt. Dieses lebensspendende Agens kann den Körper aber auch wieder verlassen, so dass als das eigentlich Lebendige nicht der Körper als solcher, sondern dieses Agens gilt.

In der Frühen Neuzeit findet sich diese Auffassung noch bei Paracelsus, wenn er das Leben als einen lebensspendenden Saft versteht. Der bloße Körper ist für Paracelsus ein Kunstprodukt („creatura“), und ausdrücklich kein Leben (1526-27, S. 249; Übers. S. 122). Das Leben habe allein seinen „Sitz“ im Körper und „wächst“ dort; der Körper verhalte sich zum Leben wie das Holz zum Feuer: „wie das Feuer nur lebt, solange Holz da ist, so lebt auch das lange Leben, solange der Körper da ist“ (Übers. S. 123; 167f.). Paracelsus formuliert es auch so: „Der Körper ist ein Lebewesen, aber nicht das Leben“ (Übers., S. 167) („corpus enim creatura est at non vita“; 1526-27, S. 250). Das Leben versteht er als etwas den einzelnen Körper Übergreifendes, das ihn erfüllen und wieder verlassen kann.

Unter dem Einfluss von Deszendenztheorien und der darwinschen Evolutionstheorie erfährt dieser Bedeutungsaspekt des Lebensbegriffs am Ende des 19. Jahrhunderts eine Verstärkung: Nicht mehr das Individuum in seinem Bestreben nach Selbsterhaltung, sondern die Kette der Individuen unter Einschluss ihrer Transformation gilt als Paradigma der Lebendigkeit. So schreibt der bekannte Darwinist August Weismann 1884 den Fortpflanzungszellen der mehrzelligen Organismen ein „eigentliches“ Leben zu, weil sie über das Leben der Körperzellen hinaus in den Nachkommen weiter bestehen können und damit potenziell unsterblich sind. Weismann notiert: „Der Körper, das Soma, erscheint [...] als ein nebensächliches Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens: der Fortpflanzungszellen“ (1884, S. 165).

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts sind es eine Reihe von Autoren, die sich dieser Sicht anschließen und das Leben im Sinne eines Stroms verstehen wollen. Verweisen will ich nur auf zwei Autoren, die selbst zwar nicht Biologen sind, aber die theoretischen Grundlagen der Biologie aufmerksam beobachten. Paul Valéry schreibt: „Das Leben wechselt das Individuum, wie ein bewegter Gegenstand die Umgebung wechselt, wie ein Reisender den Wagen“ (1900-45, S. 243). Dieses Bild hat auch bereits antike Wurzeln: In dem naturphilosophischen Lehrgedicht *De rerum natura* von Lukrez heißt es, das Leben werde von einem Körper zu einem anderen weitergegeben wie eine Fackel von einem Läufer zum nächsten („quasi cursores vitae lampada tradunt“; II, 79). In einem ebenfalls bereits alten Bild formuliert Georg Simmel 1913: „das Leben ist *ein* Strom, dessen Tropfen die Wesen sind, er geht nicht durch sie hindurch, sondern ihre Existenz *ist* ganz und gar nur sein Fließen“ (1913, S. 205).

In gewisser Weise aufgenommen sind diese Bestimmungen in modernen Definitionen des Lebensbegriffs, die den Prozess der Evolution zum Definiens des Begriffs machen. Der Evolutionsbiologe Hermann Muller schreibt 1966 (S. 513): Das Kriterium für die Lebendigkeit eines Gegenstandes ist, ob es, zumindest unter bestimmten Umständen, die Fähigkeit zur Evolution durch Darwinsche Selektion besitze. Nicht dem einzelnen Organismus in seiner individuellen Einheit und funktionalen Geschlossenheit, sondern erst dem Organismus als reproduktionsfähiges Element einer Population kommt also Leben zu. Das „wichtigste am Leben“, so schreibt es Hubert Markl 1993, ist der „unaufhörliche Wandel in der

Vermehrung. Leben ist neuerungssüchtig, da es sich nur durch Wandel einer sich ständig wandelnden Welt anpassen kann“ (S. 47).

„Leben“ bezeichnet in der Biologie also mindestens zweierlei: einerseits eine Seinsweise, einen Zustand oder eine Eigenschaft bestimmter Natureinheiten und andererseits einen Prozess, der eine Veränderung dieser Einheiten einschließt. Es gehört zum biologischen Begriff des Lebens, dass er ebenso auf einen individuellen Gegenstand und dessen Erhalt wie auf die Abfolge und den Wandel der Individuen bezogen ist. Der individuelle Organismus ist also nur eine Seite des Lebens, nur „die Hälfte des Lebens“, wie Jesper Hoffmeyer und Claus Emmeche (1991, S. 154) schreiben.

Es besteht demnach eine lange Tradition, sowohl einer individuenbezogenen als auch einer individuenübergreifenden Definition des Lebensbegriffs. Seit Mitte des zweiten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts werden die beiden Ansätze auch über die Schlagworte *Heterokatalyse* und *Autokatalyse* charakterisiert: Über Heterokatalyse betreibt ein lebendiges Individuum einen Stoffwechsel, über den es sich selbst erhält; über Autokatalyse produziert es ein ihm ähnliches anderes Individuum. Diese beiden Prozessstypen erscheinen Mitte des 20. Jahrhunderts in expliziten Definitionen des Lebensbegriffs. So heißt es bei Jerome Alexander: “the essential criteria of life are twofold: (1) the ability to direct chemical change by catalysis; (2) the ability to reproduce by autocatalysis” (1948, S. 88; Popa 2004, S. 198). Freeman Dyson formuliert im Anschluss an John von Neumann: “life is not one thing but two, metabolism and replication” (1999, S. 9). Insofern die beiden Grundfunktionen entwicklungsgeschichtlich nicht gleichzeitig entstanden sind, kann mit Dyson von den „zwei Ursprüngen des Lebens“ gesprochen werden. Und schließlich heißt es in der „universalen Definition des Lebens“, die Ruiz-Mirazo, Peretó und Moreno (2004, S. 330f.) geben: “[A] living being’ is any autonomous system with open-ended evolutionary capacities”. Ein Lebewesen ist nach den Autoren einerseits ein „autonomes System“ im Sinne eines funktional integrierten, aktiven Systems, das sich selbst aufbaut, erhält und mit seiner Umwelt interagiert, also ein *Individuum*, und andererseits eine Einheit, die vermittelt über das Vermögen zur Fortpflanzung über die Fähigkeit der Initiierung oder Fortsetzung eines Prozesses der Evolution in eine offene Zukunft verfügt.

Nicht alle neueren Definitionen des Lebensbegriffs beziehen aber beide Aspekte ein; manche beschränken sich auf einen von beiden, Metabolismus oder Evolutionsfähigkeit, zwei Beispiele lauten: „Leben heißt Metabolismus: ständige Selbstreproduktion“ (Penzlin, 1994, S. 82) und: “We shall regard as alive any population of entities which has the properties of multiplication, heredity and variation” (Maynard Smith, 1975, S. 96). Hier sind es also nicht mehr Individuen oder Organismen, die leben, sondern Populationen – aus evolutionstheoretischer Perspektive durchaus konsequent. Besonders das Moment der evolutionären Deszendenz wird in manchen Bestimmungen des Lebensbegriffs ausdrücklich mit dem Kriterium des Metabolismus verbunden, so etwa von John Dupré und Mau-

reen O'Malley; "life arises when lineage-forming entities collaborate in metabolism" (2009, S. 1).

Ein solches definitorisches Verständnis des Lebensbegriffs ausgehend von Evolutionsvorstellungen hätte weitreichende theoretische Verschiebungen zur Folge. So hätte es die Konsequenz, dass der Kreationismus nicht aus empirischen, sondern bereits aus definitorischen Gründen widerlegt wäre: Wenn *definiert* wird, dass Wesen, die über Leben verfügen, Teil eines Evolutionsprozesses sind und eine Evolutionsvergangenheit haben, dann sind durch äußeren Eingriff intentional gestaltete, also geschöpfte Wesen keine Lebewesen. Ebenso könnten dann die vom Menschen im Rahmen der „Synthetischen Biologie“ geschaffenen chemischen Systeme definitionsgemäß nicht mehr als Lebewesen angesehen werden.

Aufgrund dieser beiden Bezüge, das Leben als Stoffwechsel und als Abstammungslinie (aufgrund der Fortpflanzungsfähigkeit), ist der Lebensbegriff ambivalent. Er ist aber nicht nur ambivalent, sondern darüber hinaus polyvalent, weil er sehr viele unterschiedliche Bedeutungsdimensionen in sich vereint. Eine Zusammenstellung einiger Dimensionen auf ontologischer Ebene könnte zu diesen Punkten führen (vgl. Toepfer, 2011, II, S. 422):

„Leben“ kann verstanden werden als (1) die ontologisch irreduzible Weise des Seins der Lebewesen, d.h. nicht als eine akzidentelle Eigenschaft, die bestimmten Körpern zukommt, sondern die ontologisch irreduzible Weise ihres Seins, (2) Inbegriff der charakteristischen Tätigkeiten von Lebewesen, z.B. Ernährung, Wachstum und Fortpflanzung, (3) Zustand von Körpern, nämlich der Zustand von Körpern mit einer besonderen Struktur, einer Organisation, (4) Eigenschaft komplexer Materieeinheiten, nämlich dynamischer Systeme fern des thermodynamischen Gleichgewichts und ab einem bestimmten Komplexitätsniveau, (5) Einheit der individuellen Lebensgeschichte, nämlich die Summe und Totalität der Ereignisse, Tätigkeiten und Widerfahrnisse eines einzelnen Lebewesens, (6) Summe von Lebewesen einer Region oder Zeit, z.B. das Leben auf der Erde als Summe aller Lebewesen auf der Erde seit der Entstehung des ersten Lebewesens, (7) eine Dynamik, die einzelne Körper übersteigt, etwa die „Kette“ oder der „Fluss“ der durch Fortpflanzung verbundenen Wesen in der Zeit, und (8) ein Maß für den Umfang und die Intensität besonderer Aktivitäten (z.B. das Ausmaß von Lebensaktivitäten in einem kranken Lebewesen oder die Menge von Lebewesen in einer Region): So heißt es von einem Menschen, er habe viel oder wenig Leben oder von einer Region, sie sei mehr oder weniger von Leben erfüllt.

Aus dieser kleinen Aufzählung wird deutlich, dass selbst die ontologische Kategorie, zu der der Lebensbegriff gehört, alles andere als klar ist: Er bezeichnet manchmal eine Seinsweise, eine Aktivität, einen Zustand, eine Eigenschaft, einen Prozess, eine Menge von Körpern oder eine Dynamik, die diese Körper verbindet.

Aufgrund dieses Befundes haben einige Autoren, darunter Peter Janich, Michael Weingarten und Mathias Gutmann, vorgeschlagen, den Lebensbegriff als einen „Reflexionsbegriff“ zu verstehen. Janich und Weingarten schreiben in ihrer 1999 erschienenen 'Wissenschaftstheorie der Biologie' im Anschluss an Josef König:

„Leben‘ [rekurriert] als [...] Reflexionsterminus auf die Ebenen alltäglicher praktischer Vollzüge, deren wir uns als unseres eigenen ‚gelebten Lebens‘ versichern und auf die wir hinweisen können als diejenigen Vollzüge, die jeder, so er denn lebt, an sich selbst wahrnehmen kann“ (S. 126). Hier kann ‚reflexiv‘ im Sinne von ‚selbstreflexiv‘ verstanden werden: Ein Reflexionsbegriff ist ‚Leben‘, weil der Begriff an dem Modell der eigenen Lebensvollzüge gebildet ist. Eine etwas andere Bedeutung in der Verwendung des Ausdrucks ‚Reflexionsbegriff‘ kommt bei Mathias Gutmann zum Ausdruck. Bei ihm heißt es 2011:

„Soll nicht auf letztlich vormoderne Formen biologischer Forschung zurückgegriffen werden, dann wäre [...] die Frage nach dem Leben einfach dadurch zu beantworten, daß das Substantiv als zusammenfassende Rede über eine Liste von Ausdrücken aufgefaßt würde, dessen [...] Referent lediglich Beschreibungen von Eigenschaften, Leistungen oder Fähigkeiten von Lebewesen wäre. Die Einheit des Ausdrucks wäre mithin nur reflexiv bestimmbar, nicht aber substantiell“ (2011, S. 130).

‚Reflexiv‘ heißt hier nicht direkt gegenstandsbezogen, sondern reflektierend auf die mögliche Einheit von gegenstandsbezogenen Eigenschaften, Leistungen oder Fähigkeiten. Dem Begriff des Lebens kommt damit also ein höherstufiger Status zu; er bezieht sich auf die Ordnung von Begriffen, nicht direkt auf einen realen Referenten. Das Wissen von den Eigenschaften, Leistungen und Fähigkeiten, auf die sich der Begriff ‚Leben‘ bezieht, werde „nicht der Naturbeobachtung oder dem ‚Sosein‘ von Lebewesen entnommen, sondern [...] zumindest anfänglich – unter explizitem Bezug auf menschliche Praxen wie etwa Züchtung und Hälterung – gewonnen“ (2008, S. 76).

Der pragmatistische Bezug zum menschlichen Handeln und Handwerkeln in der Grundlegung der wissenschaftlichen Begriffe wird hier unter konstruktivistischem Vorzeichen hergestellt. Es ist aber fraglich, ob der konstruktivistische Ansatz in diesem Zusammenhang notwendig ist. Denn der Begriff des Lebens müsste nichts von seinem Status eines Reflexionsbegriffs verlieren, wenn die Eigenschaften, Leistungen und Fähigkeiten, auf die er sich bezieht, also etwa Stoffwechsel, Wachstum, Fortpflanzung und Deszendenz, in direkter Naturbeobachtung und nicht durch Praxen der Züchtung und Hälterung gewonnen würden. Auch ohne konstruktivistischen Grundlegungsansatz kann deutlich gemacht werden, dass ‚Leben‘ in der Biologie offenbar als ein Dach- oder Integrationsbegriff fungiert, dem kein direkter Gegenstand in der Erfahrung korrespondiert.

Es fragt sich darüber hinaus auch, ob ein Begriff, der schillernd wie der Lebensbegriff ist, überhaupt ein wissenschaftlicher Begriff sein kann. Der Begriff ist für die Biologie sicher insofern geeignet, als die Gegenstände der Biologie selbst vieldimensional sind; kennzeichnend für die Biologie ist insbesondere eine Verbindung von *systemtheoretischer* und *evolutionstheoretischer* Perspektive, also der oben genannten zwei Seiten des Lebensbegriffs. Im 20. Jahrhundert waren diese beiden Perspektiven die dominanten in der Theoretischen Biologie. Es wurde deutlich, dass ebenso wenig wie kein Organismus ohne Metabolismus verstanden werden

kann, kein Organismus ohne Berücksichtigung seiner Geschichte, d.h. seiner evolutionären *Vorgeschichte* zu verstehen ist: „No organic being can be fully understood except by considering its history“, schreibt Ernst Mayr (1959, S. 1). Dies gilt für die Gegenstände der Biologie in einem weit über die der Chemie und Physik hinaus gehenden Maße. Denn anders als bei Molekülen, Atomen, und physikalischen Elementarkörpern können viele Eigenschaften von Organismen erst aus ihrer evolutionären Vorgeschichte erklärt werden.

Soll ein Begriff diese doppelte Perspektive in sich vereinen, wird er aber notwendig vage und bereits auf basaler ontologischer Ebene problematisch, weil nicht klar ist, welcher ontologischen Kategorie das von ihm Bezeichnete angehört. Vage ist der Begriff also, weil er sehr Unterschiedliches bezeichnet. Vage ist er aber darüber hinaus noch, weil das von ihm Bezeichnete unscharfe Ränder hat: Es ist nicht klar, wo genau die Grenze zwischen einem anorganischen, thermodynamisch offenen System fern des Gleichgewichts und einem lebendigen Organismus liegt. Mit dem Fortschritt der Systembiologie und der Forschung zu künstlichen Lebewesen wird diese Grenze vermutlich immer unschärfer. Es erscheint daher auch aus dieser Perspektive als gerechtfertigt, den Begriff des Lebens für einen prinzipiell vagen Begriff zu halten, „der eine reale ‚Vagheit‘, ein Kontinuum in der Natur widerspiegelt“, wie Claus Emmeche meint (1991, S. 43; vgl. auch Morange, 2010, S. 180: „The demarcation between life and non-life is the product of human history, not of evolutionary history“).

Naheliegend ist es daher auch, ‚Leben‘ ebenso wie viele andere biologische Grundbegriffe, als ein „homöostatisches Eigenschaftscluster“ (*homeostatic property cluster*) anzusehen (vgl. Boyd, 1991; Wilson *et al.*, 2007). Entitäten, die in einem derartigen Cluster vereint sind, müssen kein allen gemeinsames wesentliches Merkmal aufweisen, sondern können über ein Bündel von Eigenschaften charakterisiert werden, die aufgrund von Mustern kausaler Prozesse in den meisten, aber nicht in allen Fällen zusammen auftreten. Für einige biologische Grundbegriffe, so z.B. den der Art und des Gens, hat sich dieser Ansatz als fruchtbar erwiesen (vgl. Wilson *et al.*, 2007). Auch ‚Leben‘ könnte als homöostatisches Eigenschaftscluster verstanden werden, insofern die in dem Lebensbegriff vereinten Entitäten, die Lebewesen, über ein Bündel von Eigenschaften charakterisiert werden können, die in der Natur meist zusammen auftreten. Diese Eigenschaften sind z.B. Stoffwechsel, Wachstum, Selbstbewegung, Fortpflanzungsfähigkeit und die Eigenschaft, ein Produkt einer langen Abstammungslinie zu sein, die zudem ein Wesen dieses Clusters mit allen anderen Wesen darin genealogisch verbindet. Bei solchen Wesen, welche die meisten, aber nicht alle dieser Eigenschaften aufweisen, kann strittig sein, ob sie zu dem Cluster dazugehören, z.B. Viren, die keinen eigenen Stoffwechsel haben, oder Maulesel, die sich nicht fortpflanzen können, oder der-einst gebaute künstliche Lebewesen, die kein Produkt einer langen Abstammungslinie sind.

Manche Philosophen der Biologie tendieren dagegen eher zu der Ansicht, dass der Lebensbegriff in Zukunft als wissenschaftliches Konzept ganz aufgegeben

wird. So schreibt der französische Wissenschaftshistoriker und -theoretiker Jean Gayon, es sei möglich, dass ‚Leben‘ als wissenschaftliche Kategorie eines Tages ganz verschwinde; es könnte dann nur noch eine für die Praxis nützliche, aber nicht mehr eine naturwissenschaftlich abgrenzbare Kategorie bilden. An diesem Punkt werde der Lebensbegriff kein Konzept der Naturwissenschaften mehr sein, sondern lediglich ein bequemes Wort für die Praxis, ein *folk concept*, wie er es nennt. Die Spezialisten für die damit bezeichnete Sache würden nicht mehr Chemiker, Biologen und Techniker sein, sondern Psychologen, Kognitionswissenschaftler und Anthropologen (Gayon, 2010, S. 243). Manches spricht dafür, dass wir an diesem Punkt bereits angekommen sind: Für die Biologie kann der Begriff noch als vages Dachkonzept fungieren, in dem verschiedene Aspekte des Gegenstands der Biologie anklingen; klare Argumentationen können mit ihm aber kaum noch bestritten werden.

Ein erster Schritt auf dem Weg zur Klärung des Begriffs könnte es sein, die beiden Aspekte terminologisch klar voneinander zu trennen, deren Verbindung am meisten zur Äquivokation des Konzepts beitragen, die aber auch bereits seit langem in der Biologie wohl definiert sind, nämlich die Begriffe des *Organismus* und der *Phylognese* (oder, besser, mit Woltereck, 1919, S. 128: *Typogenese*). Definitionen dieser Konzepte könnten lauten (vgl. Toepfer, 2011, II, S. 777; III, S. 34):

Ein Organismus ist ein materielles System aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen und Prozessen, das in physischer und funktionaler Hinsicht eine integrierte Einheit bildet und charakteristische Funktionen und Aktivitäten (wie Ernährung, Schutz vor Störungen und Rezeption von Umweltereignissen) aufweist. Die physische Einheit eines Organismus besteht in seiner materiellen Verfasstheit in einem kontinuierlich bestehenden kohärenten Körper, dessen Stoffe und Form jedoch einem Wechsel unterliegen können (durch Metabolismus und Metamorphose). Die funktionale Einheit des Systems besteht in seiner Organisation, d.h. in einem Gefüge aus Prozessen, die seine materiellen Teile erzeugen und erhalten und die damit (als Prozesse eines jeweiligen Typs) wechselseitig voneinander abhängen. Dieses Zusammenspiel seiner Funktionen und Aktivitäten konstituiert die Identität des Systems über alle Stoff- und Formänderungen hinweg.

Die Typogenese (Phylognese) ist der Prozess der Entstehung neuer Typen von Organismen durch langfristige generationenübergreifende Transformationen, sie besteht also in der Abstammung von Organismen verschiedener Typen (z.B. Arten) voneinander.

‚Organismus‘ und ‚Typogenese‘ sind zwei Termini, die sich präzise voneinander unterscheiden lassen. Sie betreffen sehr unterschiedliche Phänomene. Diese hängen zwar zusammen, insofern der Prozess der Typogenese von Organismen ausgeht und Organismen selbst als Systeme der Kooperation von zum Teil unabhängig voneinander verlaufenden Abstammungslinien entstanden sind (vgl. Dupré, O'Malley, 2009). Trotzdem stellt sich die Frage, ob es sinnvoll ist, beide unter einem umfassenden Konzept, das dann ‚Leben‘ heißen mag, zusammenzuziehen. Weil bei den auf der Erde zurzeit vorhandenen Lebewesen beide Aspekte eng

miteinander verbunden sind, wird ihre nachhaltige Trennung vielleicht erst das Ergebnis der weiteren Technik- und Kulturentwicklung sein: Spätestens, wenn es einmal „naturidentische“ technisch hergestellte Organismen geben wird, die keine genealogische Verbindung mit den natürlichen Organismen haben, wird die konzeptionelle Differenzierung zwischen Leben als Daseinsweise von Organismen und als generationenübergreifender Prozess der Veränderung auch extensional notwendig: Nicht alle Wesen, denen dann in der einen Hinsicht ein Leben zugeschrieben wird, weisen es auch in der anderen auf.

3. ‚Leben‘ als Grenzbegriff vieler Disziplinen

Als eine Kategorie, der eine zentrale Funktion auch in der Selbstbeschreibung des Menschen zukommt, spielt der Lebensbegriff nicht nur in der Biologie, sondern auch in den Geistes- und Kulturwissenschaften eine wichtige Rolle. Die verschiedenen Ansätze sind dabei in gleicher Weise bedeutsam für den Begriff, so dass jede Annäherung vor dem methodischen und sachlichen Hintergrund einer Disziplin immer nur Teile des Konzepts erfasst. Der mit dem Begriff verbundene integrative Deutungsanspruch, der faktische und normative Fragen – wie den „moralischen Sinn des Lebensbegriffs“, d.h. den „Wert“ oder die „Heiligkeit“ des Lebens (vgl. Frey, 1995) – miteinander verschränkt, liegt daher quer zu der etablierten Differenzierung der wissenschaftlichen Disziplinen. Relativ zu den Disziplinen markiert der Begriff eine Leerstelle, die von ihnen nur umrandet, nicht aber ausgefüllt werden kann. Einzig angemessen zum Verständnis des Phänomens ist also ein „pluri-disziplinärer Zugang“, wie es Michel Morange (2005, S. 187) in seinem Buch über die „Geheimnisse des Lebenden“ formuliert. Von ‚Leben‘ kann es nur eine Pluralität von Wissenschaften geben, die erst zusammen dem Gegenstand gerecht werden. Mit Volker Gerhardt kann man es daher für einen „wissenschaftlichen und politischen Missgriff“ halten, wenn Biologen die „Deutungshoheit“ über das Leben zugestanden würde: „Aufklärung über das Leben kann es nur im Verein verschiedener Wissenschaften geben“ (Gerhardt, 2010, S. 189).

Wegen der ausgeprägten außerbiologischen Bezüge ihres zentralen Konzepts ist die Biologie damit eine Wissenschaft, die ihren Gegenstand nicht ganz für sich hat. Die Biologie als „Lebenswissenschaft“ vermag es also nicht, ihren Gegenstand erschöpfend darzustellen und zu erklären. Anders gesagt: Der Biologie ist es in ihrer langen Geschichte nicht gelungen, ihren Gegenstand begrifflich so zu fassen und zu benennen, dass sie exklusiv für diesen zuständig wäre. Begriffspolitisch war es offenbar von Vorteil, den Grundbegriff so zu modellieren, dass er offen bleibt für fachexterne Semantiken.

Im 20. Jahrhundert ist dieses methodisch beschränkte Potenzial der Biologie, d.h. die die Biologie überschreitende Semantik von ‚Leben‘, fest in dem Selbstverständnis der meisten Biologen verankert. Das, was die Biologie an ihrem Gegenstand ‚Leben‘ behandelt, gilt nicht als das Ganze des Gegenstandes. Der Biologie

kann insofern ein „reduzierter Lebensbegriff“ attestiert werden, wie dies etwa der Theologe Christoph Marksches vornimmt (2005, S. 8; vgl. Sanides-Kohlrausch, 2007, S. 204). Im Grunde lässt sich aber jeder einzelnen Wissenschaft ein solcher reduzierter Lebensbegriff zuschreiben, wenn ‚Leben‘ ein Begriff ist, dem sich keine einzelne Wissenschaft in seiner unreduzierten Form annehmen kann.

Ein Grund für die Position des Lebensbegriffs zwischen den Disziplinen ist seine außerwissenschaftliche Herkunft. ‚Leben‘ ist ein Konzept, das primär nicht aus der Methodik und Systematik einer einzelnen Wissenschaft entwickelt wird, sondern das die Wissenschaften in der Alltagssprache vorfinden und aus ihrer jeweiligen Perspektive beleuchten können. Angemessen erscheint es daher auch, auf alle strengen Definitionen durch eine Wissenschaft zu verzichten und das Konzept dort zu belassen, wo es herkommt: dem außerwissenschaftlichen, lebensweltlichen Bereich, in dem gerade seine Vieldimensionalität und unspezifische Attraktivität von Nutzen sein mag, z.B. für Werbezwecke (etwa im Claim der Bayer AG: *science for a better life*).

Das Leben ist in biologischen Untersuchungen als Phänomen und als Begriff immer schon vorausgesetzt und liegt vor jeder wissenschaftlichen Analyse bereits in sehr unterschiedlichen Beschreibungskontexten vor. Man könnte daraus mit Mathias Gutmann, Christine Hertler und Michael Weingarten schließen, dass „das Leben“ nicht der Gegenstand wissenschaftlicher, damit a fortiori biologischer Bemühung sein kann“ (1998, S. 122; vgl. Weingarten 1997). Man könnte darüber noch einen Schritt hinaus gehen und ‚Leben‘ als das weder inner- noch außerwissenschaftlich zu Erfassende, als das schlechthin Opake verstehen: als Begriff für das Unbegreifliche.

4. ‚Leben‘ als außerwissenschaftliches Konzept und als Begriff für das Unbegreifliche?

‚Leben‘ könnte insofern eine Stelle in der Sprache markieren, die für das gedanklich nicht voll zu Durchdringende einsteht. Lebend wäre dasjenige, in dem die Erkenntnissubjekte in einem umfassenden, über die Biologie hinausgehenden Sinne stecken. Das Leben könnte damit überhaupt nicht zum Gegenstand einer Wissenschaft werden. In wissenschaftlicher Analyse würde es seinen Charakter des Lebens verlieren. In diesem Sinne wäre ‚Leben‘ ein Grenzbegriff, der das Ende des begrifflich klar Erkennbaren markiert.

Bei Josef Simon heißt es: „Die Erfahrung des Lebens bedeutet die Erfahrung eines Gegenständlichen, von dem das Subjekt sich selbst nicht abzuheben vermag und demgegenüber es in seinem Selbstbegriff als rein ‚transzendentes‘ Denkvermögen scheitert“ (1973, S. 844). Die erkenntniskritische Kategorie des Lebens bezieht sich nach Simon auf „alles, was von den allgemeinen Begriffen des Verstandes her nicht aufzulösen ist. Es *soll* nicht aufgelöst werden, weil wir ein Bedürfnis haben, es ‚in seiner Art‘ als eine in empirischen Begriffen bezeichnete Einheit gegenüber dem Bedürfnis des Verstandes ‚bestehen‘ zu lassen“ (1991, S. 122). In der Verwendung des Lebensbegriffs äußert sich damit ein expliziter oder impliziter Verzicht auf Erkenntnismöglichkeiten; dieser Verzicht ist normativ in dem Begriff verankert.

Lebensphilosophisch würde auf diese Weise die Möglichkeit der Vergegenständlichung von Lebensphänomenen bestritten: Das Lebende existierte nach seinem eigenen, uns unbekanntem Gesetz; es entzöge sich unserem erklärenden Zugriff. Das Lebendige wäre als etwas konzipiert, das zwar diessseitig ist, das menschliche Erkenntnisvermögen aber übersteigt, dessen Begrenzung aufzeigen soll. So verstanden ist ‚Leben‘ also kein Gegenstand einer einzelnen Wissenschaft und auch nicht vieler Wissenschaften, sondern eine *erkenntnistheoretische* Kategorie. Sie bildet den zentralen Begriff einer „Semantik des Unbestimmten“, wie es Gerhard Gamm (2000) nennt.

Literatur

- Alexander von Aphrodisias (2004), *De anima*. In: Supplement to *On the Soul*, (Sharples, R.W.; Übers.) Duckworth, London
- Alexander, J. (1948). *Life. Its Nature and Origin*. Reinhold, New York.
- Aristoteles, *De anima* (Seidl, H.; Übers.) Meiner, Hamburg 1995.
- Aristoteles, Topik (Rolfes, E.; Übers.) Meiner, Hamburg 1995.
- Boyd, R. (1991) Realism, anti-foundationalism, and the enthusiasm for natural kinds. *Philos. Stud.* 61, pp. 127-148.
- Du Bois-Reymond, E. (1872) Über die Grenzen des Naturerkennens. In: *Vorträge über Philosophie und Gesellschaft* (Wollgast, S.; Hg.) Meiner, Hamburg 1974: pp. 54-77.
- Dupré, J., O'Malley, M.A. (2009) Varieties of living things: life at the intersection of lineage and metabolism. *Philosophy & Theory in Biology* 1, pp. 1-25.
- Dyson, F. (1988) *Origins of Life*, dt. *Die zwei Ursprünge des Lebens*. Rasch und Röhrling, Hamburg
- Emmeche, C. (1994) *Det Levende Spil. Biologisk form og Kunstigt Liv*, dt. *Das lebende Spiel. Wie die Natur Formen erzeugt*. Rowohlt, Reinbek
- Fernel, J. (1542/51) *De naturali parte medicinae*. Tornaesium & Gazeium, Leiden.
- Frey, C. (1995) Zum Verständnis des Lebens in der Ethik. In: *Konfliktfelder des Lebens. Theologische Studien zur Bioethik*. Vandenhoeck & Ruprecht Göttingen 1998: pp. 77-100.
- Gamm, G. (2000) *Nicht nichts. Studien zu einer Semantik des Unbestimmten*. Suhrkamp, Frankfurt/M.
- Gayon, J. (2010) Defining life: synthesis and conclusions. *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 40, pp. 231-244.
- Gerhardt, V. (2010) Kulturelle Evolution. Philosophische Anmerkungen zu einem nicht erst seit Darwin aktuellen Programm. In: *Evolution in Natur und Kultur* (Gerhardt, V., Nida-Rümelin, J.; Hg.) de Gruyter, Berlin: pp. 185-204.
- Goette, A. (1921) *Die Entwicklungsgeschichte der Tiere*. De Gruyter, Berlin.
- Gutmann, M. (2008) Tote Körper und tote Leiber. Der Umgang mit lebenswissenschaftlichen Sprachstücken. *Deutsche Zeitschrift für Philosophie* 56, pp. 73-96.
- (2011) *Leben und Technik*. In: *Lebenswelt und Wissenschaft. XXI. Deutscher Kongress für Philosophie, Kolloquienbeiträge (= Deutsches Jahrbuch Philosophie, 3; Gethmann, C.F.; Hg.) Meiner, Hamburg: pp. 123-145.*
- Gutmann, M., Hertler, C., Weingarten, M. (1998) Ist das Leben überhaupt ein wissenschaftlicher Gegenstand? Fragen zu einem grundlegenden biologischen

- Selbst(miß)verständnis. In: Was wissen Biologen schon vom Leben? Loccum-Protokolle 14/97, pp. 111-128.
- Hartmann, N. (1950) Philosophie der Natur. De Gruyter, Berlin.
- Hoffmeyer, J., Emmeche, C. (1991) Code-duality and the semiotics of nature. In: On Semiotic Modeling (Anderson, M., Merrell, F.; eds.) Mouton de Gruyter, Berlin: pp. 117-166.
- Janich, P., Weingarten, M. (1999) Wissenschaftstheorie der Biologie. Fink, München.
- Lukrez, (1994) De rerum natura (Büchner, K.; Übs.) Reclam, Stuttgart
- Markl, H. (1983) Wie unfrei ist der Mensch? In: Natur und Geschichte (Markl, H.) Oldenbourg, München: pp. 11-50.
- Markschies, C. (2005) Ist Theologie eine Lebenswissenschaft? Olms, Hildesheim.
- Maynard Smith, J. (1975) The Theory of Evolution. Penguin, Harmondsworth.
- Mayr, E. (1959) Where are we? Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, pp. 1-14.
- Morange, M. (2005) Les secrets du vivant. Contre la pensee unique en biologie. La Découverte, Paris.
- Morange, M. (2010) The resurrection of life. Origins of Life and Evolution of Biospheres 40, pp. 179-182.
- Muller, H.J. (1966) The gene material as the initiator and the organizing basis of life. Amer. Nat. 100, pp. 493-517.
- Paracelsus (1526-27) De vita longa. In: Sämtliche Werke, Abt. I., Bd. 3, Oldenbourg, München 1930: pp. 247-292; Übers. Sämtliche Werke, Bd. 3 (Aschner, B.; Übers.), Fischer, Jena 1930: pp. 120-168.
- Penzlin, H. (1994) „Leben“ – was heißt das? Biologen in unserer Zeit 6/94 (Nr. 415), pp. 81-86.
- Popa, R. (2004) Between Necessity and Probability. Searching for the Definition and Origin of Life. Springer, Berlin.
- Quarantotto, D. (2010) Aristotle on the soul as a principle of biological unity. In: Was ist ‚Leben‘? Aristoteles’ Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben (Föllinger, S.; Hg.) Steiner, Stuttgart: pp. 35-53.
- Ruiz-Mirazo, K., Peretó, J., Moreno, A. (2004) A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution. Origins of Life and Evolution of Biospheres 34, pp. 323-346.
- Sanides-Kohlrausch, C. (2007) Zur Reichweite des von der Soziobiologie vertretenen Evolutionsmodells für die Sozialwissenschaften. In: Evolution. Modell, Methode, Paradigma (Asmuth, C., Poser, H.; Hg.) Königshausen & Neumann, Würzburg: pp. 181-205.

- Schark, M. (2005) *Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie*. De Gruyter, Berlin.
- Simmel, G. (1913) *Das individuelle Gesetz*. In: *Das individuelle Gesetz* (Landmann, M.; Hg.) Suhrkamp, Frankfurt/M. 1987: S. 174-230.
- Simon, J. (1973) *Leben*. In: *Handbuch philosophischer Grundbegriffe* (Krings, H., Baumgartner, H.M., Wild, C.; Hg.), Studienausgabe, Bd. 3, Kösel, München: pp. 844-859.
- (1991) *Subjekt und Natur. Teleologie in der Sicht kritischer Philosophie*. In: *Die Struktur lebendiger Systeme* (Marx, W.; Hg.) Klostermann, Frankfurt/M.: pp. 105-132.
- Valéry, P. (1900-45) *Bios*. In: *Cahiers/Hefte*, Bd. 5 (Köhler, H., Schmidt-Radefeldt, J.; Hg.) Fischer, Stuttgart 1992: pp. 231-293.
- Toepfer, G. (2011) *Historisches Wörterbuch der Biologie. Geschichte und Theorie der biologischen Grundbegriffe*, 3 Bde. Metzler, Stuttgart.
- Voigt, U. (2010) *Von Seelen, Figuren und Seeleuten. Zur Einheit und Vielfalt des Begriffs des Lebens bei Aristoteles*. In: *Was ist ‚Leben‘? Aristoteles: Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben* (Föllinger, S.; Hg.) Steiner, Stuttgart: pp. 17-33.
- Weingarten, M. (1997) *Was ist der Gegenstand biologischer Forschung: das Leben oder der Organismus?* In: *Repräsentatio Mundi. Festschrift zum 70. Geburtstag von H.H. Holz* (Klenner, H., Losurdo, D., Lensink, J., Bartels, J.; Hg.) Dinter, Köln: pp. 503-526.
- Weismann, A. (1884) *Über Leben und Tod*. In: *Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen*. Fischer, Jena 1892: S. 123-190.
- Wilson, R. A., Barker, M.J., Brigandt, I. (2007) *When traditional essentialism fails*. *Philosophical Topics* 35, pp. 189-215.
- Woltereck, R. (1919) *Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren*, Bd. 1. *Morphologische, entwicklungsgeschichtliche und physiologische Variations-Analyse*. Francke, Bern.

Addresses for correspondence:

Georg Toepfer
Zentrum für Literatur- und Kulturforschung
Schützenstraße 18
D-10117 Berlin
Tel.: +49 (0)30 201 92 176
Fax: +49 (0)30 201 92 154
Email : toepfer@zfl-berlin.org

Towards the System Heuristics of Paul Weiss

Manfred Druck

Abstract. “[T]here is no phenomenon in a living system that is not molecular, but there is none that is only molecular, either.” – This sentence summarizes the system approach of the influential biologist Paul Weiss. The Austro-American started his research in the *Biologischen Versuchsanstalt* in Vienna, where he focused on problems in developmental biology. His PhD thesis, however, was in the field of animal behaviour. Research on the resting postures of butterflies led him to introduce his system approach, which was developed further in later years. As an experimental biologist he did not develop a system theory in a narrower sense, but used the system approach as a heuristic tool to structure his laboratory work and to explain his results. Using this approach, he sought basic characteristics of living systems. Some of his ideas have re-appeared in discussions of recent biology, sometimes with different labels, e.g. downward causation. His field concept also continues to be a topic in current developmental biology. This paper provides an overview of some important concepts of Weiss together with experiments that led to his system approach. A concise theoretical framework of his approach is still a desideratum.

Introduction

In conjunction with the topics of our workshop – life, individual, and system – the ideas of Paul A. Weiss (1898–1989) are highly relevant. He developed a system approach within biology in order to deal with experimental evidence of phenomena in living organisms, mostly in morphogenesis. His heuristics helped him to tackle the problem of (dynamic) organisation – a prime concern for biologists (Weiss 1970a) – on various levels from molecules to whole organisms and beyond. Organization is what makes an organic system special (1971:26). Following Weiss, the question whether something is alive or dead is directly connected to organisation: “What has been lost [after death] are some of the specific kinds of combinations and constellations in which the fragments had existed in the living cell and which are vital for those specific interactions on which the integral existence of the cell depends.” (Weiss, 1961:4)

There is probably little dispute when recognizing the organism as a prime example for a system (Weiss, 1959:9). In fact, there is a renaissance of system thinking in biology today, very often starting with the interactions of the smallest parts (molecules). Weiss’s view is different because it had another starting point and perspective than molecular biology – a label introduced by Weiss (1970b:53) himself at the U. S. National Research Council, together with cellular biology, genetic biology, developmental biology, regulatory biology, and group and environmental biology (Weiss, 1953:727). There is some irony when comparing the intention of his division with recent industrialized research: The value Weiss saw in his categorization was to shift emphasis “from technical specialities to focal problems” (Weiss, 1953:727).

Weiss, however, was not dogmatic with regard to either reductionism or holism. The molecules are relevant. Nonetheless, the notion of a system is also central to his thinking, and he viewed this differently than today’s systems biology. As the different approaches ultimately should be united, there is good reason to revise his ideas in the light of today’s approaches.

The experimental biologist Paul Weiss, who liked to point out that he was educated in engineering and biology (e.g., Weiss, 1967), worked primarily in the fields of developmental biology and neuroscience. Importantly, he introduced several far-reaching attempts to explain the empiric data. This makes his considerations also important for theory formation in biology. The starting point for Weiss’s system heuristics were behavioural studies and embryology. The following sections illustrate his path to a system understanding in biology. Some key experiments and concepts will help to underline the system heuristics of Weiss.

Butterfly behaviour – the origin of Weiss’s system thinking

Weiss started his experimental work in the *Biologische Versuchsanstalt* (Institute for Experimental Biology), or popularly “*Prater Vivarium*”. In his PhD thesis he contradicted Jacques Loeb’s theory of tropism in animals, which appeared to be purely mechanistic. Mechanistic here refers to the combination of an analytico-summative approach together with physicalism, determinism, reactivism (Drack et al., 2007:351) and lets the animal appear as a mere stimulus-response machine. Weiss instead introduced a system concept of the organism (Weiss, 1925; English translation: Weiss, 1959).

What led Weiss to this system notion were the results of experiments on the resting postures of butterflies. He investigated their response to light(s) and gravity. These external factors, vectors as it were, were arranged in different combinations of directions and intensity. The orientation of the butterflies was measured and compared to the effects the external cues would have on an idealised machine-like organism.

His investigation showed that the organisms did not behave in a mechanistic way. The movements exhibited quite some plasticity: The organisms „are determined only for a certain general mode of motion; in detail, however, their motions are able to adapt themselves to the circumstances prevailing at each movement, which of course, would be wholly impossible in the case of a strictly mechanical stereotypism.” (Weiss, 1959:3)

These considerations led him to come up with a definition of the term system: “A system may therefore be defined as any complex which tends to retain its constancy as a whole relative to the outer world during and not withstanding the changes taking place in its parts.” (Weiss, 1959:8) He basically uses the same crucial characteristic in a definition almost five decades later: A system is “a complex unit in space and time so constituted that its component subunits, by ‘systematic’ cooperation, preserve its integral configuration of structure and behaviour and tend to restore it after non-destructive disturbances.” (Weiss, 1971:14)

In today’s terminology, something would then be a system in Weiss’s sense when it is robust. A unit consisting of parts is a system when it is robust. The notion of a system comes together with the notion of hierarchy. This again is illustrated via the behaviour of a system: The “fixation of a unitary reaction always takes place in its next lower units, no matter how complex and plastic in themselves the latter may be.” (Weiss, 1959:12) As the system reaction can only be investigated on the level of the whole system, this clearly indicates that the unit has to be investigated as a whole in order to find laws governing its behaviour.

Developmental biology beyond molecules

The further conceptual considerations of Weiss – mostly resulting from developmental biology – are in line with the system notion resulting from behavioural studies. It is not merely the molecules that determine the behaviour of a system in a microprecise way. What he terms “microdeterminism” refers to the idea that macroscopic phenomena are determined by events on the microlevel (Weiss, 1970b:71-73). Within his system approach, he instead introduces the concept of “macrodeterminacy,” which is with regard to the direction of causation diametrically opposed to microdeterminism, and works from the whole towards to the parts. Macro-determinacy refers to “order in the gross with freedom in the small,” which is, according to Weiss, the prime feature of any system (Weiss, 1972:49). Put differently, determinacy can be found in the gross (i.e., all higher levels in living systems) despite indeterminacy in the small (Weiss, 1970b:74). This also allows searching for laws of higher order, not taking into account all the single events on the next lower levels of a system’s hierarchy.

Weiss illustrates this issue with examples on different levels of organisation. One of them is the arrangement of mitochondria in a spermium. The positions and shape of the single mitochondria appear to be quite well ordered when investigated at low magnification. Under higher magnification, however, each mitochondrion is individually different from the others (Weiss, 1970b:66ff.).

I would like to further illustrate this by the following text, which is not from Weiss: “The phanmnneal pweor of the hman mnid, aoccdrnig to a rscheearch at Cmabrigde Uinervtisy, it deosn’t mtttaer in waht oreodr the ltteers in a wrod are, the olny iprmoatnt tihng is taht the frist and lsat ltteer be in the rghit pclae. The rset can be a taotl mses and you can sitll raed it wouthit a porbelm. Tihis is bcuseae the huamn mnid deos not raed ervey lteter by istlef, but the wrod as a wlohe. Amzanig huh? yaeh and I awlyas tghuhot spleling was ipmorantt!”
<http://www.dyslexia.tv/definition/experince_dyslexia.htm> Now, the content is probably made up and it is not directly comparable to biological systems. Nonetheless, it admirably demonstrates the point that regardless of changes in the parts, the whole text still shows recognizable order on the next higher level.

Back to Weiss: The larger variance in the parts compared to the next higher order unit is also evident in development, i.e. over the course of time. In embryogenesis, different areas in the developing organism can be distinguished. These areas can remain more or less in place over time. Nonetheless, parts within such areas (such as single cells) can change their position quite drastically and move to different positions in different embryos. The variance of the position of the single parts is higher than the variance of the position of the next higher level of the system (Weiss, 1973:21). “Considering the cell as a population of parts of various magnitudes, the rule of order is objectively described by the fact that *the resultant behaviour of the population as a whole is infinitely less variant from moment to moment than are the momentary activities of its parts.*” (Weiss, 1961:6)

This observation shows that the organism is not a rigid machine; rather, everything seems to be in a dynamic change. The desire to find laws concerning the order of such dynamics motivates further experimental and theoretical investigations: “It is an order of relations rather than of fixed positions. Lacking a static foundation and barring sham explanations by extraneous vital agencies, we evidently must seek the source of this order in the *population dynamics* of the cellular constituents of various magnitudes.” (Weiss, 1961:7).

The notion of higher variance in the parts than in the whole is reflected by the only mathematical expression Weiss used in his general theoretical considerations. The inequality $V_s \ll v_a + v_b + v_c \dots v_n$ denotes that the variance in the whole system (S) is much smaller than the sum of variances in the parts ($a, b, c, \dots n$). The variance goes beyond mere position in space. It can be thought of for different variables. In fact, Weiss thought about summing up all the variances of physical and chemical variables (e.g., Weiss, 1973:40f).

This description is the basis for concepts that might help in explanations. The above-mentioned microdeterminacy is broadly equivalent to what is today called bottom-up causation, and macrodeterminacy to top-down causation. Both concepts are relevant in biology, as expressed in the following sentence: “[T]here is no phenomenon in a living system that is not molecular, but there is none that is only molecular, either.” (Weiss, 1970b:53) Hence, the whole unit or system has to be considered experimentally and theoretically. On the level of the cell, this means that its overall architectural design “cannot be explained in terms of any underlying orderliness of the constituents”, and “the overall order of the cell as a whole does not impose itself upon the molecular population directly, but becomes effective through intermediate ordering steps, delegated to subsystems, each of which operates within its own, more limited authority.” (Weiss, 1970b:65ff).

Note, however, that the cell can also be a subordinate part, whereby the higher level as a whole determines the cell’s performance. In this manner, the structure of an organ can determine the arrangement of cells, and not the other way round (Weiss, 1929:550). Regeneration experiments also show that the role of the single cell is secondary to the formation of higher-order parts (Weiss, 1929:552).

A catchy analogy is an arch or vault built of single bricks. It can only persist as a whole, and the arrangement of the bricks is determined by the next higher level. Furthermore, this analogy points to the way of production. A vault cannot be built by putting one brick next to the other. A temporary supporting framework is required for a vault to be built. Thus, it cannot be “synthesized from the parts” alone, and “the organism with its reactions is analogous to the vault.” (Weiss, 1959:11) The principle “*omnis organisatio ex organisatione*” denotes that, definitely in all living systems we know of, all organisation stems from something organised (Weiss, 1926:23). As an aside: This of course leads to questioning those models of “the origin of life” that are based on mere successive accumulation of parts (Weiss, 1970b:132ff).

The organism, however, can, according to the distinction of Weiss, behave as a system in one respect and appear mechanistic in another: “First, one cannot escape the conclusion that the organism (in its development and functions) reacts as a unitary whole. Second, one cannot ignore the fact that in spite of this recognized unitary wholeness, a great number of processes in the organism can be explained as a fixed linear sequence of components processes, i.e., through mechanisms. These two facts have to be reconciled now.” (Weiss, 1959:12). The question whether a certain phenomenon is mechanistic or not must be investigated empirically. In his early investigations on regeneration, Weiss attempted to determine the influence of the organism as a whole on the regeneration events; whether regeneration is a process relying on local or global cues (Weiss, 1923). This illustrates the methodical approach of Weiss, in which he did not dogmatically claim either a system (organismic) reaction or a mechanised reaction, but rather performed experiments to decide the question. Heuristically, however, he started from the assumption that the whole system could potentially be involved.

This heuristics is also implicit in a diagram he used very often in his later writings and which seems to have appeared for the first time in 1950: the “Chinese boxes diagram” (Weiss, 1950:190; Fig. 1 in Rosslenbroich, this issue). The main point of this diagram is that arrows, which indicate determination, head in both directions: from gene to chromosome, nucleus, cytoplasm, tissue, organism and environment and vice versa. Potentially, each layer is influenced by all other layers, from both directions, upwards and downwards. Clearly, not all connections are established. Nonetheless, in his heuristics, Weiss starts by assuming that all connections or determinations are established. The second step involves determining which arrows are supported by empirical evidence. “Theoretically, any one of these systems can be affected only through the medium of the systems of the next higher and next lower orders. Each layer of the diagram, therefore, is potentially a filter and transformer for actions and agents that penetrate it. Some, like radiations, may pass through relatively unaltered, while others may be profoundly changed in transit. [...] Furthermore, as each one of the series of shells of this diagram must be viewed as a potential originator, as well as receiver [...]” (Weiss, 1950:190) Here, a warning is also pronounced to “keep us on guard against oversimplified concepts regarding the directness of effects of ‘gene substances’ on peripheral characters, and conversely, of peripherally applied substances upon genes.” (Weiss, 1950:191)

The Chinese boxes diagram raises the question what kind of determinations the arrows symbolise. In fact the arrows illustrate different kinds of influences. Weiss points to the “polytonic” modality of living systems: In contrast to “monotonic” systems – where only a single modality of dynamics plays a role – living systems are “polytonic,” including modalities such as cohesive forces, electric charge distribution, temperature gradients, or interaction of disparate chemical processes (Weiss, 1971:16f). Other modalities are conceivable as well. It is a task for research to find the modalities that play a role in different phenomena.

These considerations are not merely theoretical. Weiss was, for instance, interested in mechanical stress as a factor in development. He used tissue cultures to actually investigate the influence of mechanical stress on growth. In one experiment he used blood plasma as a medium, which formed a thin film or membrane spanning the edges of a small glass frame; the same surface tension effect is used when producing soap bubbles. The shape of the frame (triangular, rectangular) determines the mechanical stress distribution in the medium. On this thin film, embryonic connective tissue cells were explanted and cultivated. The cells grew fastest in the areas where the stress was highest and also in line with the direction of the stress. The growing cells, however, were not directly affected by the mechanical stress. Rather, the molecules in the medium were aligned according to the pattern of stress and formed tracks which the cells could use to migrate (Weiss, 1969:450ff). Mechanical stress is a factor that he also investigated in other studies. The formation of scleral cartilage was studied directly in the embryo. Applying tension by folding the cartilage results in an orientation of the cells according to the pattern of tensions. Pricking of embryonic eyes (which reduces the volume and pressure of the vitreous body) leads to thicker sclerae than normal, as the cartilage is not under mechanical stress (Weiss and Amprino, 1940).

The multi-causal processes that Weiss refers to clearly entail epistemological questions. How can science progress when focusing on single factors in experiments out of a web of dynamics in nature? According to Weiss, nature is a continuum of hierarchically organized systems. "Nature appears to us no longer as a bundle of causal chains but as a hierarchy of systems operating according to the rules of multivariant network dynamics, in which certainty has had to give way, in some measure, to probability." (Weiss, 1970c:929) Besides probability, how can we deal with this notion, where every phenomenon has a context or background, and our goal is to learn about cause-effect relationships in empirical research?

Without going into philosophical discussions, Weiss offers the following definition: "[A]ll so-called causes refer to negative observations; a cause is a phenomenon without which an expected correlated change in nature would not take place." (Weiss 1978) In other words: A change in the state of a system (an effect) would not have occurred in the absence of a change in the state of nature outside the system (a cause). As this cannot be turned around into a positive inversion, the cause-effect relationship has a pure negative connotation. (Weiss, 1970c:929) A positive assertion would need to take into account the whole setting of a phenomenon. Weiss's notion closely resembles the recent counterfactual dependence/difference-making accounts of causation.

This is the same type of reasoning also found in gene knock out or cutting out experiments. We can decide whether a certain gene is relevant for a certain phenomenon. Such experiments, however, reveal nothing about the context or the conditions under which such cause-effect relations can act.

Another kind of experiment that was important for Weiss was transplantation experiments along with regeneration experiments. For instance, he investigated

the development of regeneration blastemas of the tail that were transplanted to sites close to the fore limb (Weiss, 1969:474ff). Newts developed another, accessory, fore limb, whereas lizards developed a tail at the site of the fore limb. Such investigations led him to introduce a field concept (Weiss, 1967:237f). “The term ‘field’ has been created to emphasize that the pattern of the activities of the whole is not, and cannot be, arrived at by piecing together the individual activities of its constituent parts, but that, on the contrary, the activities of the parts are specifically directed and controlled by the conditions of the whole system.” (Weiss, 1935:654) In an early publication, Weiss points out the following properties of a field:

1. Every field has axial structure, which leads to hetero-polarity [*Heteropolarität*] in at least one axis.
2. When material is separated from a field-bearing system, the field is contained in the remainder in its typical structure.
3. When unorganized but organizable material meets a field area, then it is included.
4. The field components are different according to their directions. When two fields are brought together they can add up or result in a mixed field, depending on their orientation.
5. A field has the tendency to take up and incorporate equivalent fields from its surroundings.

(Weiss, 1928:1570; Drack et al. 2007)

The field concept goes through some variations in later writings, where e.g. the axial structure no longer plays a role (Weiss, 1970b:40), but remains an important concept for describing biological phenomena. It is a descriptive tool for effects without any deeper theoretical or practical investigations on the nature of such fields. This also distinguishes his notion from other more metaphysical interpretations. Time will tell whether the field concept ultimately turns out to be useful or not. It is, however, not outdated (Gilbert et al., 1996, cf. also Sonnenschen and Soto 1999). The field concept points to the importance of spatial arrangement and coordinated behaviour determined from top down. If one wants to understand the dynamic organisation of an organism, then dealing with scalar quantities on the molecular level (such as concentration) has to be complemented by vector quantities in space.

Conclusion and outlook

How organisation comes into place in living organisms and how it is maintained is still a largely unknown. Importantly, this issue is largely unreflected, both in experiment and theory – one could refer to this as the Phoenix problem (cf. Weiss, 1970a:161f). Weiss offers some promising paths for gaining a better understanding of organisation and opens a wide field of questions for further research.

To reach that goal, concepts need to be developed further. Certain concepts of other authors seem to be in line with Weiss's ideas and, knowingly or not, they are developing those ideas further. The concept of "boundary conditions" by Polanyi (1968), in which the potentials of subsystems on various levels are restricted, fits well to the Chinese boxes scheme of Weiss and the canalisation of lower-level performances by higher levels in the system. Weiss (1970b:64,85) actually recognized Polanyi's considerations as crucial. For Riedl the Chinese boxes scheme of Weiss was very important (personal communication). His layer model (Riedl, 2000:229) can be seen as an extension of the Chinese boxes. In certain respects, e.g. the important but not primary role of the genome, Noble's (2006) ideas are very much in line with the thoughts of Weiss. Further research on how all these concepts fit together and how they can be extended and applied would be fruitful.

The methods should also be developed further, for example when acknowledging Weiss's polytonic modality: How can we learn, by means of experiments, which factors play a role for a particular phenomenon and which do not? What techniques are required to answer such questions? Apart from physical experiments, the use of thought experiments might also be useful. For certain questions, Weiss used the analogy of a factory to a cell (Weiss, 1970b:64), but without advocating mere machine thinking in biology. Hence, the analogy to man-made systems and living systems can be useful in certain regards.

The concepts and methods of Weiss also raise epistemological questions. For instance: What does macrodeterminacy mean exactly and what does it entail? Or: How can the different factors acting at once be bound together when they are of different kinds? How can we account for "effects" that may be "caused" by a combination of e.g. chemical reactions and mechanical forces?

This also calls for raising questions about the basic assumptions on which the concepts and methods rest. Weiss was neither a holist nor a reductionist and not dogmatic in either direction. In fact, his desire was to overcome such polarisation; the either/or positions would not fit with his system thinking anyway. "In building the bridge over the gap between the biological and the molecular levels, it is imperative that the workers proceeding from either end keep the other end clearly in view." (Weiss, 1949:475) Most definitely, he was sceptical about an either/or thinking: "The bridge from the organismic to the molecular level can only be built by securing this missing information, and not by simply couching biological statements in physico-chemical terminology." (Weiss, 1949:475)

The system approach of Weiss can help us get closer to tackling the issue of organisation. His concepts and methods should be adapted and if necessary revised with regard to today's knowledge and tools – by scientists as well as philosophers. Weiss used the system approach as a heuristics. A concise theory is still a desideratum.

Acknowledgements

Thanks go to Prof. Jürgen Bereiter-Hahn for his kind invitation to the Workshop „Grundbegriffe einer Organismustheorie: Leben – Individuum – System“, held in Geisenheim (Germany) from 10-12 November 2011, to give a talk on the ideas of Paul Weiss. Thanks also go to Anders Strand for pointing to recent discussions on causation. The here presented research on Paul Weiss was funded by the Austrian Science Fund (FWF): P22955-G17.

References

- Drack, M., Apfalter, W., Pouvreau, D. (2007) On the Making of a System Theory of Life: Paul A Weiss and Ludwig von Bertalanffy's Conceptual Connection. *Q. Rev. Biol.* 82, pp. 349–373.
- Drack, M., Wolkenhauer, O. (2011) System approaches of Weiss and Bertalanffy and their relevance for systems biology today. *Semin. Cancer Biol.* 21, pp. 150–155.
- Gilbert, S. F., Opitz, J. M., Raff, R. A. (1996) Resynthesizing evolutionary and developmental biology. *Developmental Biology* 173, pp. 357–372.
- Noble, D. (2006) *The Music of Life*. Oxford University Press, Oxford.
- Polanyi, M. (1968) Life's Irreducible Structure. *Science* 160, pp. 1308–1312.
- Riedl, R. (2000) *Strukturen der Komplexität*. Springer, Berlin.
- Sonnenschein, C., Soto, A. M. (1999) *The Society of Cells: Cancer and Control of Cell Proliferation*. Bios Scientific Publishers, Oxford.
- Weiss, P. A. (1923) Die Regeneration der Urodelenextremität als Selbstdifferenzierung des Organrestes. *Die Naturwissenschaften* 11, pp. 669–677.
- (1925) Tierisches Verhalten als „Systemreaktion.“ Die Orientierung der Ruhestellungen von Schmetterlingen (*Vanessa*) gegen Licht und Schwerkraft. *Biologia Generalis* 1, pp. 165–248+278ff. Translated in: Weiss (1959).

- (1926) *Morphodynamik: Ein Einblick in die Gesetze der organischen Gestaltung an Hand von experimentellen Ergebnissen. Abhandlungen zur theoretischen Biologie*, Volume 23. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- (1928) *Morphodynamische Feldtheorie und Genetik. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*, Supplement 2, pp. 1567–1574.
- (1929) *Erzwingung elementarer Strukturverschiedenheiten am in vitro wachsenden Gewebe. Die Wirkung mechanischer Spannung auf Richtung und Intensität des Gewebewachstums und ihre Analyse. Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen* 116, pp. 438–554.
- (1935) *The so-called organizer and the problem of organization in amphibian development. Physiological Reviews* 15, pp. 639–674.
- (1949) *Growth and differentiation on the cellular and molecular levels. In: Proceedings of the 6th International Congress of Experimental Cytology (Caspersson, T., Monné, L., eds.) Academic Press, New York: pp. 475–482.*
- (1950) *Perspectives in the field of morphogenesis. Q. Rev. Biol.* 25, pp. 177–198.
- (1953) *Medicine and society: The biological foundations. Journal of the Mount Sinai Hospital* 19, pp. 716–733.
- (1956) *The Compounding of Complex Macromolecular and Cellular Units into Tissue Fabrics. Proceedings of the National Academy of Sciences* 42, pp. 819–830.
- (1959) *Animal behavior as system reaction: Orientation toward light and gravity in the resting postures of butterflies (Vanessa). General Systems: Yearbook of the Society for General Systems Research* 4, pp. 1–44. (English translation of Weiss, 1925)
- (1961) *From Cell to Molecule. In: The Molecular Control of Cellular Activity (Allen, J. M., ed.) McGraw-Hill, New York: pp. 1–72. Reprinted in: Weiss, P. A. (1968) Dynamics of Development: Experiments and Inferences. Academic Press, New York: pp. 24–95.*
- (1967) *Research in Retrospect: An Autobiographical Sketch. In: Reflections on Biological Research (Gabbiani, G.; ed.) Green, St. Louis: pp. 237–247. Reprinted in: Weiss, P.A. (1971) Bio-Medical Excursions: A Biologist's Probings into Medicine. Hafner, New York: pp. 3–10.*
- (1969) *Principles of Development. Hafner, New York. (Facsimile of 1939 ed.)*
- (1970a) *Whither Life Science? American Scientist* 58, pp. 156–163. Reprinted in: Weiss, P. A. (1971) *Bio-Medical Excursions: A Biologist's Probings into Medicine. Hafner, New York: pp. 11–18.*
- (1970b) *Life, Order, and Understanding: A Theme in Three Variations. The Graduate Journal, Volume 8 supplement. University of Texas, Austin.*

- (1970c) Depolarisation: pointers to conceptual disarmament. *Studium Generale* 23, pp. 925–940.
- (1971) The basic concept of hierarchic systems. In: *Hierarchically organized systems in theory and practice* (Weiss, P. A., ed.) Hafner, New York: pp. 1–43.
- (1972) Fundamentals of systems causality in nature. *Proceedings of the international congress of cybernetics*, Oxford, England: pp. 39–50.
- (1973). *The Science of Life: The Living System – a System for Living*. Futura, Mount Kisco, New York.
- 1978) Causality: linear or systemic? In: *Psychology and biology of language and thought* (Miller, G. A., Lenneberg, E., eds.) Academic Press, New York: pp. 13–26.

Weiss, P. A., Amprino, R. (1940) The effect of mechanical stress on the differentiation of scleral cartilage in vitro and in the embryo. *Growth* 4, pp. 245–258.

Addresses for correspondence:

Department of Theoretical Biology
University of Vienna
Althanstrasse 14
1090 Wien
Austria.
Tel: +43 1 4277 56706
Fax: ++43 1 4277 9567
E-mail: manfred.drack@univie.ac.at

Life, Organism or System?

Some methodological reconstruction concerning biological individuals

Mathias Gutmann

Abstract. The question how to determine biological individuals is one of the most intriguing problems of biology, a question which is usually answered with reference to concepts of either “life”, “organism” or “system”. A methodological reconstruction of the underlying logical grammar of these biological theory-particles shows, that the resulting conceptual differences have some severe impact on the definition of the term “individual”. Two dimensions of the concept of biological individuals are elaborated, which are often confounded by dealing with the term “individual” as an expression belonging to a biological object-language. The first dimension is the description-relativity of individuals in terms of the respective language of description and the constitutive models for the functional structuralisation of biological objects. The second dimension refers to a categorical use of

“individual”, which can be explicated in terms of particulars conceptualized *as* individuals. By confounding both dimensions, a *scheinproblem* is generated, which deals with a methodological problem in terms of empirical research.

Introduction

The terms “organism” and “life” are nowadays often used as synonym: stating “A is alive” seems to make no fundamental differences to stating, “A is an organism”. This leads to a further, widely accepted characterization of “life” by referring to certain features which are assumed to be original and peculiar features of living units i.e. organisms:

“These properties of living organisms give them a number of capacities not present in inanimate systems: A capacity for evolution, a capacity for self-replication, a capacity for growth and differentiation via a genetic program, a capacity for metabolism (the binding and releasing of energy), a capacity for self-regulation, to keep the complex system in steady state (homeostasis, feed-back), a capacity (through perception and sense organs) for response to stimuli from the environment, a capacity for change at two levels, that of the phenotype and that of the genotype.” (Mayr 1997: 22)

This list is comprehensive: even if not all tokens are to be ascribed to each and every instantiation of “living matter”, it surely covers most of the cases naturalists are usually confronted with. The list even allowed a more liberal reading by demanding only, that there should be some – perhaps the (biologically consensually) most relevant – tokens be applicable and thus the well-known differences between “plants” and “animals” can be expressed in reference to the respective combination of items that are attributed. Considering e.g. something to be a plant will obligatively include “metabolism” and “development” but only facultatively “locomotion” or “having a nervous system” etc. From this point of view then, “organisms” are just a specific kind of things which have a certain property that is called “life”. By asking now what exactly is the meaning of “life” we run into a well-known problem, which was the matter of dispute in biology for a long time and dominated the fundamental theoretical discourse thoroughly²⁸. If we, accordingly, assumed, that “life” refers like standard expressions of an object level (such as “table”), we are actually inviting a vitalist’s understanding of something in nature, that makes organisms what they are and what discerns them from other kinds of beings. If we on the other hand, assumed that life is nothing else than the combination of some tokens written down in our list given above, organisms seem to become reduced to such mechanisms that actually generate metabolisms, locomotion of sensation etc. In this case, “living matter” is just the specific form

²⁸ Namely by juxtaposing animistic or vitalist against mechanistic concepts.

of organization that discerned organisms from other (“in-animate”) things in the world, so that a reductionist research program became reasonable. In Crick’s words:

“The ultimate aim of the modern movement in biology is in fact to explain all biology in terms of physics and chemistry.” (Crick 1966:10)

However this may be, the simple fact remains that even this extreme position refers to some understanding of living entities, an understanding that at least pre-defines the scope of what has to be reduced to physics and chemistry:

“What, then, are the minimum requirements for living organisms? First, we certainly need growth, if only as a necessary prelude for replication. This implies that there is available a source of free energy (in the thermodynamic sense) - in the last analysis this is provided by sunlight. The organism must be an “open system” into which chemicals flow and from which other chemicals flow out again, so that it can obtain both the atoms and the energy needed for synthesis. The organism must be able to metabolize, using raw materials for its own synthetic ends, so that it can build up the molecules it needs in order to maintain itself and reproduce in a hostile world. Next, it must have some device for ensuring that its descendants, in their important features, are “identical” with itself.” (Crick 1966:9)

The list resembles of course that of Mayr’s; and again we find the expression “living” to qualify “organisms” – which are here referred to “system” – the third concept under investigation. As these three terms are core expressions, which structuralize biologic semantics I am proposing a constructivist approach of protobiological reconstruction, focusing exactly on these terms. This reconstruction provides at least in principle some perspectives on the problem of “biological individuals”.

Life and living entities

When asking himself for “what is time”, Augustinus describes his problems as follows:

“Quid est ergo tempus? si nemo ex me quaerat, scio; si quaerenti explicare velim, nescio. fidenter tamen dico scire me, quod, si nihil praeteriret, non esset praeteritum tempus, et si nihil adveniret, non esset futurum tempus, et si nihil esset, non esset praesens tempus. duo ergo illa tempora, praeteritum et futurum, quomodo sunt, quando et praeteritum iam non est et futurum nondum est?” Confessiones XI, 117

Very obviously we are in a similar situation by asking for a definition of “life” – and it seems to be useful to avoid the noun here (as it proved to be useful in the case of time and space – see Janich 1980 & 1989) and to start with the predicative use. The predicative scheme is similar to “standard” examples such as “x is red” and indeed by stating, “x is alive” we are at the same time determining that “x is not dead”. According to Gutmann (2012), the underlying logical grammar is that of a determining predicate²⁹, which allows us to assume the synonymy with statements such as “x is a living entity”. However, in order to explicate the verbal expression “to live” we have to refer to other activities and actions and thus we follow the path laid by Aristotle (in *peri psyches*), who defined living entities as natural units, being capable of “growing and withering away”, “nurturing itself”, “moving”, “perceiving” etc. These activities are those of the entities themselves, which is underlined by the reflexive structure of the statements. Interpreting now the statements on living entities ontologically, we would end in a typical three-stage-ontology, which rules even some of the most recent approaches on life (s. Thompson 2008), including plants, animals and humans (see e.g. Plessner 1975). Accordingly, plants may be explicated as predominantly “growing”, animals as being able to move and having sensations and finally humans of being able to speak and to think.

There is nevertheless a second line of argument, provided by Aristotle in the same text, by comparing living entities as examples of natural units and tools as examples of artifacts. The natural entity is described in terms of means and ends, a description, which allows to determine the usefulness of a body. If we understood this comparison ontologically, we would be forced to assume the existence of aims and purposes in nature. These aims then were instantiated exactly by the activities of the living entity given in terms of instincts.

However, from a constructivist point of view, a solution of our puzzling ontological problem is possible: by asking “what is life” the most appropriate answer would be “a word”. And this word is used as a term of reflexion (*Reflexionsbegriff*), which does not have a reference as expressions gained by abstraction (e.g. “table” or “ball”). “Life” then is the name of an open list of items, which are used to characterize certain entities (living entities). As such, “life” has the same methodological status as e.g. “space” or “time” (for further reading s. Janich & Weingarten 1999). But this solution implies a differentiation, which is very often ignored – and this ignorance is one of the reasons for the rash identification of “living entities” and “organisms”: By dealing with living entities we are referring to everyday lifeworld knowledge and knowhow, by dealing with organisms, we are

²⁹ In contrast to the determining use, we find the modifying use of predicates – e.g. by stating the liveliness of an impression of something on somebody. In this case it is the impression itself that is supposed to be lively. Thus, the synonymy we showed in terms of determining predicates breaks down: stating that “melody A makes a lively impression on Z”, is not primarily a statement about A but about the evaluative relation between A and Z (for further reading s. Gutmann 2011).

referring to a standardized scientific language. In both cases, the term “life” then (understood as a term of reflexion) has a specific meaning: in the first case we refer to a non-scientific praxeological description of living entities and their features and capabilities and in the second case, we refer to scientific structuralisations of these entities (s. Gutmann 2002 & 2012).

What is an Organism?

The functionalist reading of Aristotle can be developed into a full-fledged constructivist introduction of the term “organism”.

We will start with this introduction by referring to everyday lifeworld knowledge and knowhow that is embodied in well known practices such as breeding animals and cultivating plants – and it is this practical context in which we gain our knowhow (and knowledge) on the properties, features and potentials of the respective pieces of nature. Whatever pieces of nature we are dealing with, it is our interaction with them, that allows us to determine their so-being. Following this pragmatist line of argumentation, nature is not furnished with entities, that are equipped with certain properties which finally (and surprisingly adequate) match our needs. Dealing with something means strictly to deal with something³⁰ “as something”, where the “...as something” term determines the form and structure of practice, which mediates our knowledge about the respective things³¹. But “mediation” is a double-barreled process as it does not just reveal properties of something in reference to our action and the means we are applying; at the same time, specific resistancies become observable, which restrict the range of (successful) manipulation. The observed properties are those of the thing itself as much as its resistancy – but only with reference to the practical context within which they became determined. By changing to the logical grammar of “objects” (in

³⁰ Please note, that the term “something” occurs twice here; this is not by accident but necessary. We will find a similar structure for the term “individual” s. below.

³¹ Heidegger explicates the primitivity of the “something as something” relation by his hammering-example:
 “The hammering itself uncovers the specific “manipulability” (Handlichkeit) of the hammer. The kind of Being which equipment possesses – in which it manifests itself in its own right – we call “readiness-to-hand” (Zuhandenheit). Only because equipment has *this* “Being-in-itself” and does not merely occur, is it manipulable in the broadest sense and at our disposal. No matter how sharply we just look (Nur-noch-hinsehen) at the “outward appearance” (Aussehen) of Things in whatever form this takes, we cannot discover anything read-to-hand. If we look at Things just “theoretically”, we can get along without understanding readiness-to-hand.” (Heidegger 2008: 98).
 By taking apart the practical relation (here of hammering) into its analytical aspects (the means applied, the ends, the user, the product etc.) we generate the “necessary appearance” (notwendigen Schein) that there are certain things in the world bearing their properties “per se” (an-sich). The argumentative move to differentiate between the epistemic and the ontological order underestimates the practical character of episteme itself (for further reading s. Janich 1992, Brandom 1994, Gutmann 2004).

Heidegger's term of being present-at-hand) then, we are dealing with something by neglecting the readiness-to-hand, which originally revealed its practical structure – this transformation of our practical attitude probably underlies the statement, that scientific objects are referred to in a weaker semantic than the original everyday lifeworld objects. However, from our point of view this loss is a consequence of the altered validity we expect from scientific statements, an expectation which is grounded in the extremely restricted and highly regulated context of scientific knowledge³² itself. Nevertheless, the mode of “circumspection” Heidegger assumes to be an integral aspect of everyday lifeworld, which means, that our “schemes of objects” including the attribution of properties originates within the practical structure of everyday lifeworld already (for further reading s. Gutmann 2011).

By referring our knowledge on living entities back to the generative, productive and manipulative practices of everyday lifeworld, the resulting realm of biotic entities provides us with a methodological starting point to introduce first biological objects – thus referring to living entities as if they were functional units. This metaphoric description is only the first step, as we now have to structuralise the original living entities as scientific objects. This “constitution of objects” is performed by de-naturalising our original entities applying knowledge and knowhow from other sources such as physics or engineering. However, animals and plants “are” not artifacts (e.g. engines or machines) but are “described as if they were”.

In a following step our metaphorical description is transformed into an explicit model-theoretical structuralisation which allows us to draw inferences e.g. on the causal relevance of structures. Depending on the knowledge and knowhow we are actually investing into the model-procedure, we gain “organismic descriptions” of living entities (s. Gutmann 2002, Gutmann & Rathgeber 2008). The term “organism” then belongs to a meta-language and in this case it belongs exclusively to a scientific language game.

Starting with living entities that do not consist of organs, whose parts do not have functions, we are now entering a language, which provides us with organisms for which both may be true: they literally consist of organs which have functions – animals or plants do have neither.

To give an example for the method we are applying, think e.g. at describing the wing of a bird as (if it were) the wing of an airplane – which allows us to apply aerodynamic laws and correlation to describe its functional features. By describing a plant as a chemical factory literally producing chemical compounds, we can identify reaction-chains, compartments, transport facilities for the import of educts and the export of products etc.

But it is not just physics and chemistry that serves as a source of knowledge, engineering will do equally well: the brain can be described as (if it were) a computer,

³² The experiment then is the place, where scientific experience has its practical origin; consequently, experiments imply not just observation but complex forms of action, which include preparation and manipulation (for further reading s. Janich 1997, Rheinberger 1997 – 2006).

showing some local characteristics of Bayesian nets. The neuron can be described by referring to an electric model, that consists of capacitors and resistors in a serial/parallel arrangement (s. Hodgkin & Huxley 1952, Eckert 1986) etc.

“The” organism is not an entity but the designation of some successful scientific structuralisation of living entities and their respective features. The meaning of the term “organism” then depends on the respective question we are going to answer (the interest of knowledge), the models we are applying and the biotic entities we are (at least in the beginning) referring to. And only if we confounded the means of descriptions with the objects of description, *living entities* are actually assumed to be structuralized functionally, to consist of structures or to be designed (s. Gutmann 2002). By observing this caveat the substantial unit “organism” is to be understood as a functional expression that actually organizes our knowledge on biological (not on biotic) entities. The model procedure we reconstructed as the underlying rationale of modern biology is by no means restricted on any specific type of machine or engine (s. e.g. Kauffman 1993 who at least in some cases recognizes the important difference between means and objects of description); thus one and the same living entity can be the aim of different modeling approaches, on different levels of intervention³³. Whether an organismic structuralisation is conceivable or not can neither be decided on purely empiric nor on purely formal grounds: it is the model-procedure itself, by which we refer to living entities. Consequently, the results of this procedure (may it be within a “classic” morphological or physiological or within a modern genetic or molecular biological context) are the results of our treatment of living entities with certain means and tools on a specific theoretical background. And it is by means of this interaction with the pieces of nature that we learn about their properties and their specific resistency – but now in the practically and epistemologically highly regulated and restricted context of scientific knowhow. The non-arbitrariness of the organismic structuralisation (the astounding reproducibility of scientific results etc.), which otherwise became a powerful counterargument against constructivism, is the result – and sometimes the side-effect – of our modeling-procedure, providing organismic structuralisations of living entities.

However, we should not assume the relation between everyday lifeworld and biology as being eliminative: because neither does the methodological starting point provide sufficient criteria to identify scientific objects unanimously nor is it reasonable to assume that there must be everyday lifeworld equivalences for each of those structuralisations (s. Gutmann 2012).

³³ These levels are usually referred to as levels of nature – from a constructivist point of view, they are but the formal equivalent to the underlying scientific structuralisation practice (s. Gutmann & Neumann-Held 2000).

What is a system

Systems seem to be everywhere, they are ubiquitous and can be found in nearly each and every branch of science. Furthermore, they are supposed to provide some integrative framework, bringing together e.g. physics, chemistry, biology and even sociology, and finally, they seem to allow formalization, which is usually seen as a *conditio sine qua non* of science proper. Particularly in biology systems-theory and its applications cannot be overestimated, in abundance as well as relevance. Usually, “systems” are assumed to be natural kinds, existing in nature – thus the main task of the naturalist is “to carve nature at her joints”, to identify the correct borders of the respective systems. As such they are present in various scientific disciplines (in general Bertalanffy 1969; for special use e.g. Odum 1983 & 1991, Prigogine 1985, Kauffman 1993, Maturana 2000, Luhmann 1994). According to our reconstruction of the term organism, the term “system” belongs to a meta-level and it can be introduced without any significant reference to biology or to other scientific theories. The term refers to the activity of “putting something together” and thus systems are first of all the result of human activities. And as in the case of organismic descriptions we are referring to something “as” a system or more explicitly to something “as if it were” a system; accordingly, there is something given in a description A which is re-described in B as a System. Consequently the most startling problem, which is usually connected with systems-theory, namely the circularity of “element-system” distinction can be avoided on grounds of our proposed constructivist approach:

1. The “elements” of the presumptive system refer to some respective $\tau\omicron\delta\epsilon\tau\iota$, which are in a second step described as something else (the elements of the system).
2. Stating the original entity being the component of the system, a shift of language level is indicated by referring to something (the $\tau\omicron\delta\epsilon\tau\iota$) given in A as the element of the system given in B.
3. The “system” then refers to the units that are determined *as* components standing in relations to be specified³⁴.

The problem remains, how to determine the “correct” parts of the original entity as templates for introducing the components of the system in the first place. This determination depends semantically on the definition of the system itself. In our reconstruction a system is a complex description which is build out of two types of elements, namely the components on the one hand and the relation between

³⁴ The “system-element” distinction should not be confused with the “whole-part” distinction. The latter is of a categorical nature, which applies to specific relations between elements – including of course the relation between a system (referred to as a whole) and its (!) elements (referred to as parts).

them on the other hand. This totally neutral concept is open for every type of relation conceivable, may they be e.g. of a spatial, temporal, functional, structural or whatever nature. Accordingly the elements (components as well as relations) need not be empirically determinable, as we might refer (in terms of mathematical theory) as well to numbers of different kinds (e.g. natural, rational or complex numbers) and build our system by defining the ruling relations of the relata in terms of formal procedures (functions in a mathematical sense). However, here as in every other case, the (presumptive) relata must be available – at least in the first step of constructing the system itself – before the system as a meta-structure comes into existence. In consequence, the determination of the relata depends on our aims we are trying to achieve by building the system – and thus, the interest of knowledge (Erkenntnisinteresse) has to be defined beforehand. A famous example for biological theory construction is the introduction of the ecosystem by Lotka. He starts however, with “classic” biological entities such as animals and plants and asks for the formal characteristics of their growth-behavior under defined circumstances. By describing them as units, which actually increase mass over time, the elements of the system are introduced:

“It is precisely the same thing as that which occupies the center of attention of the physical chemist, though he does not ordinarily call it growth. In fact, he does not find it necessary to give it any particular name, for, being accustomed to the use of mathematical methods and symbols, he simply writes it rate of increase of mass with time, (...) or, more often, (...), (the) rate of increase of concentration (mass/volume) with time. And in homogeneous systems at least, which (on account of their comparative ease of theoretical and physical treatment) figure prominently in the physical chemistry of today, growth is necessarily from within.” (Lotka 1924: 9)

The relation between these units are further defined as those of energy-transformation, so that direct or indirect impact of material and energy flow through the elements can be determined under different circumstances:

“These components – aggregates of living organisms – are, in their physical relations, energy transformers. The evolution which we have been considering, and shall continue in this last phase to consider, is, then, essentially the evolution of a system of energy transformers; the progressive redistribution of the matter of the system among these transformers. The dynamics which we must develop is the dynamics of a system of energy transformers, or engines.” (Lotka 1924:325)

In result, we are now dealing with a system³⁵, which has certain formal characteristics: e.g. the being complex of a system then is a feature of our description and not of the original entities (they are by definition “simple”, as we referred to given single animals and plants). Referring to the aim of our system (the interest of knowledge), the system precedes “its” components, referring to the units, we were going to build the system of, the components and relations precede “their” system. Insofar as the system is understood as a tool for certain e.g. epistemic aims (such as “explanation” or “prognosis”), the border of the system is no elements of the system itself; it is but defined and introduced by the system-builder, in order to achieve his respective aims. Systems of the introduced type are usually not just reduced to fulfill those aims but they often are used for further purposes, even those that were not originally intended. Lotka’s ecosystem however, was used in order to serve for very comprehensive interests of knowledge:

“With the outlook gained in our preceding reflections we envisage the life-bearing system, in the progress of evolution, as an assembly of a number of components: Biological species; collections or aggregations of certain inorganic materials such as water, oxygen, carbon dioxide, nitrogen, free and in various combinations, phosphorus, sulphur, etc.” (Lotka 1924: 43)

It is worth noting, that the term “life-bearing” in the given context fits our introduction of “life” as a term of reflection, because the activities of the system-components are expressed exclusively in terms of functions (e.g. energy-transformation of organisms or their dependency on certain chemical substances). From our constructivist point of view, Lotka’s conclusion, concerning the relation of the ecosystem and the original biological units bears little surprise:

“It is not a question whether there is any definable difference between animals as a class and plants as a class, nor what this difference is, but whether it is expedient to retain for purposes of strict scientific classification the popular terms „animals” and „plants,” which were not originally founded upon any rigorous examination of facts; and if so, where we should, by definition, draw the line of separation.” (Lotka 1924:6)

Of course there are no – material – limits to deal with something as a system or – compatibly – as a component of a system. Insofar, even our introduction of organism could be considered to be of a system-theoretic nature. However, there are some fundamental differences, which depend on the aims, we are actually trying to

³⁵ Lotka gives a perfect example of an ontological reading of our modelling-procedure: living entities are understood here explicitly as engines. We would assume them to be described *as if they were engines* s. above.

achieve. Referring to the list of (bionomic) activities, we used in order to introduce our organismic descriptions, the borders of the the organismic constructions which result from our structuralisation are in the best sense of the word determined by the (biotic!) entities themselves – at least in the first step. However, they are not defined by them: As we were looking for the entities, which actually e.g. “move by themselves” we restricted our biological description in the first place accordingly. The knowledge and knowhow however, we referred to in order to determine the so-being of those living entities on the other hand is an essential part of the entities so-being; as our reading of Heidegger showed, they determine them as so-being only in relation to our dealing with them. Thus, it is the interaction with living entities in the context of human practice, which allows us to define the boarders of what we called organismic constructions, ruled by specific types of “coherence” (s. Gutmann 2002). From this point of view, the term organism then gains a specific place in the construction of the language of biology, a place which is determined in contrast to a much wider use of organism e.g. in terms of “superorganism”:

„Die Bezeichnung Superorganismus lässt sich im weitesten Sinne auf jede ensoziale oder „wirklich soziale“ Insektenkolonie anwenden. Darunter ist eine Kolonie mit folgenden drei Merkmalen zu verstehen: Erstens: Unter erwachsenen Tieren gibt es eine Aufteilung in fortpflanzungsfähige Kasten und Arbeiterkasten mit eingeschränkter oder fehlender Fortpflanzungsfähigkeit. Zweitens: Erwachsene Tiere zweier oder mehrerer Generationen koexistieren im selben Nest. Drittens: Nicht oder kaum fortpflanzungsfähige Arbeiter versorgen die Jungen.“ (Hölldobler & Wilson 2009:9)

Setting aside the methodological problems, which originate in the very connotative language use, by describing non-human living entities in terms of human societies and cultures (e.g. the term “Kaste”), the term superorganism has exactly the formal characteristics of our introduction of the term system; however, the single individuals, which build the component of this system can easily be conceived as organisms in terms of our introduction.

The impact on the concept of individuals

Our reconstruction of “system”, “organism” and “life” has some severe methodological consequences for the understanding of the term “individual” – not just in its biological application. The most obvious result seems to be the strict description-relativity of “individual” – referring then to the exact meaning of the term as “not being divisible”. Depending on the means of description, the specific models we are using and the questions we are going to answer, the instantiation of the individuals will differ. In accordance to the resulting structuralisations we are pro-

vided with specific criteria for the evaluation of the “divisibility” of the respective biological object. Let us assume that we started with the description of a single ant e.g. a “worker” or a “queen”. The result of our description then may be a biomechanical structuralisation of this ant, which allows us to answer several questions concerning not just the “functional design” of the organisms cuticle but its relation to the existing muscle force that constitute the available transport capacity, the possible velocity of locomotion, the importance of apodemes which serve as “security belts” during moulting-cycles etc. We may even characterize some possible predecessor of our ant-like³⁶ organismic construction and the evolutionary relations of other arthropods, ecdysozoa or other taxa under investigation. However, when we were asking for the reproductive behavior of the same type of organism, we would have to assume an individual of reproduction to consist of (at least) two morphological individuals – at least in the case of sexual propagation. The difference to our original organismic description becomes even greater when we were asking for behavioral or ecological individuals. In all these cases, the instantiation of what is to be assumed “one” individual will depend on the description of the respective biotic entities and their relations. The same is true, when we are asking for intra-organismic relations e.g. between organs or organ-systems; whatever constitutes functionally the respective unit under investigation belongs to the respective (functional) individual. For obvious reasons we might even abandon the term “individual” in these cases, and use the terms “organism” or “system” instead. Nevertheless, the startling diversity of individuals in terms of biological structuralisation of biotic entities displays some internal methodological order, which results from our methodological starting-point for the introduction of first biological objects: the criteria we invested in determining “living entities” in the first place will rule at least the first steps of theory-construction. Accordingly, the coherence of our organismic constructions we’ve introduced in terms of functional structuralisation will be preserved even in the most derived level of biological description (for a genetic example s. Bölker et al. 2010).

However, the underlying problem is of a very fundamental “philosophical” nature, and this is not as obvious, as the description-relativity we’ve just presented. By choosing a constructivist perspective in order to introduce the very objects we were referring to – in terms of everyday lifeworld experiences as well as in scientific experience – the term “individual” is not just identical with the $\tau\omicron\delta\epsilon\ \tau\iota$ in terms of type-token relations. The term “individual” then designates a relation (and not something being an individual per se), it displays a rather categorical character. The being an individual is in this case a specification of this something *as an individual* which has a necessary general reference: something can not be an

³⁶ It is important to recognise, that we are not referring to the construction of actually existing ants any more, when we enter the context of evolutionary reconstruction. That is the reason for shifting to the comparative expression of “x-like” construction in order to avoid sever phylogenetic misreading at this point (s. Gutmann 2002).

individual on its own, but only in “relation to” (for further reading s. Hegel 1985). By referring then to something “as” an individual, we are already referring to some general aspects of something e.g. as a token of a type. But the type-token relation is by no means the only form to determine something in terms of the relation between the general and the particular. The term “individual” then becomes ambiguous, as it has at the same time the original meaning of a particular so-being and designates the relation between the general and the particular (thus what Hegel called the „übergreifendes Allgemeines“; s. König 1978). Consequently, nature does not come in neat packages; the supposed natural kinds as well as the “individuals” we are usually dealing with in terms of being present-at-hand have always a history of *becoming* the references of our actions and activities (s. Heidegger 2008; for further application e.g. in the context of cognitive sciences s. Dreyfus 1992, Wheeler 2005). From this point of view, biological individuals do not only tell us something about nature – which they certainly do; they tell us at the same time at least as much about our images of nature.

Literature

- Aristoteles: Peri psyches. Übersetzung J.A. Smith, 1988, in: The Works of Aristotle, Vol. I, Encyclopaedia Britannica, Chicago.
- Augustinus: Confessiones. (2004) Übersetzt von Thimme, W. Artemis & Winkler, Zürich.
- Bertalanffy, L. v. (1969): General System Theory. Braziller, New York.
- Bölker, M., Gutmann, M. & Syed, T. (2010): *Existiert „genetische Information“?* In: Bölker, M., Gutmann, M. & Hesse, W., (Hrsg.), Menschenbilder und Metaphern im Informationszeitalter. Lit, Münster: pp. 155 – 180.
- Brandom, R. B. (1994): Making it explicit. Harvard University Press, Cambridge.
- Crick, F. (1966): Of molecules and men. University of Washington Press, Washington.
- Dreyfus, H. L. (1992): What computers still can't do. MIT Press Cambridge.
- Eckert, R. (1986): Tierphysiologie. Thieme, Stuttgart, New York.
- Gutmann, M. (2002): Aspects of Crustacean Evolution. The Relevance of Morphology for Evolutionary Reconstruction. In: Gudo, M., Gutmann, M. & Scholz, J. (eds.), Concepts of Functional, Engineering and Constructional Morphology: Biomechanical Approaches on Fossil and Recent Organisms. Senckenbergiana lethaea, 82 (1), 2002: pp. 237 – 266.
- (2004): Erfahren von Erfahrungen. Dialektische Studien zur Grundlegung einer philosophischen Anthropologie. 2 Bd., transcript, Bielefeld.
 - (2011): Life and Human Life. In: Korsch, D. & Griffioen, A. I. (eds.), Interpreting Religion. Mohr Siebeck, Tübingen, pp. 163 – 185.

- (2012): Leben als Gegenstand der Philosophie? Einige methodologische Bemerkungen. *Philosophisches Jahrbuch*, 119,2, pp. 375 – 393.
- Gutmann, M. & Neumann-Held, E.M. (2000): The Theory of Organism and the Culturalist Foundation of Biology. *Theory in Biosciences*, Vol. 119: pp. 276 – 317.
- Gutmann, M. & Rathgeber, B. (2008): Information as metaphorical and allegorical construction: some methodological preludes. *Poiesis & Praxis*, Vol 5, Nr. 3-4, 2008, pp. 211 – 232.
- Hegel, G. W. F. (1807): *Phänomenologie des Geistes* (1985). Suhrkamp, Frankfurt.
- Heidegger, M. (2008): *Being and Time*. Harper Perennial, New York.
- Hodgkin, A. L. & Huxley, A. F. (1952): A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 117, pp. 500 - 544.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (2009): *Der Superorganismus*. Springer, Heidelberg.
- Janich, P. (1980): *Die Protophysik der Zeit*. Suhrkamp, Frankfurt.
- (1989): *Euklids Erbe*. Beck, München.
- (1992): *Grenzen der Naturwissenschaften*. Beck, München.
- (1997): Das Experiment in der Biologie. *Theory in Biosciences*, Vol. 116, 1: pp. 33 - 64.
- Janich, P. & Weingarten, M. (1999): *Wissenschaftstheorie der Biologie*. UTB, München.
- Kauffman, S. A. (1993): *The Origin of Order*. Oxford University Press.
- König, J. (1978): Das System von Leibniz. In: ders., *Vorträge und Aufsätze*. Hrsg. Patzig, G. Alber, Freiburg, pp. 27 - 61.
- Lotka, A. J. (1924) *Elements of mathematical biology*. Dover Publications, New York
- Luhmann, N. (1994): *Soziale Systeme*. Suhrkamp, Frankfurt.
- Mayr, E. (1997): *This is Biology*. Belknap Press, Cambridge, London.
- Maturana, H. R. (2000): *Biologie der Realität*. Suhrkamp, Frankfurt.
- Odum, E. P. (1983) *Grundlagen der Ökologie*, Bd 1) u. Bd 2). Thieme, Stuttgart, New York
- (1991) *Prinzipien der Ökologie*. Spektrum, Heidelberg
- Plessner, H. (1975): *Die Stufen des Organischen und der Mensch*. De Gruyter, Berlin.
- Prigogine, I. (1985): *Vom Sein zum Werden*. Piper, München.

- Rheinberger, H. J. (1997): Toward a history of epistemic things. Synthesizing proteins in the test tube. Stanford University Press, Stanford.
- (2006a): Regulation, Information, Sprache – Molekulargenetische Konzepte in Francois Jacobs Schriften. In: Epistemologie des Konkreten. Suhrkamp, Frankfurt a. M., pp. 293–309.
 - (2006b): Die Evolution des Genbegriffes – Perspektiven der Molekularbiologie. In: Epistemologie des Konkreten. Suhrkamp, Frankfurt a. M., pp. 221–4.
- Thompson, M. (2008): Life and Action. Harvard University Press, Cambridge.
- Wheeler, M. (2005): Reconstruction the Cognitive World. MIT Press, Cambridge.

Addresses for correspondence:

Univ. Prof. Dr. phil. nat. Dr.phil. Mathias Gutmann
Karlsruher Institut für Technologie
Institut für Philosophie
Kaiserstrasse 12
76128 Karlsruhe

email: mathias.gutmann@kit.edu

Organismen - Individuen zwischen universellen Naturgesetzen und speziellen Kontexten?

Prof. Dr. Peter Janich

Abstract. Whereas the humanities deal with individuals in a twofold historical sense - any human being and its products have their own biography at a certain historical place, natural science aims at universal laws or theories claiming their “transsubjective” validity and therefore regards any individual as a singular token of a universal type. The scientist starts from universal descriptions and comes to individuals “top down” by introducing a particular context. Philosophically speaking, however, primarily singular individuals, namely the human researchers, first have to proceed “bottom up” by establishing universal laws with respect to the objects described, and by caring for transsubjectivity at the side of the subjects, by appropriate methods. The latter way is evaluated here with respect to chiral objects und temporal order in physics, as to clarify the biologists handling individual living beings by means of a universal concept of organism.

Einleitung

Jeder Mensch, jedes Tier und jede Pflanze ist ein singuläres Individuum in dem Sinne, dass es eine je eigene, eben singuläre Position in Raum und Zeit einnimmt und dabei als Individuum, wörtlich also als Ungeteiltes gilt: ein abgetrennter Teil eines Menschen, eines Tieres oder einer Pflanze sind nicht wieder selbst ein Mensch, ein Tier oder eine Pflanze – im Unterschied zu den von Physik und Chemie betrachteten Körpern oder Stoffmengen, deren Teile wieder Körper oder Stoffmengen sind. (Wer dies im Blick auf Moleküle, Atome oder Elementarteilchen bestreiten möchte, mag berücksichtigen, dass derlei „Bausteine“ nicht durch „Teilen“ als Handlung eines Experimentators realisiert werden.)

Menschen, Tiere und Pflanzen sind nach Auffassung der Biologie Organismen. Damit ist mehr gemeint als deren Singularität und Individualität, nämlich, dass Organismen Lebewesen sind. Der Organismus als System von Organen, deren Zusammenwirken für das Leben und die Fortpflanzung des Organismus wesentlich ist, zeigt zwar das Charakteristikum aller Lebewesen, immer singulär und individuell zu sein. Dies gilt trotz einiger Grenzfälle wie bestimmter Pilz-Myzelen, deren Abgrenzung von bzw. zu singulären Individuen schwierig ist. Aber begrifflich überschneiden sich etwas unklar die Aspekte von Individualität und Lebendigkeit. Beliebig abgetrennte Teile von Lebewesen sind, abgesehen von spezifischen Ausnahmen, nicht selbst lebensfähig und werden deshalb als Organe oder Organteile unterschieden von dem Organismus, von dem sie genommen sind. Sie erfüllen also das oben genannte Kriterium von Individualität, aber sie erschöpfen sich nicht darin.

Zur Klärung des Organismusbegriffs soll deshalb hier die Frage erörtert werden, was die Individualität von lebendigen singulären Individuen im Rahmen der Naturwissenschaften ausmacht. Denn darin liegt ein unbestrittenes Charakteristikum der Naturwissenschaften im Unterschied zu den historischen und hermeneutischen Geisteswissenschaften, dass sie nach Gesetzaussagen, das heißt nach universellen, für alle Individuen eines bestimmten Typs oder Bereiches gültigen Aussagen suchen. Natur- und Geisteswissenschaften teilen sich den Anspruch auf Wissenschaftlichkeit also nur hinsichtlich der sie hervorbringenden Wissenschaftler-Subjekte, indem sie beide für ihre Ergebnisse „transsubjektive“, also die Subjektivität des einzelnen Wissenschaftlers transzendierende (übersteigende) Geltung beanspruchen. Im Umgang mit ihren Gegenstandsbereichen dagegen unterscheiden sie sich prinzipiell. Der Naturwissenschaftler betrachtet auch singuläre Gegenstände, z. B. einen bestimmten Planeten, ein bestimmtes Lebewesen oder ein bestimmtes Erdbeben immer als Exemplar von etwas Allgemeinem, als Spezialfall, der unter universelle Naturgesetze zu fassen ist. Der Geisteswissenschaftler dagegen hat mit der doppelten Geschichtlichkeit des Menschen und seiner Werke – jeder Mensch hat seine individuelle Biographie eingebettet in einen singulären natur- und kulturgeschichtlichen Kontext – tatsächlich nur Singularitäten vor sich, die er wohl miteinander vergleichen und dabei ähnlich oder sogar gleich finden,

aber nicht im strengen, der Logik naturwissenschaftlicher Aussagen entsprechenden Sinne unter universelle Gesetze bringen kann.

In der Scholastik wurde der Grundsatz *de singularibus non est scientia* vertreten (Über Einzelnes gibt es keine Wissenschaft). Nach modernem Verständnis betrifft dieser Grundsatz nur die Naturwissenschaften. Man kann deshalb von einer naturwissenschaftlichen Grundhaltung oder Grundperspektive sprechen, die prinzipiell alles Singuläre und Individuelle im Schema universeller Gesetzlichkeit betrachtet. Die naturwissenschaftliche Frage, was sich über singuläre Individuen allgemein sagen lässt, bestimmt so nicht nur Physik und Chemie, sondern auch die Biologie einschließlich ihrer Naturgeschichtsschreibung in den Evolutionstheorien. Das universalistische Erkenntnisprojekt muss dabei die Aufgabe lösen, wie im Rahmen naturwissenschaftlicher Begriffe, Theorien und Methoden die Qualitäten „Singularität“ und „Individualität“ von Einzelgegenständen erfasst werden kann. Noch etwas vorläufig formuliert: *wie werden die Gegenstände universeller Aussagen „vereinzelt“, also als singuläre Individuen voneinander unterschieden?*

In der vorkritischen, die Rolle des Forschers und seiner Sprache noch nicht hinreichend reflektierenden Ontologie der Klassischen Physik wurde diese Frage traditionell aufgelöst in ein Verständnis von Objektivität, die als Unabhängigkeit von oder Invarianz bezüglich Raum und Zeit gesehen wurde. Naturgesetze beziehen nach diesem Verständnis ihre Objektivität und damit ihre Wissenschaftlichkeit von ihren Objekten her, die sich – von Natur aus – immer und überall gleich verhalten; das zeige sich daran, dass die (obgleich von Menschen formulierten) Naturgesetze gleichermaßen an jeder Raum- und Zeitstelle gelten würden. Damit ist auch der klassische Weg der Vereinzelung klar: ein singuläres Individuum nimmt zu einem bestimmten Zeitpunkt eine bestimmte Raumstelle bzw. dort ein Volumen mit einer bestimmten geometrischer Gestalt ein.

Diese klassisch-physikalische, erkenntnistheoretisch aber noch naive Betrachtung lässt sich auch auf Organismen anwenden. Man könnte sie das Cartesische Erkenntnismodell nennen, weil singuläre Individuen nur unter der Perspektive ihrer räumlichen Ausdehnung, also cartesisch als „res extensa“ betrachtet werden, von denen nicht zwei zur selben Zeit am selben Ort sein können.

Nachdem die Wissenschaftsphilosophie aber Universalität und Transsubjektivität als zwei verschiedene Typen von Allgemeinheit, nämlich im Objektbereich bzw. im Subjektbereich unterschieden hat, ist das cartesische Modell als unzureichend erkannt. Es ignoriert den aktiven Beitrag der forschenden Subjekte zu den erstrebten Allgemeinheiten. Raum und Zeit sind nur relationale Ordnungsschemata, in denen keine „Eigennamen“ (im logischen Sinne) für Singularitäten oder Individuen vorkommen dürfen. Auch Naturgesetze sind immer nur als sprachliche Sätze mit bestimmten zusätzlichen Eigenschaften diskutierbar, sodass auch „objektive“ Invarianzen der Geltung von Aussagen bezüglich Raum und Zeit in die Verantwortung der Menschen fallen, die Begriffe und Theorien, also auch „Naturgesetze“ formulieren: Sie können nicht einer menschenunabhängigen Natur angelastet oder abgesehen werden.

Nun kann selbst für Physik und Chemie gezeigt werden, dass rein relationale, also eigennamenfreie Theorien für eine Vereinzelung ihrer Gegenstände unzureichend sind. Sie können nämlich etwa Gegenstände, die sich räumlich in ihrer Chiralität nach rechts und links unterscheiden, ebenso wenig individuieren wie die zeitliche Reihenfolge von Ereignissen, die für die Unterscheidung von Ursache und Wirkung unverzichtbar ist. Wir stellen deshalb im Folgenden einen theoretisch-naturwissenschaftlichen Versuch, *Individuen durch Kontextabhängigkeit* zu bestimmen, einem philosophischen, genauer einem erkenntnistheoretischen Versuch gegenüber, der methodisch primär bei der Singularität und Individualität der handelnden Wissenschaftler mit dem Ziel der Transsubjektivität ansetzt und danach sekundär die Universalität von Naturgesetzen und damit die Allgemeinheit im Objektbereich als kulturelles, methodisches Projekt begreift.

Einfacher gesagt, wo der Naturwissenschaftler zu einem universellen Naturgesetz im zweiten Schritt einen singulären Kontext hinzunimmt, durch den sich allererst die Unterschiede zwischen Individuen zeigen sollen, belegt der Erkenntnis- und Wissenschaftstheoretiker in einer umgekehrten Blickrichtung, wie es unter den historisch singulären Individuen der Wissenschaftler überhaupt zu Wissenschaftlichkeit als Anspruch auf transsubjektive Geltung bei methodisch schrittweiser Universalisierung des Gegenstandsbereiches kommen kann. Diese Antwort soll dann auch einen Beitrag zur Klärung von Organismusbegriffen leisten. Die Frage lautet also, wie, genauer zu welchen Zwecken und mit welchen Mitteln Biologen dazu kommen, einen wissenschaftlichen, d. h. transsubjektiven und universellen Organismusbegriff auszubilden?

Die Top-down-Analyse in den Naturwissenschaften

Im Folgenden beziehe ich mich auf Thesen des theoretischen Physikers Harald Atmanspacher. Er hat am Collegium Helveticum 2010 in einem Vortrag dargelegt, dass Individualität als eine Selbstidentität zu fassen sei, die sich unter verschiedenen Beschreibungen zeigt. (Vgl. Atmanspacher 2006 und 2012.) Dabei greift er auf das Leibnizsche „*principium identitatis indiscernibilium*“ zurück (Prinzip der Identität der Ununterscheidbaren: zwei unter beliebigen, aber verschiedenen Beschreibungen als ununterscheidbar behauptete Gegenstände sind identisch. Ein anschauliches Beispiel: trägt ein Individuum zwei Eigennamen, so müssen alle Beschreibungen, die bei Verwendung des einen Namens gelten, auch bei Verwendung des anderen gelten. Nach Leibniz diskutiert der Logiker Gottlob Frege 1892 das Beispiel von Morgenstern und Abendstern, die identisch sind, und der Philosoph Paul Lorenzen schlägt 1961 eine Definition der Ebene als homogener Fläche aus der Ununterscheidbarkeit ihrer Punkte nach dem Leibniz-Prinzip vor.)

Wie kann dieses Prinzip zur Bestimmung des Individuellen, mit sich selbst Identischen genutzt werden? Gemäß dem Leibnizschen Prinzip können Unterschiede zwischen Individuen, die im Rahmen universeller naturwissenschaftlicher

Theorien ununterscheidbar sind, durch Einbringen in verschiedene Kontexte doch unterscheidbar gemacht werden. *Individualität* wird so als *Kontextkovarianz* bestimmbar: verändert sich der Kontext, zeigt sich ein Individuum in ihm dadurch, dass es im veränderten Kontext selbst verändert erscheint. Dafür gibt Atmanspacher anschauliche physikalisch-chemische Beispiele:

Die quantenphysikalische Beschreibung von Molekülstrukturen erlaubt nicht, im Falle chiraler Strukturen von Enantiomeren linkshändige und rechtshändige Moleküle zu unterscheiden. Sie liefert zunächst nur Summenformeln. Wählt man als Beispiel das Asparagin, führt aber als speziellen Kontext die Geschmacksprobe durch einen Menschen ein, so lassen sich linkshändiges und rechtshändiges Asparagin durch einen bitteren beziehungsweise einen süßen Geschmack unterscheiden.

Als logische Pointe ist dabei zu berücksichtigen, dass sich universell, also ohne Verwendung von Eigennamen für singuläre Individuen, immer nur spiegelbildliche Paare von enantiomeren, also linkshändigen und rechtshändigen Strukturen bestimmen lassen. Aber die Wörter „links“ und „rechts“ selbst sind nur exemplarisch, das heißt durch Bezug auf irgendein singuläres, durch einen Eigennamen benanntes Individuum bestimmbar. Wenn ein Kind fragt, welche Hand die rechte ist, und der Gefragte antwortet, „rechts ist da, wo der Daumen links ist“, so ist diese Antwort für die Individuierung der rechten beziehungsweise linken Hand nutzlos. Erst eine spezielle, exemplarische Angabe („Deine rechte Hand ist die mit dem Muttermal auf dem Handrücken“) löst dieses Problem.

(Das Beispiel Atmanspachers hat allerdings die Schwäche, dass es wieder nicht auf ein mit einem Eigennamen benanntes Individuum (wie: diese bestimmte, süß bzw. bitter schmeckende Geschmacksprobe bzw. deren Moleküle) führt, sondern auf Allgemeinbegriffe wie linksdrehendes bzw. rechtsdrehendes Asparagin. Es könnte nur zusätzlich bei einiger logischer Künstlichkeit der Klassenname „linksdrehend“ bzw. „rechtsdrehend“ als Eigennamen für Klassen von Gegenständen gemeint sein, sodass die hier in den Blick genommenen „Individuen“ in Wahrheit Klassen von Gegenständen sind. Immerhin bleibt auch dann in Atmanspachers Beispiel die Richtung vom Allgemeinen zum weniger Allgemeinen und damit vom nicht-Singulären in Richtung zum Singulären erhalten.)

Das zweite Beispiel Atmanspachers betrifft die Struktur der Zeit hinsichtlich kausaler Verhältnisse. Die Gesetze der klassischen Physik sind reversibel, zeichnen also keine Zeitrichtung aus. Dennoch wird, so unser Beispiel, etwa bei den klassischen Stoßgesetzen von Ursache und Wirkung gesprochen und stillschweigend unterstellt, dass die Ursache (etwa Geschwindigkeit und Richtung eines stoßenden Körpers) von der Wirkung (Richtung und Geschwindigkeit des gestoßenen Körpers) im Experiment klar unterscheidbar sind. Damit besteht der spezielle Kontext, nach dem über die universellen Stoßgesetze hinaus Ursache und Wirkung und damit die Zeitrichtung bestimmt werden, im experimentellen Herstellungsprozess des Stossvorganges, wird also durch den handelnden Eingriff des menschlichen Forschers erzeugt. Mit anderen Worten, im Rahmen universeller

Stoßgesetze wird ein singuläres Ereignis individuiert durch den speziellen Kontext des Experiments, das von einem Experimentator zu einem bestimmten Zeitpunkt konkret experimentell-technisch vollzogen wird.

In philosophischer Sicht ist beiden Beispiele gemeinsam, dass die Hinzunahme eines individuierten Kontextes zu universellen Gesetzen etwas mit der Einführung des agierenden Menschen in den naturwissenschaftlich-theoretisch beschriebenen Sachverhalt zu tun hat, hier die Geschmacksprobe, dort der handwerkliche Eingriff. Dieser Umstand verweist bereits darauf, dass eine analysierende Betrachtung des Physikers, die von universell formulierten Theorien ihren Ausgang nimmt und dann „top-down“ zu den einzelnen, konkreten Anwendungen voranschreitet, erkenntnistheoretisch und methodisch gesehen „auf dem Kopf steht“. Denn die hier bemühten universellen Naturgesetze müssen ja schon im allerersten Schritt als sprachliche Sätze verfügbar sein, um im zweiten Schritt in singulären Kontexten betrachtet werden zu können. Es bleibt also, erkenntnistheoretisch gesehen, die Frage offen, wie solche universellen Gesetze oder Theorien in die Welt kommen.

Die Antwort muss selbstverständlich heißen, dass universelle Naturgesetze als sprachliche Sätze, mit denen man etwas analysierend anfangen kann, durch Forscher, durch handelnde Menschen, also durch singuläre Subjekte in die Welt kommen, oder einfacher, formuliert werden. Deshalb verfolgen wir im nächsten Teil die umgekehrte, erkenntnistheoretische Argumentationsrichtung vom Subjekt auf dem Weg von seiner Subjektivität zur Transsubjektivität, und damit den Weg von den singulären Individuen konkreter naturwissenschaftlicher Forschungspraxis zur Universalität naturgesetzlicher Aussagen.

Die erkenntnistheoretische Konstitution

Die erkenntnistheoretische Perspektive auf transsubjektiv gültige, universell formulierte Naturgesetze darf nicht ignorieren, dass Naturwissenschaften von Menschen durch Handeln hervorgebracht werden. Naturwissenschaftliche Erkenntnisse oder Sätze sind ja selbst keine Naturgegenstände, sondern Kulturprodukte. Dabei sollen die beiden von Atmanspacher eingeführten Beispiele die folgenden Argumente leiten.

Bezüglich der Unterscheidung von links und rechts ist zunächst einmal ein wichtiger lebensweltlicher Befund, dass Menschen physisch keine symmetrischen Maschinen sind. Soweit bekannt, sind rund 80 % der Menschen Rechtshänder, rund 20 % Linkshänder und praktisch 0 % Beidhänder, das heißt, mit beiden Händen gleich geschickt und gleich stark.

Sodann weiß man auch bereits vorwissenschaftlich, dass der Mensch unpaarige Organe hat wie Herz, Magen, Leber und andere. Heute wissen wir außerdem aus den Neurowissenschaften, dass die einigermaßen symmetrisch aussehenden Gehirne in hohem Maße asymmetrisch funktionieren.

Auch Kulturphänomene sind ein weiter Bereich weitestgehend asymmetrischer Verhältnisse. Um mit einem etwas altmodischen Phänomen zu beginnen, wenn bei einem Paar der Kavalier links geht, damit er der Dame seinen rechten Arm zum Geleit anbieten kann, wäre dafür ein an der rechten Seite hängender Degen oder Säbel hinderlich. Da aber der Rechtshänder seine Waffe an der linken Seite gürtet, um sie mit der rechten Hand zu ziehen, bleibt nur die rechte Seite für die Begleiterin (und die nachgereichte Psychologie, dass er seiner Dame den starken, rechten Arm zur Stütze bietet).

Die Entstehung des Rechts- und Linksverkehrs (mit der Dominanz des Rechtsverkehrs außerhalb des anglosächsischen Bereiches) wird kontrovers begründet, könnte aber ebenfalls mit der Rechtshändigkeit der Kutscher zu tun haben, die mit der rechten Hand die Zügel halten und mit der Linken die Kurbel der Bremse bedienen; diese zwingt sie zum Absteigen nach der rechten Seite hin, was zum Anhalten an der rechten Straßenseite drängt, um nicht in den Straßenschmutz treten zu müssen.

Gänzlich kulturabhängig wird die Schreibrichtung, die in den meisten Schriften festgelegt ist. Im Japanischen jedoch kann ebenso von oben nach unten wie von links nach rechts geschrieben werden; und Reklame-Schriftzüge auf Omnibussen werden in Japan immer von vorn nach hinten angebracht, das heißt auf der linken Busseite von links nach rechts, auf der rechten Seite von rechts nach links, damit sie vom vorwärts vorbeifahrenden Bus „richtig“ abgelesen werden können.

Die Philosophie ist bezüglich rechts und links viele Antworten schuldig geblieben. Kant hat in seiner Theorie der „incongruenten Gegenstücke“ in seiner vorkritischen Schrift „Vom ersten Grunde des Unterschiedes der Gegenden im Raume“ von 1768 keine bessere Antwort gewusst als die, dass die inkongruenten, spiegelsymmetrischen Hände sich nur dadurch unterscheiden, dass die rechte Hand einen anderen Teil des absoluten Raumes einnimmt als die linke. Diese bis heute gern am Beispiel des rechten, nicht auf die linke Hand passenden Handschuhs exemplifizierte Spiegelungssymmetrie des Menschen verdankt sich jedoch mangelnder Durchdringung des Problems. Hier hat in Wahrheit die Rechts-links-Unterscheidung etwas mit der Starrheit von Körpern zu tun:

Ein linker Handschuh kann nämlich, wenn elastisch, durch Umstülpen in einen rechten umgewandelt werden; und das nicht starre, nicht formstabile Wasser kann aus einer Glasvase in Form eines rechten Handschuhs problemlos umgewandelt, nämlich einfach umgegossen werden in eine Glasvase, die die Form eines linken Handschuhs hat. Wird jedoch eine solche Vase mit Gipsbrei befüllt, so kann dieser nach Abbinden als festes Objekt der Form „linke Hand“ nicht mehr in die spiegelbildliche, rechtshändige Vase oder Form überführt werden. Ebenso wenig kann der starre, rechte eiserne Handschuh einer Rüstung umgestülpt werden und auf die Linke passen.

Zu diesen Beispielen stellt sich wissenschaftlich also die Aufgabe, zu klären, wie ein „isotroper“ Raum begrifflich gefasst und technisch realisiert werden kann, in dem zu jedem händischen (chiralen) System ein spiegelbildliches existiert – und

zwar nicht als formales, mathematisches, sondern als realwissenschaftliches Problem mit physikalisch-chemischen oder technischen Dingen, also konkreten Körpern als singulären Individuen, auf die man mit dem Finger zeigen oder die man in die Hand nehmen kann.

Hier ist sowohl der Stand der Wissenschaft als auch der Wissenschaftstheorie beklagenswert. Nach vorherrschendem Verständnis ist die Geometrie eine Formalwissenschaft, deren Realgeltung nur empirisch, etwa durch Messungen in der Physik, entschieden werden kann. Dass aber das Messen in Praxis und Theorie schon eine Geometrie für die Messgeräte und die Messverfahren erfordert, und damit Entscheidungen über den empirisch zu erfassenden Raum schon vorab getroffen sind, bleibt dabei unberücksichtigt. Erst die konstruktive, methodische Philosophie hat Alternativen zum formalistischen Mathematikverständnis und zum empiristischen Physikverständnis entwickelt. Dabei werden die Grundbegriffe des Räumlichen auf nichtsprachliche, handwerkliche Herstellungsverfahren räumlicher Formen an realen Körpern, den Instrumenten der physikalischen Laborpraxis, zurückgeführt. Hier geht es also von Anfang an um einen realen, dreidimensionalen „Raum“, in dem Menschen mit ihren Händen handwerklich Artefakte und Instrumente herstellen. Dafür müssen – des transsubjektiven Geltungsanspruches wegen – prototypenfreie Verfahren angegeben werden, wie von Anfang universelle, nicht von singulären Individuen mit Eigennamen abhängende Formen technisch reproduziert werden können.

In der Protophysik des Raumes ist gezeigt worden (Janich 1992, 2012), wie die Links-Rechts-Invarianz von Formen und geometrischen Aussagen technisch erzwungen werden kann, und in welchem Verhältnis sie zur Euklidizität steht. Das ist nämlich die sogar unter Mathematikern und Physikern wenig bekannte Konsequenz: Euklidisch wird eine Geometrie, also die Geltung des Parallelenaxioms oder eines äquivalenten Satzes in ihr, wenn ihrer operativen Begründung das Ziel vorgegeben wird, weder einen Ort noch eine Richtung oder Drehrichtung „im Raum“ auszuzeichnen. Man nennt den Raum ohne Auszeichnung eines Ortes (etwa einer bestimmten Nullstelle eines Koordinatensystems) homogen, und ohne Auszeichnung einer Richtung oder Drehrichtung isotrop (von griechisch *trepo*, ich wende, drehe).

Damit zeigt sich hinsichtlich Singularität und Individualität, dass der von Natur aus asymmetrische Mensch in den mathematischen Naturwissenschaften Transsubjektivität und Universalität anstrebt und als Mittel für dieses Ziel Homogenität und Isotropie im Bereich seiner Artefakte (Mess- und Experimentiergeräte) technisch erzwingt. Er prägt oder zwingt der Natur und ihren natürlichen Gegenständen eine bestimmte räumliche Struktur durch seine Methoden und Beschreibungsweisen auf. Es ist deshalb auch nur eine methodische, das heißt von der Reihenfolge her erkenntnistheoretisch irrtümliche Verwechslung zu fragen, wie es kommt, dass die Mathematik auf die Natur passe. Der Mensch selbst stellt diese Passung sicher, indem er seiner Naturbeschreibung durch universelle Theorien

technisch die seinen methodologischen Zwecken genügende räumliche Struktur vorgibt.

Um den Weg von asymmetrischen Handlungssubjekten zu einer wissenschaftlichen Theorie symmetrischer Raumverhältnisse (Homogenität und Isotropie) zu skizzieren, sei im ersten Schritt eine alltägliche, technischen Praxis veranschaulicht, an der sich im zweiten Schritt zeigen lässt, wie an den tatsächlichen, singulären Vollzügen handwerklicher Herstellung die wissenschaftlichen Ziele der Universalität und Transsubjektivität begrifflich und methodisch realisiert werden.

Der Grundgedanke des protophysikalischen Ansatzes besteht darin, vor aller Messung eindeutige Verfahren zur Reproduktion räumlicher Formen anzugeben. (Sie unterscheidet sich darin von der empiristischen Tradition, die mit der Reproduktion von Größen für Maßeinheiten ansetzt und dabei immer von bestimmten Prototypen wie dem Pariser Urmeter abhängig bleibt.) Eine solche protophysikalische Grundform ist die ebene Form eines Oberflächenstücks an einem Körper. Ein Flächenstück heißt „eben“, wenn zwei (nacheinander hergestellte) Abdrücke, die frei verschiebbar auf die Ebene passen, auch untereinander (frei verschiebbar) passen. (Nur bei „homogenen“ Flächen wie Kugel und Ebene sind Abdrücke bei Erhaltung des Passens frei verschiebbar, nicht aber z.B. bei einem Zylinder, wo Passtücke zwar passend verschiebbar, aber nicht frei drehbar sind). Dieses so genannte „Dreiplattenverfahren“ erlaubt nicht nur eine Kontrolle von Körperoberflächen auf Ebenheit, sondern auch deren methodisch primäre Herstellung durch abwechselnd paarweises Abschleifen dreier grob vorgegebener Platten bis zur jeweiligen Passung.

Die zweite Grundform ist die Orthogonalität zwischen Ebenen-Paaren, die analog zum Dreiplattenverfahren in einem Dreikeilverfahren auf einer ebenen Unterlage hergestellt beziehungsweise kontrolliert werden können. (Je zwei von drei rechten Keilen passen, auf eine ebene Unterlage gestellt, an ihren freien Flächen verschiebbar aneinander.)

Die weiteren Schritte seien durch ein Konditorbeispiel veranschaulicht: wenn ein Konditor auf ebener Unterlage aus dem Kuchen ein Stück ausschneidet, indem er zwei ebene, senkrechte Schnitte zur Unterlage führt, erzeugt er die Form eines Keils, dessen gerade Zentralkante auf den beiden Grundkanten des Kuchenstücks (und der Unterlage) senkrecht steht. Bei geeignet festem Material passt das Kuchenstück auch nach Umwenden um eine halbe Drehung in die Kuchenkerbe. Diese Eigenschaft, dass ein Keil auf zwei Weisen in die selbe Kerbe passt, heiße Keil-Kerbe-Invarianz.

Durch zwei winkelgleiche Kuchenstücke (Keile) lassen sich bei geeigneter Wechsellage Paare paralleler Ebenen beziehungsweise paralleler Kanten herstellen. Dieses Verfahren bietet also eine operative Definition der Parallelität. Euklidische Verhältnisse lassen sich damit genau dann sichern, wenn das Herstellungsverfahren für die Definition der Parallelen prototypenfrei reproduzierbar ist, das heißt, wenn gezeigt werden kann, dass voneinander unabhängige Wiederholungen des Herstellungsprozesses auf gleiche Resultate führen (anschaulich: sind zwei

Flächen bzw. Kanten relativ zu einem Keilepaar parallel, so sind sie es auch bezüglich jedes anderen Keilepaares).

Nun kann die Spiegelung eines linkshändigen Dreibeins an den drei Kanten des Kuchenstücks passend durch ein rechthändiges Dreibein (entsprechende Kanten an der passenden Kerbe) realisiert werden, sofern Keil-Kerbe-Invarianz besteht, also das Kuchenstück zur Deckung mit der Kerbe gebracht werden kann, aus der es vor dem Umdrehen geschnitten wurde. So lässt sich also die Isotropie exemplifizieren und technisch erzwingen.

Der zweite, methodologische Schritt im Aufbau einer Raumtheorie, die auch mathematische Ansprüche erfüllt, besteht nun darin, das handwerkliche Produzieren der Grundformen eben, orthogonal und parallel als Verfolgen von Zielen technischer Handlungsanweisungen zu verstehen. Dadurch wird eine Art *pragmatischer Universalität* etabliert. Ein und dieselbe Handlungsanweisung kann *immer wieder gleich befolgt* werden. Sind die Handlungsanweisungen entsprechend explizit und eindeutig formuliert, erlauben sie ein einschlägiges, universelles Wissen über die dabei hergestellten Produkte. Ist z. B. eine Oberfläche korrekt nach den Vorschriften des Dreiplatten-Schleifverfahrens erzeugt, dann gilt sie per definitionem als eben und rechtfertigt damit die Erwartung, auch auf alle beliebigen Ebenen verschiebbar zu passen.

Die Idealisierung der technisch erzeugten zur mathematischen Ebene erfolgt im so genannten Ideationsverfahren dadurch, dass man sich in der weiteren Rede („Theorie“) auf die technisch beabsichtigten Eigenschaften beschränkt und zum Beispiel nicht über die Farbe oder andere materielle Eigenschaften der Oberfläche oder des Körpers spricht. Die Aussagen einer mathematischen Geometrie nehmen damit den Charakter von Zielen der technischen Herstellungsverfahren an, die man in einer „facon de parler“ diskutiert, „als ob“ sie perfekt realisiert wären. Diese Praxis, Ziele unter der (kontrafaktischen) Unterstellung ihrer perfekten Realisierung zu diskutieren, ist aus dem Alltagsleben vertraut: ob wir eine Reise mit dem Fahrplan festlegen (Unterstellung der pünktlichen Zugverbindung) oder Parlamente Gesetze beraten (Unterstellung der Gesetzesbefolgung), die kritische Beurteilung der Ziele selbst ist eine rationale Tätigkeit der Handlungsplanung.

Die Universalität dieser durch Ideation gebildeten Theorie ist bereits dadurch sichergestellt, dass die Herstellungsanweisungen keine Eigennamen für Objekte oder für Personen enthalten. Und die Transsubjektivität der so gestifteten Begriffe verdankt sich einerseits ebenfalls der Freiheit von Eigennamen, andererseits dem beweispflichtigen Wissen, dass die Wiederholung ein und desselben Verfahrens in einschlägiger Hinsicht dieselben Produkte ergibt. Wer etwa nur zwei Körper bis zur Passung aufeinander abschleift, wird keine Ebene, sondern nur eine sphärische Fläche erhalten; eine Wiederholung dieses Verfahrens lässt aber keine gleichen Krümmungsradien und damit Passung zwischen den Objekten verschiedener Verfahren erwarten. In diesem Sinne sind solche Herstellungsanweisungen relativ zu ihren Zwecken auch kritisierbar, aber sie sind qua Anweisungen nicht empirisch widerlegbar.

Damit möge der Ansatz der Protophysik zur Begründung von Geometrie als Formentheorie realer Räume, d. h. als Formen und Größen von Körpern, Hohlkörpern und ihrer Bewegungen, hinreichend erläutert sein. Der Mensch kann mit seinen Händen bei aller Asymmetrie seines Leibes räumliche Formen reproduzieren, deren Reproduzierbarkeit relativ zu den Herstellungsvorschriften beweisbar ist. Auf diese Weise kann die Homogenität im Sinne der Ununterscheidbarkeit von Punkten in der Ebene und auf der Orthogonalen sowie die Isotropie als Symmetrie bezüglich Richtungen und Drehrichtungen im Sinne der Keil-Kerbe-Invarianz gesichert werden. Aber was hat das mit den Organismusbegriffen in der Biologie zu tun?

Zum ersten ist der hier skizzierte Weg die erkenntnistheoretische Alternative zum analytischen top-down-Vorgehen naturwissenschaftlicher Theoretiker in Chemie und Physik (und der ihnen folgenden Analytischen Wissenschaftstheoretiker). Dort sollte erst der konkrete Kontext des Geschmackstests die links- und rechtshändige Form von Asparagin identifizieren. Philosophisch werden aber umgekehrt und methodisch primär von handelnden Menschen, die links und rechts unterscheiden können, symmetrische Verhältnisse technisch und begrifflich so etabliert, dass sie uns erlauben, chirale Strukturen (ob an Molekülen oder Organismen) eindeutig zu beschreiben. Im Bereich der Biologie, etwa beim Drehsinn von Schneckenhäusern oder von schraubenförmig wachsenden Bohnenranken sind damit die Mittel bereitgestellt, Ursachenforschung zu betreiben. Wenn etwa bei einer Schneckenart empirisch nur ein und nicht auch der gegenläufige Drehsinn des Schneckenhauses vorkommt, kann die Frage nach deren genetischer Festlegung begrifflich beherrscht und empirisch erforscht werden.

Auch das zweite naturwissenschaftliche Beispiel von Zeitrichtung und Kausalität ist vom analytischen Kopfstand auf die Füße zu stellen. Wo der naturwissenschaftliche Theoretiker von universellen Naturgesetzen ausgeht, die „zeitlos“, das heißt invariant bezüglich Nullpunkt, Maßeinheit und Richtung des Zeitmessens gelten, sieht der Erkenntnistheoretiker methodisch zuerst den handelnden Naturwissenschaftler. Dessen Handeln im Labor wie bei der Formulierung von Theorien hat prinzipiell und unabwendbar eine modale Struktur im Sinne der Zeitmodi Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft. Das heißt, Handeln ist immer darauf gerichtet, Sachverhalte herbeizuführen, aufrechtzuerhalten oder zu vermeiden, und damit Einfluss auf Zukünftiges zu nehmen. Handeln ist also prinzipiell immer auf Zukunft gerichtet, ist gegenwärtig qua Vollzug und speist sich aus der Vergangenheit, wo es auf Übung, Erfahrung und Wissen basiert.

Auch für den Naturwissenschaftler gilt diese „*conditio humana*“, das heißt eine menschliche Verfassung, wonach der Mensch als Gemeinschafts- und Kulturwesen – übrigens in allen Kulturen – handeln und sprechen erlernen muss und nicht etwa angeboren erhält. In welcher Form auch immer, bei diesen Lernprozessen sind Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft durch den eigenen praktischen Lebensvollzug immer bereits unterschieden.

Nun nehmen manche Naturwissenschaftler an, die Auszeichnung eines Zeitpfeils – wiederum in einem top-down-Vorgehen – naturwissenschaftlich definieren oder erklären zu können, vor allem durch den zweiten Hauptsatz der Thermodynamik. Hierin liegt aber ein methodischer Denkfehler. Denn jeder empirische Beleg für thermodynamisch gerichtete Vorgänge – man denke alltäglich daran, dass sich heißes und kaltes Wasser im selben Gefäß zu warmem Wasser vermischen, niemals aber warmes Wasser sich zu heißem und kaltem Wasser entmischt – dann ist hierfür beim Beobachter zwingend schon die Unterscheidung von früher und später erforderlich. Andernfalls könnte dieser weder syntaktisch noch semantisch eine sinnvolle Aussage über die Abfolge der beobachteten Vorgänge formulieren. Auch hier muss also das handelnde Subjekt die Relation „x ist früher als y“ mit der konversen „y ist später als x“ bereits in Handlungskontexten erlernt haben.

Nachdem damit die modalen und die ordinalen Aspekte der Zeit bereits als Kulturleistung der Alltagspraxis erkannt sind, ist dies auch für die Zeitmessung und damit für den durativen oder quantitativen Aspekt der Zeit aufweisbar: wenn Uhren nicht einfach lebensweltlich als Simulatoren des Sonnenlaufs oder der Erddrehung als öffentliche Zeit zu Organisationszwecken erfunden, hergestellt und verwendet werden, sondern als Stoppuhren im wissenschaftlichen Labor, dann geht es schon per technischer Zielsetzung der Uhrmacher um Nullpunkt- und Maßeinheiteninvarianz. Das heißt, für naturwissenschaftliche Zwecke müssen zwei nebeneinander am selben Ort laufende Uhren, unabhängig vom Startpunkt des Zeigers und den Abständen der Skalenstriche, zueinander ein konstantes Gangverhältnis haben. Diese Norm rechtfertigt sich daraus, dass auch Zeitmessresultate transsubjektiv gültig sein sollen, also keinen Eigennamen für einen Uhrmacher, einen Laborphysiker, eine spezielle Uhr oder einen ausgezeichneten Zeitpunkt der Messung enthalten dürfen.

Als Fazit lässt sich deshalb festhalten, dass alle zeitlichen Aussagen über natürliche Geschehnisse in ihrer Geltung zurückgebunden bleiben an eine technische und sprachliche Praxis, in der singuläre Individuen, nämlich handelnde Menschen, die kulturell hochstehende Kunst hervorgebracht haben, nach Rezepten technisch immer gleich zu handeln und begrifflich oder theoretisch darüber immer gleich zu sprechen.

Übertragen auf Experimente als Entdeckungs- und Demonstrationsmittel kausaler Verhältnisse heißt dies, dass ein technisches Bewirkungswissen gesucht und gefunden wird. Man spricht ja von einem Experiment nur dort, wo der Experimentator durch den immer gleichen, künstlich hergestellten Verlauf dieselben, beobachtbaren und messbaren Wirkungen erzielt. Dieses experimentelle Modell trägt auch die Erkenntnis von Kausalverhältnissen unter rein natürlichen, also nicht von Menschen hergestellten Abläufen. So gilt z. B. naturwissenschaftlich eine totale Sonnenfinsternis kausal erklärt, wenn sie als Kernschatten des zwischen Sonne und Erde getretenen Mondes interpretiert wird. Dieses Ursache-Wirkungs-Verhältnis in einem Naturgeschehen gilt genau deshalb als aufgeklärt, weil im

Bereich der geometrischen Optik dasselbe Phänomen mit einer Lichtquelle, einem Schirm und einem Schatten werfenden Objekt technisch, also künstlich reproduziert werden kann. Die Universalität von Kausalurteilen im Bereich natürlicher Geschehnissen ist auf diese Weise ebenfalls durch die Reproduzierbarkeit technischer, also künstlicher Verhältnisse belegt.

Nachdem damit in den zwei genannten Beispielen dem analytischen Vorgehen naturwissenschaftlicher Theorien vom Universellen zum Singulären und Individuellen der philosophische Gegenentwurf entgegengestellt ist, wie aus der Singularität menschlicher Individuen die Kulturleistung transsubjektiver und universeller naturwissenschaftlicher Gesetze gewonnen wird, ist zu fragen, wie diese an Chemie und Physik orientierten Beispiele auf Organismusbegriffe in der Biologie durchschlagen.

Individuen und Organismen

Aus den oben geklärten Fällen sollte nun bereits ersichtlich sein, dass Grundbegriffe einer Organismustheorie nicht wieder ausgehend von universellen Begriffen wie System, Leben, Bauplan, genetische Blaupause und deren Definitionen bestimmt werden können. Vielmehr muss statt solcher, wieder bei universellen Theorien in top-down-Richtung gehenden Versuchen als Alternative ein Anfang von unten, ein bottom-up-Vorgehen, gewählt werden.

Bei einem solchen „Anfang von unten“ lautet die erste Frage, wozu und in welchem Kontext welche Unterscheidungen gesucht und festgelegt werden sollen, die dann im zweiten Schritt aus der Lebenswelt der Wissenschaftler heraus in biologische Wissenschaft hinein hochstilisiert, verwissenschaftlicht werden.

Nun braucht niemand zu fingieren, das Wort oder der Begriff Organismus seien noch nicht erfunden. Wir sind sogar im vor- und außerwissenschaftlichen Alltagsleben bereits darin eingeübt, einen Organismusaspekt unserer selbst etwa von einem Materie-Aspekt zu unterscheiden. Wer den Leib eines Lebewesens mit demselben Verfahren untersucht wie einen Kieselstein und ihn dazu mit Waage, Thermometer, mit Volumen- oder Beschleunigungsmessungen traktiert, der behandelt Beides, Lebewesen und Stein, „nur“ als Materie. Das heißt, der spezifisch „materielle“ Aspekt wird durch die speziellen Verfahren der Kontrolle gestiftet.

Wer den Menschen dagegen wie eine Pflanze behandelt, indem er den Stoffwechsel, das Wachsen, die Fortpflanzung, das Erkranken und das Sterben (als physischen, nicht als psychischen Vorgang) untersucht, der hat die Perspektive des Lebendigen gewählt. Er betrachtet den Menschen als Lebewesen. Hier kommen die eingangs aufgerufenen Aspekte des Singulären und Individuellen ins Spiel. Sich selbst als Lebewesen zu betrachten heißt nämlich auch, sich als *Leib* (gegenüber einem physikalischen Begriff *Körper*) zu bestimmen. Teile eines Leibes sind nicht wieder selbst Leiber. Auch eine evolutionsbiologische Einordnung des Menschen in das Naturgeschehen durch die These, alle heutigen Menschen und alle heutigen

Tiere stammten von denselben Lebewesen einer grauen Vorzeit ab, betrifft den Menschen qua Lebewesen (im Unterschied zum Menschen qua Kulturwesen, das Sprache, Schrift und etwa das Fliegen mit künstlichen Hilfsmitteln vom Ballon bis zum Raumfahrzeug entwickelt hat). Man beachte aber, dass hier trotz der universellen Aussageform „alle Menschen ...“ bzw. „alle Tiere...“ dies wieder eine Verallgemeinerung ist von den kontextgebundenen Hinweisen der Art „dieser Mensch...“ (gemeint: hier und jetzt) bzw. „dieses Tier...“.

Ein Übergang von „Lebewesen“ zu „Organismus“ beginnt methodisch und begrifflich dort, wo Störungen normaler Funktionen auftauchen. Auch Naturwissenschaften beginnen historisch nicht damit, dass irgendein Genie sich den Zweck setzt, heute ad hoc eine neue Disziplin wie die Physiologie zu erfinden und darüber ein Lehrbuch zu schreiben. Neue Disziplinen entstehen nach und nach aus alltäglichen, vor- und außerwissenschaftlichen Praxen durch allmähliche Verwissenschaftlichung.

So wird etwa auch das „Sehen“ nicht durch eine sinnesphysiologische Lehrbuchdefinition in die Welt kommen, sondern durch eine elementare Aufmerksamkeit für Sehstörungen in einer Praxis unter Sehenden, die über diese Praxis auch sprechen können. Schon das kleine Kind lernt, dass wir mit den Augen sehen (und mit den Ohren hören), weil die einfachste Störung des Sehens schon mit dem Verschließen der Augen beginnt, aber eben auch bis zu den durch optische Sehhilfen behobenen oder gar nur operativ behebbaren Sehstörungen reichen.

Das heißt, eine Naturwissenschaft von spezifischen Organleistungen greift immer und unausweichlich auf die lebensweltliche Praxis des Vollzugs zurück. Wer nicht schon aus dem normalen Lebensvollzug unter Gesunden weiß, was Sehen ist, wird auch keine Naturwissenschaft darüber entwickeln oder verstehen können. Die Sinnesphysiologie hat ihre Gegenstände (und übrigens auch ihre Methoden: die Physiologen einigen sich über das im Experiment Gesehene) nicht top-down aus Organismustheorien, sondern bottom-up aus gelingenden Alltagspraxen. Hier sind keine Körper-Geist-Probleme durch Kausalerklärungen von der Netzhaut zum Sinneserlebnis zu bewältigen; diese Probleme entstehen vielmehr erst dadurch, dass eine erlebte Funktionsstörung kausal durch ein experimentelles Funktionsmodell erklärt werden soll. Ob eine solche Erklärung erfolgreich ist, entscheidet sich an einer Behebung der Störung entsprechend ihrer kausalen Erklärung, über die wieder der sehende, geheilte Patient zu urteilen die letzte Autorität ist.

Auch hier finden sich also wieder die methodischen Reihenfolgen, wonach zunächst situationsabhängig und kontextbestimmt singuläre Störungen an Individuen auftauchen, die dann durch wissenschaftliche Methoden einer universellen und transsubjektiven Beschreibung und Erklärung zugänglich gemacht werden.

Organismus als System

Systemtheoretische Beschreibungen von Lebewesen als Organismen werden gern mit dem Scheinproblem belastet, dass die Leistungen des Gesamtsystems nur bei Kenntnis der Funktionen der Teilsysteme möglich ist, diese aber wieder nur relativ zu ihrem Beitrag im Gesamtsystem zu bestimmen sind. Dies ist ein (methodologisches) Scheinproblem, wie sich schon an der technischen Herkunft der Systemtheorie aus der Netzwerktheorie der Elektrotechnik ersehen lässt. Dort gibt es eben nicht nur die systemtheoretische Beschreibung des fertigen Systems in voller Funktion, sondern erst einmal dessen Erfindung, Konstruktion und Herstellung. Diese Prozeduren finden immer Schritt für Schritt statt, und für diese Schritte sind methodische Reihenfolgen unverzichtbar. Sie beginnen bei der Feststellung des Systemzwecks, also bei einem Lastenheft, in dem erwünschte Funktionen festgelegt werden. Dann können im zweiten Schritt Mittel zur technischen Realisierung geplant und im dritten Schritt technisch realisiert werden.

Bei natürlichen Systemen, die „in natürlicher Weise“, also aristotelisch gesprochen „von selbst“ entstehen, bildet sich die methodische Ordnung der Schritte zur Herstellung künstlicher Systeme auf das Formulieren von Modellen für bestimmte Leistungen ab. Das heißt, hier geht es nur darum, dass der Biologe in seinen anatomischen, physiologischen, biochemischen und genetischen Beschreibungen geordnet vorgeht und, diesen Ordnungen entsprechend, empirische Kontrollen seiner Modellierungen vorsieht.

Scheinprobleme der Art, dass aus systemtheoretisch motivierten Rückkopplungen Fragen entstehen wie diejenigen, ob Organismen Organismen oder Hirne Hirne erforschen können, entstehen dabei nicht. Solche Scheinprobleme beruhen auf Kategorienfehlern, denn weder Organismen noch Hirne forschen, sondern nur zweckrational handelnde Menschen. Organismen und Hirne dagegen werden begrifflich und labortechnisch von Menschen konstituiert und etabliert. Dann kann der Mensch sich und andere Lebewesen relativ zu den Zwecken seiner Wissenschaft als Organismus mit Organen beschreiben und erklären.

Literatur:

- Atmanspacher, H. and Filk, T. (2012), Determinism, causation, prediction, and the affine time group. *Journal of Consciousness Studies* 19 (5/6), pp. 75 – 94.
- Bishop, R. C. and Atmanspacher, H. (2006), Contextual emergence in the description of properties, *Foundations of Physics* 36, pp. 1753 – 1777.
- Frege, G. (1892), Über Sinn und Bedeutung, *Zeitschrift für Philosophie und philosophische Kritik* 100, pp. 25 – 50. wieder in *Patzig, G. (Hg.)* (1962), *Funktion. Begriff, Bedeutung. Fünf logisches Studien*, Göttingen.
- Janich, P. (1992), Die technische Erzwingbarkeit der Euklidizität, in: Janich, P. (Hrsg.), *Entwicklungen der methodischen Philosophie*, Frankfurt a. M., pp. 68 – 84.

- (1997), *Das Maß der Dinge. Prototypik von Raum, Zeit und Materie*, Frankfurt a. M.
 - (2012), Nach Oskar Becker und Paul Lorenzen. Russell-Probleme der Geometriebegründung, in: Mittelstraß, J. (Hrsg.), *Zur Philosophie Paul Lorenzens*, Paderborn, im Druck.
- Lorenzen, P. (1961), Das Begründungsproblem der Geometrie als Wissenschaft der räumlichen Ordnung, in: *Philosophia Naturalis* VI, Heft 4, pp. 415 – 431.

Addresses for correspondence:

Prof. Dr. Peter Janich
em. Professor für Philosophie
Institut für Philosophie
Philipps-Universität Marburg

Am Galgenberg 5
35282 Rauschenberg
Tel. +49-6425-6245
e-mail: peter.janich@t-online.de

Is the term “individual” universal for organisms?

Jürgen Bereiter-Hahn

Abstract. Individual similar to the term entirety (Ganzheit) seems to be constitutive in treating questions of organisms and their self-identity regardless of being open systems changing matter or shape. What constitutes self-identity within a continuously changing object, how can it be distinguished from other similar living entities, thus what constitutes an individual?

The following parameters are supposed to constitute an individuum in the organismic world: indivisibility, continuity and constancy of the genetic material, defined boundaries with the environment and spatio-temporal coherence.

Indivisibility as the central linguistic component of the term individual is of limited value only for the constitution of an object's individuality. Organisms in general are compound structures endowed with the ability of regulation, therefore separation of some components may be tolerated without destroying their living status and the excised components themselves may give rise to a new organism. However, in combination with other parameters indivisibility may well be a decisive partner in the cases e.g. of mono-nuclear unicellular organism and of most of the metazoans if we consider regeneration as a means to re-establish integrity of an individual.

Continuity and constancy (with some reservations) of the genetic material indeed is a factor constituting self-identity within changing morphology, but it is not sufficient to constitute individuals in the case in all those organisms reproducing asexually. For this other properties i.e. spatial separation from ancestor or sister organisms would be required.

Boundaries between living organisms and their *environment* mostly are formed by “dead” materials (e.g. mucus, shedding cells). In particular the distinctions within an organism towards the “internal environment” are not strict in cases of commensals contributing strongly to the host’s physiology, what becomes most prominent in obligatory symbiotic units. In these cases the organisms involved in the formation of such a compound organisms have different genetic constitution and restricted autonomy as is typical for integration into a compound unit. Thus two further issues are related to determination of individuals, the environment and autonomy relations within hierarchic structures. One way to increase complexity of organisms during evolution is the integration of environmental factors (e.g. endosymbiont formation, formation of cell aggregations). As long as the organisms forming a compound system (i.e. a syntrophic or symbiotic aggregate) the term “*integrated environment*” expresses the contradictory status of genetic difference to the hosting organism on one side and the subtle interaction as a part of the host’s physiology.

The term individual is strongly related to our comprehension of the hierarchical character of organisms, societies or ecosystems. In fact the hierarchy used to describe any composite system may not be understood as inevitable top down control, when the parts have to obey signaling produced by the whole rather the parts are signaling by themselves and thus influencing the whole as well, the parts retain some autonomy. This is ubiquitous but probably most pronounced in plants (P. Nick, this issue).

Spatio-temporal coherence as a parameter defining the individual status is based on an understanding of the hierarchical structure of living systems and “superorganisms”. Although generally accepted hierarchy within organismic organization might not be as strict as assumed by many biologists rather show interlevel interactions as described by Paul Weiss (see contributions of Drack and of Rosslenbroich, this issue). Therefore the question what constitutes individuality of a system needs to be discussed from both ends of the hierarchy, top down as well as bottom up. From the point of view of the total system (the one highest in hierarchy) the time scale of existence of the whole system and its members will be decisive whether the higher ranking unit can be attributed individuality, from bottom up the degree of independence (autonomy) of the members on the higher ranking organizational level determines the individual character of the system with higher “rank” and therefore higher complexity. In this case it does not matter whether the whole system is made up of single cells or individual organisms either of the same kind or different. As a consequence, no universal characterization or defini-

tion of individuals can be given for biological entities, it is even possible that inter-laced types of individuals are formed within the hierarchies of biological entities.

Introduction

Attending a lecture by Günter Rager on “The idea of humankind” within an interdisciplinary lecture series on cultural anthropology (Templeton Research Lectures, Frankfurt, 2009/10) I felt challenged by the difficulties, in fact the lack of definition, of self-identity of individuals continuously changing throughout their life time. This was the initiation to write this article on the term *individual* in biology.

“Life, organism, species, information, individual” are some of the terms constitutive for discussions in biology. Some ambiguity in meaning is common to all these terms because they are theoretical and not practical terms (Janich and Weingarten, 1999), they describe some specific items in life sciences but also are metaphoric. As a consequence these terms retain their ambiguity in scientific discussions if not explicitly defined. When nobody really cares, probably because of the assumption that with increasing understanding of biology they might sharpen, such ill-defined terms are restricted in their functionality. The topics to be described remain diffuse and this hampers scientific progress because a broad range of interpretations and thus for misunderstandings is opened. An opposite approach is to abstain for using such terms because they are considered dispensable, e.g. in the case of molecular genetics, and may be supposed to be replaced by mere physical terms. But this procedure itself is a presumption narrowing scientific attendance to a restricted concept of biosciences. On the basis of daily life experience of biology which is dominated by recognition of metazoans visible with the naked eye as are insects, worms, and vertebrates, the term individual seems to be clear and does not require further discussion. However, its use in a scientific sense in biology immediately raises questions on its validity as a general descriptor in life sciences including plants, fungi and unicellular organisms. The aim of this essay is to discuss the various facets of this “simple” term individual.

Hierarchies of individuality

Bernhard Rensch (1968) states that “all creatures can be classified in a hierarchic manner, and the most basic units are the *individuals*, biochemical systems which despite continuous metabolic exchange exhibit constant characters through a longer or shorter time interval. This applies to all living entities, animals and plants as well”. Thus he considers the term individual together with hierarchic organization existing for a certain time as constitutive for living organisms. According to the cell theory (established by Theodor Schwann and Matthias Jakob Schleiden) individual living cells represent the basic unit of all living organisms. Whether the possibility to identify a unit being alive is sufficient to attribute individuality as to cells in a multicellular organism is a question which has to be raised. The answer will differ whether we consider plants or animals (see contribution of P. Nick, this issue). In animals these units mostly lack autonomy. In a comparable way this has to be discussed for individuals within a society for which they are constitutive entities. In the case of human societies, this superordinate entity restricts the freedom of individuals but also provides the chance to reflect on themselves as independent units, what brings the terms individual and entirety (*Ganzheit*) very close together (Litt, 1961).

Phenomena of life may be described as a product of *systems*. If we deal with evolutionary processes other descriptors are more appropriate, i.e. individual, population, species. These terms cannot be directly transformed into each other. An individual might well be described as a system but whether a system is incumbent to an individual cannot be decided in a general way. The term individual is not applicable to species and populations, what has to be explicated and will be discussed in the light of evolutionary selection.

The main problem is to outline the extent of validity of “*individual*” in life sciences. For sure, there is no doubt that a dog, a guinea pig, a carp or a human being exist as individuals.

Individuality of humans encompasses many more attributes than just physically identifiable existence, it is the uniqueness of the personality including history, the history of experience as well as the developmental biological history from the zygote to the embryo, to the fetus, the newborn, the child, the adult, the aged and the dead body. Thus an individual undergoes continuous alterations, the term individual describes the static moment, the self identity.

Individuality is in danger if an individual becomes part of a mass, it loses the freedom for self determined decisions, it loses its distinction. This is the point where human societies form the idea of humankind by the way the members interact with each other and with the society, how a society respects the uniqueness of individuals.

In everyday life context individuality can be defined with sufficient precision. Based on this root of unambiguous understanding the term is extended into scien-

tific disciplines where general theoretical determinants are required which – as we will see – are not of general applicability.

The problem is stated.

What constitutes an individual, what is its manifestation in the living world?

1. Following the word, an individual should be impartible (“non divisible”)
2. In biological terms the continuity of a specific DNA-sequence (or more general: nucleotide sequence) e.g. starting from the nucleus of a zygote, may be constitutive.
3. An individual should be spatiotemporally separable from other individuals
4. The constituting parts show spatiotemporal coherence and autonomy.

Although just one of these four topics would be sufficient to constitute an individual, all are fulfilled in the case of human individuality. But – as has been pointed out by many biologists (e.g. Ziegler and Bresslau, 1912) their descriptive value is very limited in the case of all asexually reproducing organisms, of syncytia, of plants and of eidetically constructed units i.e. species etc. . These attributes cannot be applied to the description of entities outside the “living world”, i.e. to artifacts even if they are unique. Thus all our considerations will be restricted to organisms in the sense it is used in life sciences. Whether the term organism can be extended e.g. to societies, cities or states is an interesting question and depends on our definition and the role of individuals.

1. Indivisibility

This attribute is closely related to spatiotemporal coherence. The opposite term would be “dividual”. This is the name (“Dividuum”) v. Bertalanffy (1949) denominates unicellular organisms which end their existence by division into daughter cells. However, this type of division into identical offspring yields new individuals it does not violate the character of indivisibility of individuals as entities clearly separated from their environment (their “surround” as pointed out by P. G. Layer, this issue). Formation of unicellular twins also falls into this category, as do experimentally produced multiple descendents of a single zygote shown first by Wilhelm Roux (1888) and Hans Driesch (1892, 1893). Indivisibility in this sense means that functionally important properties are lost by falling apart. On the other hand, an organism may lose cells or larger parts and survive either in a reduced form or reconstitute the original entirety to a certain degree by regeneration. If the lost parts do not form a new organism, the loss is just an event in the

individual's life. Some animals (e.g. Hydra, flatworm) are able to regenerate their full body from small pieces of the tissue or organs and by this several individuals are formed by artificial partitioning. The same is true for plants in general. New plants may grow from branches or leaves. In a laboratory environment, single cells brought into culture might be grown to new plants. In these cases the individual organisms are composed of repetitive units (many leaves or branches etc.; tapeworm repeating units; cells if they are not terminally differentiated and can return to a quasi embryonic state) of variable number which still maintained some self-reliance, which shows that the statement of the hierarchical organization of organisms does not work unlimited on the level of cells (see contribution of P. Nick, this issue). Further examples are found in many classes of animals, plants and fungi. Marine Coelenterates may produce large numbers free swimming medusas (jelly fish) from sessile polyps by serial partitioning called strobilation. Each medusa is an individual, which can clearly be distinguished from others, it is a whole organism with spatio-temporal coherence. Before the jelly fish are swimming away they are part of the polyp colony. This situation opens a series of questions for defining individuals: Is the colony and individual, the single polyp which, however, is interconnected by a system of tubings to the other polyps in the colony and distributing nutrients throughout the colony, or is the single medusa the individual? Within this hierarchy all three levels may be called individuals. According to the indivisibility postulation the colony has the lowest status, because the single polyps can well survive, despite the interconnections and physiological interactions between the polyps they are entities with the ability to survive by their own, they have almost full autonomy. The release of the free living medusas at the same time marks a change from asexual to sexual reproduction and is a process of individual formation ("individualization"). In addition this process is connected to the occurrence of ageing and death.

Fungi and slime molds may extend hundreds of meters. Within their cytoplasm billions of nuclei are engaged in genetic control of these giant organisms. Disrupted parts containing at least one nucleus are able to survive and give rise to another giant. Therefore the situation is similar to colonies, although on the level of a single mass of cytoplasm (syncytium). Compound organisms made up by the interactions of hosts and symbionts represent a further example of ambiguity in the definition what is the individual. Bernhard Rensch (1968) calls these entities correctly „Individuen höherer Ordnung” (higher order individuals). By this he takes into account the wholeness of an organism.

Ernst Haeckel (1866) saw all these problems and proposed to overcome those by defining a series of individual terms, distinguishing between physiological and morphological individuals (bionts). In the 19th and beginning of the 20th century biologists introduced a very detailed terminology. They invented a life science related language separated from everyday terminology, to be used specifically in science. Most of this science related language is no longer in use, since increasing knowledge and comprehension seemed to supersede the application of a biology

specific terminology. The languages of physics and chemistry are supposed to be sufficient, and all those items which abscond from this type of description are considered “soft science” which may be described in terms of everyday speech derived from social interactions. Contemporary biology suffers from this restriction because its limitation becomes increasingly apparent.

Conclusion (1): Indivisibility is of limited value for the constitution of an object’s individuality. Organisms in general are compound structures endowed with the ability of regulation, therefore separation of some components may be tolerated without destroying their living status and the excised components themselves may give rise to a new organism.

2. *Continuity and constancy of a specific DNA-sequence.*

Continuity and constancy of a specific DNA composition constitute the uniqueness of an individual, and most biologists would admit that this is sufficient to constitute an individual. Indeed, in sexually reproducing organisms fusion of gametes evolved via meiotic divisions, a mechanism producing extreme variability, guarantees the uniqueness of the genome of all of the offspring individuals. Although uniqueness is not the same as is individuality, it is a necessary attribute which allows to identify individuals. Roughly this spatiotemporal coherence of the genome works well as a conserving element, because the genome is the same from the zygote via the billions of somatic cells. Minor deviations are given by somatic mutations, epigenetic changes and by the genetic differences among sex cells. But the latter just indicate the arising new individuals. As pointed out, an individual is more than just the continuity of its material basis, it includes its history as well. On the level of genetic material life history is preserved in epigenetic adaptations. Constancy of genetic constitution will be violated in cases of gene therapy, e.g. mice which have been “humanized” by replacing their immune cell system with a human one (Melkus et al., 2006) still would be identified as individuals, as the same individuals they were before transplantation, but the genetic constitution present in the zygote has been altered at least in parts of their organs (bone marrow and peripheral immune cells).

Constitution of individuality by spatiotemporal coherence of the genetic material fails in all cases of asexual reproduction. In these cases the offspring may be genetically identical to the parent organism, in the case of colony formation or of plant propagation via stolons (Fig. 1) or growth of new individuals from parts of a plant (e.g. outgrowth from a leaf or branch or from tubers) or an animal (e.g. colony formation) or outgrowth of hyphae in fungi. How to separate individuals in these contexts? This is possible only by a practical approach, experimental interaction separating the offspring from its ancestors by mechanical interaction and accepting that the newly generated autonomous individuals are part of a clone.



Fig. 1: Stolones are growing out of strawberry plants bearing newly developing plants which finally form roots and become separated from the mother plant after the stolone connection disintegrated.

Conclusion (2): Continuity and constancy (with some reservations) of the genetic material indeed is a factor constituting self-identity within changing morphology, but it is not sufficient to constitute individuals in the case in all those organisms reproducing asexually. For this other properties i.e. spatial separation from ancestor or sister organisms would be required.

3. Spatial separation

Continuity of a given genetic constitution and spatial separation of an organism are considered to be “strong” parameters to constitute an individual, to constitute self-identity throughout its existence, independent of physiological or morphological alterations. Annihilation of separation, i.e. by the fusion of gametes, may be a prerequisite for a new organism to originate, or introducing boundaries causing spatial separation may be another mechanism to establish new individual organisms (e.g. fission of bacteria, cell division). The word separation may not be taken

strictly in this context because living always depends on exchange of materials and energy. Living systems are open systems continuously changing their components and structure while maintaining their self-identity and being delimited by a boundary layer separating the living organism from its environment. Thus no organism is by itself, it always is embedded in a system of relationships with the surrounding world.

But what is the surrounding world? This problem has been recognized sharply by biologists in the early 20th century as are Jakob von Uexküll (1931) and Hans Driesch (1931). v. Uexküll used the term environment (Umwelt) in the sense of the individual world of recognition describing the subjective universe, thus being closely related, or may even be considered as a part of an individual. Because of this assignment to the term environment, Hans Driesch (1931) introduced the term “medium” designating the total nature being in a causal relationship to an organism (“absolute medium”). This absolute medium implies e.g. food and everything challenging the organism. The fraction of entities which is inside an organism but still is not integrated he calls a “relative medium” (e.g. ingested food, infectious units in the body), and the organs of a body are „reciprocal medium“ to all the others. And, indeed, these distinctions address a question in determining the boundaries of an individual which became more significant with time and increasing knowledge: The architecture of metazoans is derived from a tube like structure. Therefore at least two types of boundaries are present, the outer ones and the inner ones delimiting the lumen of the tubes, i.e. of the intestinal tract, the respiratory tract and the urinary tract. Since the detection of hormone like interactions between the bacterial community in the gut and the endocrine system of humans their separation as an entity not being part of the individual mammal became questionable. These gut microbials altogether form an inner organ with 100 times the total genetic material contained in all cells of the human body (Forsythe et al. 2010). These gut microbes seem to be involved in the development both of the enteric nervous system and the neural development in the brain. A disordered balance among the gut microbes is supposed as a factor causing obesity and inflammatory bowel diseases. The bacterial commensals may be associated with the normal functioning of the nervous system as well (Forsythe et al., 2010). This very delicate functional intermingling of genetically absolutely diverse systems is not in agreement with our understanding of individuals showing spatial separation, genetic identity of cells and tissues and continuity of propagation of the genetic material. The same applies to all forms of obligatory symbiosis. Hans Driesch’s distinction of “relative medium” may be an adequate description. However, the term “medium” is misleading and may be replaced by “*integrated environment*” which expresses the contradictory status of genetic difference to the hosting organism on one side and the subtle interaction as a part of the host’s physiology. Endosymbionts on the level of protists can be treated in a corresponding way and during evolution some of the endosymbionts became organelles (e.g. plastids, mitochondria) and thus an indispensable part of most cells, but integrated into

their control systems as subordinated units. However because of mutual interactions of organelles with gene regulation in the nucleus subordination never is a one way process, the next higher level of organization depends on the activities of the subordinates as well as the subordinates depend on signals from the higher organizational levels. This again questions the statement of hierarchy emphasized by B. Rensch (1968). In plant a hierarchical structure is almost missing and replaced by weak coupling of cellular oscillators (P. Nick, this issue).

After dealing with boundary conditions inside an organism we have to discuss the boundary conditions between an individual and its external environment. In all living organisms we find a general principle of boundary arrangement towards the outside: The formation of one or more limiting layers which do not belong to the vital parts of the organism but are produced by it. Never the living cell (delimited by a plasma membrane) directly faces the environment. The simplest form is the presence of a surface mucous layer (e.g. a glykocalix), or a wax, cell wall (made up of cellulose combined with other components) or chitin layer (e.g. surface of plant leaves, surface of fungi, insects, crustaceans etc.). Often dead cells or layers of dead cells comprise the boundary structure (e.g. keratinized epithelia of vertebrates, bark in plants). Thus the transition from the living organism (delimited with the outermost plasmalemma) to the "hostile" environment is discontinuous and mediated by at least one layer of material which is dispensable to the individual.

Spatial extension also fails to define the borders of an individual in colony forming organisms or those reproducing asexually. Formation of new plants along stolones may represent a transient connection to the mother plant and fall apart after the new plants have developed their roots. Such clones are genetically indistinguishable but may finally be composed of spatially separated individuals (Fig. 1). All multicellular organisms exhibit a hierarchic structure, starting with organelles, cells, tissues etc.. The smallest unit which may be called alive is the single cell. However, outside biological laboratories, single cells derived from multicellular organisms may not be able to survive. The term individual in these cases only defines a structural and physiologic unit which lost its self-sustaining independence by subordination to a composite functional unit, which vice versa depends on activities of the subordinated parts, thus limiting the term "hierarchic" to a metaphor. Reductionistic views of biology are based on the view of hierarchic organization because it is a good basis to investigate separately the different levels of organization. In case of holistic views this no longer is applicable.

Conclusion (3): Boundaries between living organisms and their environment mostly are formed by "dead" materials (e.g. mucus, shedding cells). In particular the distinctions within an organism towards the "internal environment" are not strict in cases of commensals contributing strongly to the host's physiology, what becomes most prominent in obligatory symbiotic units. In these cases the organisms involved in the formation of such a compound organisms have different

genetic constitution and restricted autonomy as is typical for integration into a compound unit.

4. *Spatiotemporal coherence of the total and its constituting parts.*

The hierarchical organization of organisms, as described above, implies the subordination of the parts to the total but also the dependence of the total on the parts. The parts lose some of their autonomy, i.e. they differentiate to become specialized for some functions depending on their position within an organism. Each single cell may still pass through a life cycle whilst the homeostasis of the total is preserved. This means that the time scale of the processes is different on the various levels of organization: the parts act on a smaller time scale than the whole, the total organism. The term steady state (*Fließgleichgewicht*) was introduced to describe biochemical, physiological processes in living organisms (v. Bertalanffy, 1950). However, we now understand that also structures are subjected to a continuous change of their components and of their morphology. Thus, “Fließgleichgewicht” can be applied to all components of living organisms. In this sense spatio-temporal coherence means the *virtual* constancy of spatial identity in time of the total, while its parts are continuously changing in an ordered manner without jeopardizing the total. The individual (the whole) keeps its identity as related to its environment which acts as a reference. These considerations open the discussion whether super-organismic systems (e.g. Hölldobler and Wilson, 2008) can be designed as individuals.

A few examples:

Swarming in birds or fish – all the members of a swarm react in a coordinated way, as they would follow a higher order principle. The swarm determines the behavior of the members. Also humans might behave like such a swarm, e.g. in a pop concert – everybody is moving at the same rhythm, all the people are clapping the same way, the mass acts as a single individual. Such swarms are spatially limited although not very sharply. The main criterium whether we deal with a super-organism is the time scale for the persistence of the superstructure and that of the single component. In the case of swarms the time scale of the single individual exceeds that of the life time of the swarm, therefore swarms cannot be regarded as superorganisms.

Societies

The situation differs in case of long lasting societies, i.e. colony formation by many insects as are for instance ants or in the case of obligatory symbioses. The principle of identical DNA cannot be applied to such units, because symbioses are composed of genetically different partners by definition and also societies may

include several genomes. However, based on a distinction according to the time scales valid for the parts and the society of symbiotic organism these can be considered as superstructures representing individuals. In societies (e.g. societies of ants, bees, termites) the members have to subordinate and the society is empowered to regulatory processes, e.g. after death of the reproductive queen in bees or ants. Thus societies represent hierarchical structures which may be accepted as individuals on the basis of their spatio-temporal coherence, consisting of parts which undoubtedly are identified as individuals but which – in addition - are prone to serve the whole society thus being of subordinate character as well.

Human societies differ in so far the members may retain much of their independence, but despite this fact the societies remain identifiable units. In human societies the loss of autonomy of the single members may be much less than in insect societies where life state, genetics and position within the ivy determine function inevitably. Individual decisions are only possible for operational activities, i.e. whether an obstacle is circumvented on the right or left side or which blossom is visited or which prey is captured. By dictatorial leaders maintenance of relative autonomy in human societies may be regarded violating the individual character of the nation and therefore being a menace to the public.

Ecosystems – Gaia

Ecosystems and the ultimate ecosystem “earth” represent an extreme case of “superorganisms”, i.e. units acting and being affected as a whole with members of very different properties and history. But just this multifaceted composition constitutes a unit which certainly exists on a much longer time scale than the single members and therefore may be regarded as a coherent system as was pointed out impressively by the Gaia-hypothesis of Lovelock (1988; 1989) also supported by Lynn Margulis. Gaia develops with the interdependence of organisms, climate and other abiotic factors. Its limitation to the planet earth also provides spatial separation. On the other hand many of the organismic members of Gaia maintain a certain degree of autonomy despite their dependence on all the environmental factors controlling ecological systems, the constituting organisms are autonomous but not autarkic (see Edlinger, this issue). This fact distinguishes ecosystems e.g. from most multicellular organisms which require subordination of their cellular constituents. Let us assume a muscle cell. This certainly is an identifiable unit, so far shows a properties of an individual, however it is not surviving and functioning outside the body, with the exception of very specific experimental conditions. Members of ecosystems mostly have a higher degree of independence, the mutual interactions are weak, thus the whole would not be defined to be an individual according to this context.

Species (and populations)

From an evolutionary point of view the species as a superorganismic unit is of outstanding importance. If we speak of species maintenance as a goal to survive

selection, species is treated as an individual, as a unit which has “life” by its own. Thus we have to go a bit deeper into the meaning of “species”. First of all “species” refers both to a taxonomic category and to a biological concept (Futuyma, 1986; Edlinger 2009). An important part helping to understand and to conceive the world by description and other forms of investigation is to categorize the diversity of objects. Therefore phenomenological characters have been used to order the world of living organisms into a hierarchy of taxonomic trees. More recently molecular genetics knowledge (genetic sequences) has broadened this phenomenological approach. The basic unit in this hierarchical system is the species. Such idealistic setting does not necessarily coincide with reality, i.e. correspond to identifiable organismic entities. Therefore biological concepts of species have been developed and widely discussed, in particular in relation to their role in organismic evolution. The most generally used species concept is that of a closed gene pool (Mayr, 1967; Mayr and Bock, 2002), i.e. the group of individuals with the potential to breed successfully with each other, population describes the group of organisms which really does it. In fact this definition restricts to sexually reproducing organisms, on the other hand a closed gene pool would be reached immediately when reproduction is only asexual. I am not going to discuss here the many facets of the term species, only this aspect which is related to the question whether this unit could be treated as an individual. The reason for this - probably crazy - question lies in the way biologists are talking about species, when they assign to a species an ambition to survive (Bestreben zur Arterhaltung). If such a phrase should make sense, a species has to show some properties typical for an individual, otherwise there could not be any ambition and not a survival of a species. These terms would only be metaphoric. Based on a descriptive usage of the term we could state that a new species arose, or that a species became extinct, meaning that at starting from a certain time a gene pool has been closed or that no more members belonging to this gene pool are existing. In my opinion the term super-organism would not be applicable to a species. All the individuals belonging to a certain species are absolutely independent of this type of community, no subordination occurs. This is in agreement with the fact that all taxonomic classifications are theoretical constructs of the human mind, insofar the concept of species and species as a taxonomic unit do not differ. Thus only the individual organism might have an “ambition to survive and to propagate”. This property is constitutive for living organisms and has been exemplified by many philosophers as well including Kant and Hegel (see contribution of Khurana, this issue). But also this is nothing remarkable because any self-reproducing system by definition will be constructed in a way to do it or it will be waived. After a history of life lasting billions of years organisms, thus self-reproducing systems which only have the ability, the *potential*, to reproduce but don't do it, would not be existent. Thus the phrase “ambition to survive and propagate” is just a tautologic description for an organism as a self reproducing system.

Conclusion (4): Spatio-temporal coherence as a parameter defining the individual status is based on an understanding of the hierarchical structure of living systems and “superorganisms”. Although generally accepted hierarchy might not be as strict as assumed by many biologists. Therefore the question what constitutes individuality of a system needs to be discussed from both ends of the hierarchy, top down as well as bottom up. From the point of view of the total system (the one highest in hierarchy) the time scale of existence of the whole system and its members will be decisive whether the higher ranking unit can be attributed individuality, from bottom up the degree of independence (autonomy) of the members on the higher ranking organisational level determines the individual character of the system with higher “rank” and therefore higher complexity. In this case it does not matter whether the whole system is made up of single cells, individual organisms either of the same kind or different. As a consequence, no universal characterization or definition of individuals can be given for biological entities, it is even possible that interlaced types of individuals are formed within the hierarchies of biological entities.

Acknowledgement

I am very grateful to the institutions supporting the interdisciplinary workshop on basic terms in an organismic theory, held in Kloster Johannisberg, Geisenheim, Nov. 2010: Vereinigung der Freunde und Förderer der Goethe-Universität Frankfurt am Main; LOEWE Schwerpunkt PräBionik; Alfons und Gertrud Kassel-Stiftung, Frankfurt Institute for Advanced Sciences (FIAS).

References

- Bertalanffy, L. v. (1949). *Das Biologische Weltbild*, Bd. I. A. Francke AG. Verlag Bern.
- (1950). The Theory of Open Systems in Physics and Biology. *Science* 111, 23-9.
- Driesch H., (1892) *Entwicklungsmechanische Studien III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen*. *Z. f. Wiss. Zool.* 55, 1-9.
- (1893) *Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideeies*. *Anat. Anz.* 8: 348-357.
 - (1931) *Das Wesen des Organismus*. In: *Das Lebensproblem im Lichte moderner Forschung*, (H. Driesch and H. Woltereck, eds.), Quelle & Meyer Verlag, Leipzig.
- Eddinger, K. (2009). *Darwin – auf den Kopf gestellt. Was bleibt von einer Ikone*. Edition Vabene, Wien-Klosterneuburg.

- Forsythe, P., Sudo, N., Dinan, T., Taylor, V.H., Bienenstock, J. (2010) Mood and gut feelings. *Brain, Behavior, and Immunity*. 24(1), 9-16.
- Futuyma, D. J. , (1986). *Evolutionary Biology*, Sinauer Ass. 2nd ed..
- Haeckel, E. (1866) *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Deszendenz-Theorie*. Vol. 2, Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Verlag Georg Reimer, Berlin.
- Hölldobler, A. and E.O. Wilson, (2008). *The superorganism: The beauty, elegance and strangeness of insect societies*. Norton Publ. New York & London.
- Janich P. and Weingarten M. (1999) *Wissenschaftstheorie der Biologie*. UTB für Wissenschaft, Wilhelm Fink Verlag München, pp 101-150.
- Litt, T. (1961) *Mensch und Welt. Grundlinien einer Philosophie des Geistes*. Quelle & Meyer, Heidelberg, pp 23-24.
- Lovelock, J.E. (1988) *The Ages of Gaia. A biography of our living earth*. W.W. Norton&Co. New York and London.
- (1989) *Geophysiology, the science of Gaia* . *Reviews of Geophysics* 17(11), 215-222.
- Mayr, E. (1967) *Artbegriff und Evolution*, Parey Verlag Hamburg.
- Mayr, E. and W. Bock, (2002) *Classifications and other ordering systems*. *Z. f. Zoolog. Systematik u. Evolutionsforsch.* 40, 1-25.
- Melkus, M.W., et al. (2006). *Humanized mice mount specific adaptive and innate immune responses to EBV and TSST-1*. *Nat. Med.* 12, 1316-1322.
- Rensch, B. (1968) *Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage (Panpsychistischer Identismus)*. G. Fischer Verlag, Stuttgart p. 25-33.
- Roux, W., (1888). *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo*. Nr. 5. Über die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte: *Virchows Arch.* 114, 133-153; 246-291.
- Uexküll, J. von (1931). *Der Organismus und die Umwelt*. In: (Das Lebensproblem im Lichte moderner Forschung, H. Driesch and H. Woltereck, eds.), Quelle & Meyer Verlag, Leipzig.
- Ziegler H.E. and E. Bresslau, (1912) *Zoologische Wörterbuch*, 2nd ed., Verlag Gustav Fischer, Jena p. 3256.

Key words: individual, hierarchy, integrated environment, superorganism, spatio-temporal coherence, continuity of genetic material, impartibility, boundaries of an organism.

Prof. Dr. Jürgen Bereiter-Hahn
Institut für Zellbiologie und Neurowissenschaften
Goethe Universität Frankfurt
Biologicum
Max von Lauestrasse 13
D60438 Frankfurt am Main
Email: bereiter-hahn@bio.uni-frankfurt.de
Tel.: 06192 25668

Autonomy versus rhythm – What is needed to build a plant organism?

Peter Nick

Abstract. This essay develops a conceptual framework for a theory of plant organisms. This framework has to consider the specificities of the plant lifestyle: the lack of contiguous borders, a centrifugal architecture based on continuous addition of modular elements, the lack of developmental hierarchy, a strong autonomy of individual cells, the absence of cell-lineage or predefined developmental programmes, and, most importantly, the lack of physical body *contiguity* (defined as continuous interface between internal and external space). The challenges posed by these constraints are met by an organisation that is highly modular. This “LEGO principle” of plant organisation becomes manifest on the level of architecture (as so called telomes, modules comprising vascular tissue accompanied by ground tissue that can differentiate into vasculature), cellular organisation (as innate polarity of individual cells), and genetics (as modular genetic programmes

that can be rearranged in time to yield a great variety of combinations). The assembly of these versatile modules is controlled through robust self-organisation driven by autocatalytic loops linked to lateral inhibition. The origin of this self-organisation can be traced back to photosynthetic prokaryotes as outlined for heterocyst differentiation of cyanobacteria. Lateral inhibition can use actual chemical agents, but in many cases it is based on mutual competition for a limiting patterning signal. This inhibition by competition is demonstrated for phyllotaxis (the pattern by which leaves are laid down in the shoot apex), and vascular differentiation, phenomena that are both regulated by the plant hormone auxin. To address the dynamic formation of plant organisms, we have established cell lines derived from the ground tissue of tobacco as experimental system. These cells produce, upon addition of auxin, pluricellular files with distinct axis and polarity partially recapitulating the developmental programme of their progenitor tissue. The individual cell divisions within a file are synchronised through weak coupling based on a directional flow of auxin and thus constitute a simple minimal organism that can be used to get insight into the process of self-organisation. Using this system we have identified an oscillatory circuit as central element of self organisation. This self-referring circuit connects auxin-dependent remodeling of the actin cytoskeleton with actin-dependent remodeling of auxin flux. We can manipulate this oscillator, and consequently, the temporal pattern of cell divisions, by genetic engineering of actin structure, but also by optical engineering of auxin gradients within a file. The essay concludes with the working hypothesis that the *contiguity* of plant organisms is manifest in time (“rhythm”) rather than in space (“body”). Plant organisms are manifest as resonance between highly autonomous oscillators (telomes, cells, genetic programmes) achieved by weak coupling. The resonance proceeds on the background of a strong noise of the individual oscillations. This strong noise represents a system property of plant organisms which can be explained and deduced from the diffuse organisation of plant sensing. A plant „organism” should therefore be understood as process – as entrainment of the initially dissonant individual rhythms. As soon as synchrony between the individual oscillators is established, a plant “organism” will vanish behind the resonating individual cells. This culminates in a paradox: the organismic flow of plant organisms is directed to self-abolition.

1. Why plants challenge our concepts of “organism” and “individuality”

The surface-volume dilemma. Life is usually linked to growth. In a growing body, surface will increase by the second power of the radius, volume, however, by the third power. The material resources required to sustain a body have to pass through the cell surface. As consequence of growth, supply (surface, r^2) and consumption (volume, r^3) will progressively diverge. This gap can be bridged when the interface is increased by invaginations or protrusions, a phenomenon already

manifest in unicellular organisms. Such surface increases confer a selective advantage, because a larger organism acquires buffering against environmental fluctuations, and, most important, is less readily devoured by competitors.

As a consequence of their photosynthetic lifestyle, plants have to increase surface by centrifugal extension, generating a considerable degree of mechanical load (Fig. 1A). As long as plants remained aquatic, this load was at least partially relieved by buoyancy, allowing considerable sizes even for fairly simple architectures. However, when plants began to conquer terrestrial habitats, they had to develop flexible, yet robust, mechanical supports. The invention of vasculature-based modules, so-called *telomes* (Zimmermann, 1965), became a decisive factor for the evolutionary success of land plants (Fig. 1B). Mechanical load shaped plant architecture down to the cellular level and is of tremendous agronomical impact – the reduction of lodging in cereals is considered as pivotal factor for the success of the so called Green Revolution (for the cellular details refer to Nick, 2012). Plant cells are endowed with a rigid cell wall, and this affects cell division and cell expansion, both specifically and fundamentally.

These biophysical constraints have channeled plants towards a sessile lifestyle.

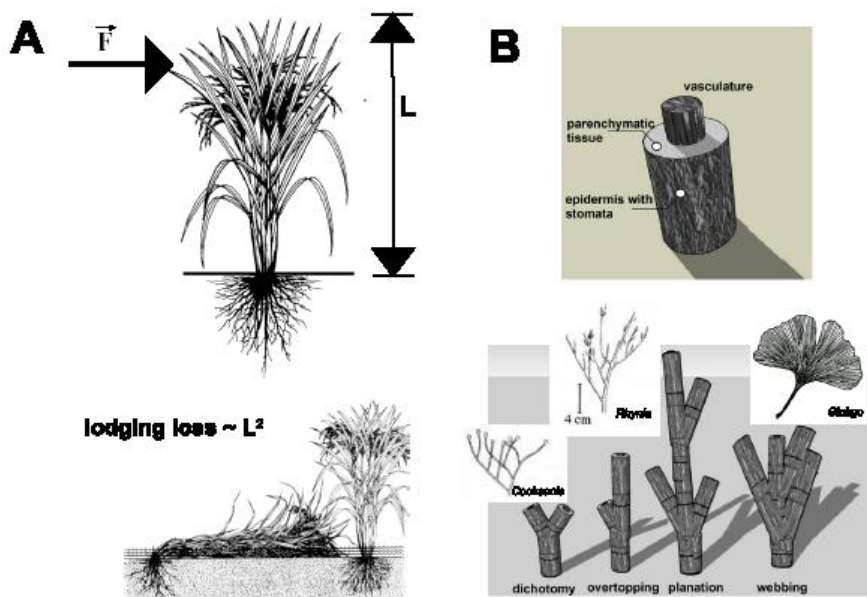


Fig. 1. Plant architecture is shaped by mechanical load. **A** Lodging of cereal crops depends on the elongation of the culm. Yield losses by lodging increase with the square of culm length (Oda et al., 1966). **B** The development of telomes as load-bearing architectural module in the early Devonian was decisive for the evolutionary success of land plants (from Nick, 2009).

Cells versus organisms – why the plant approach is different. In addition to plant architecture, the sessile lifestyle has shaped the mode of morphogenesis. In animals, the *Bauplan* is laid down early in development. In some cases, even maternal factors have been found to complement the DNA of the embryo providing a kind of “morphogenetic inheritance”. For instance, the anterior-posterior polarity in the *Drosophila* embryo is determined by a gradient of maternal, untranslated mRNA encoding transcription factors such as BICOID or NANOS (Nüsslein-Volhard, 1995). Even in classical models for epigenetic morphogenesis, such as the amphibian embryo (Spemann, 1936), the dorsiventral polarity of frog eggs is established by autocatalytic feedback of polarising signals (gravity, sperm entrance) to inherited patterns. These inherent pattern not only includes preformed morphogenetic movements, but also transport and translation of maternal mRNA coding for cytoskeletal proteins and polar determinants (Elinson and Rowing, 1988). In these models, the *Bauplan* is laid down during early development, often prior to cellularisation. Here, differentiation initiates at the level of the entire organism and subsequently proceeds down to the level of individual cells.

The situation in plants differs fundamentally: The genetic determination of plant shape is not as stringent as for animal development, but depends strongly on the environment. As central feature of this open morphogenesis, growth is not confined to early development, but continues throughout the entire life cycle. The ability to adjust growth in response to environmental stimuli is central for the adaptation of the individual plant to its habitat. As consequence of the rigid cell walls, cellular movements, a central mechanism in animal development, do not contribute to plant morphogenesis. The basic morphogenetic unit in plant development is the individual cell. Differentiation initiates from the level of individual cells and subsequently proceeds up to the level of the entire organism. This fact is highlighted by the ability to regenerate entire plants from almost any plant cell. In animals, such totipotency is confined to the fertilised egg cell and, sometimes, to its immediate descendants (Spemann, 1936).

Thus, the principal difference between plant and animal morphogenesis can be condensed into the following statement: In animals, the organism produces cells, whereas in plants, cells produce an organism. This means that the potency to form an organism must be enshrined in the individual plant cell.

Open patterning. The developmental potency of plant cells becomes manifest in a flexible response of cell expansion, triggered, for instance, by light as the central environmental factor (Lockhard, 1960). Rapid cell expansion is complemented by a slower addition of morphogenetic elements (cells or organ primordia), which does not occur randomly, but is ordered in space and time. This pattern formation (*in sensu* Bünning, 1965) depends, on one hand, on intrinsic signals that are obviously defined by genetic factors (otherwise there would be no base for classical plant taxonomy!). On the other hand, plant patterning can integrate signals from the environment. Environmental integration is manifest, for instance, when a shoot meristem is committed for flowering controlled by daylength and subse-

quently will form floral instead of vegetative organs. In animal patterning, the elements that are organised during pattern formation are generated prior to being differentiated. In a fruit-fly embryo, for instance, numerous nuclei are produced before they are patterned depending on gradients derived from maternal factors. Plant development follows different rules – here, new elements are continuously added *during* the patterning process perpetuating the pattern in an iterative manner.

This pattern iteration could be achieved, in principle, by assigning different developmental fates to the daughter cells during cell division. The pattern would then result from an ordered sequence of such formative divisions. Such a mechanism had been proposed for the root meristem of the model plant *Arabidopsis thaliana*, which is characterised by a highly stereotypic cell lineage (Scheres *et al.*, 1994). However, elegant laser ablation experiments (Van den Berg *et al.*, 1995), and mutants with aberrant tissue layers (Nakajima *et al.*, 2001) clearly demonstrated that even in this stereotypic system, cell fate was defined by signals (transcription factors) from adjacent cells and not by cellular genealogy.

Generally, the principal totipotency of plant cells is difficult to reconcile with a strong impact of cell lineage. Patterning in plants must result from coordinative signals between the already defined (older) regions of the pattern and the newly formed elements of the field that still have to acquire a specific identity.

Prokaryotic precursors of coordinative signaling. Plants acquired photosynthesis through a sustainable symbiosis with autotrophic cyanobacteria. Filamentous cyanobacteria already acquired multicellularity and are capable of a simple cell differentiation yielding so called heterocysts that can convert atmospheric nitrogen into ammonium and thus overcome the limitations of bioavailable nitrogen. Since filamentous cyanobacteria combine open patterning with developmental flexibility, coordinative signaling would be expected already in these prokaryotic precursors of the plant lifestyle. The nitrogenase required for the fixation of nitrogen dates back to the earliest, anoxic phases of life on this planet and is therefore highly sensitive to oxygen. To safeguard the functionality of nitrogenase, any photosynthetic activity (releasing oxygen) has to be excluded from heterocysts. Thus, the heterocysts must be supplied with assimilates from their photosynthetic neighbours. Nitrogen export and assimilate import have to be balanced even though the total number of cells grows continuously, which represents a classical problem of open patterning. This balance is regulated by an iterative algorithm, whereby preexisting heterocysts suppress the differentiation of new heterocysts over a range of around ten cells. When, as a consequence of cell division, the distance between the heterocysts exceeds this threshold, a new heterocyst will differentiate between them. Using patterning mutants in *Anabaena*, the factor responsible for this lateral inhibition could be identified as the diffusible peptide patS (Yoon and Golden, 1998). Differentiation (including the synthesis of patS) will begin in clusters of neighbouring cells. However, one of these cells will excel the

others and then immediately start to suppress further differentiation in its neighbourhood (Yoon and Golden, 2001).

Thus, already in photosynthetic pluricellular prokaryotes, cell differentiation is not predetermined, but laid down by signalling between neighbouring cells.

Plant patterning and coordinative signaling - phyllotaxis. The position of a prospective leaf primordium in the apical meristem is defined by inhibitory fields from the older primordia proximal to the meristem (Schoute, 1913). When, for instance, the youngest primordium is isolated from its environment by tangential incisions, this will shift the position of the subsequently formed primordia (Snow and Snow, 1931). At the time of this experimental discovery, the positional shift was interpreted in terms of the additional space created by the incision that would allow the incipient primordia to move to a position where they otherwise were excluded (first available space model). Alternatively, inhibitory fields emanating from the older primordia have been proposed. The nature of these inhibitory signals has been under debate for a long time – the tissue tension present in a growing meristem would allow efficient inhibition by mechanical stresses originating from buckling from the older primordia upon surrounding potential sites of primordium initiation. In fact, modelling of stress-strain patterns could perfectly predict the position of prospective primordia (for review see Green, 1980). Further support for this idea came from experiments, where local release of tissue tension by beads coated with the cell-wall loosening protein extensin could cause inversions of the phyllotactic pattern (Fleming *et al.*, 1997). In fact, as one of the earliest events of incipient primordial commitment, membrane-associated microtubules reorient sharply and subsequently align with the stress-strain pattern (Hardham *et al.*, 1980). This phenomenon has been revisited using plants, where microtubules could be followed *in vivo* based on labeling with the green fluorescent protein in developing shoot apices (Hamant *et al.*, 2008) accompanied by mathematical modeling of stress-strain pattern. This approach culminated in a model, where microtubules sense mechanic load, align with the direction of maximal stress, and cause a tilted axis of cell expansion generating the bulging primordium. As alternative to the stress-strain model, chemical signals from the older primordia were proposed to inhibit the initiation of a new primordium in their proximity. This model was supported by studies in apices that had been freed from primordia by application of auxin transport inhibitors (Reinhardt *et al.*, 2000), an experimental system that allows study of the *de-novo* generation of a pattern in the absence of any prepattern.

These studies led to the (expected) outcome that the coordinative signal is auxin and to the (unexpected) outcome that the preexisting primordia do not act as sources, but as sinks for auxin. Within the apical belt that is competent for the initiation of leaf primordia there is mutual competition for auxin as a limiting factor. This competition is biased in favour of certain sites (where, in consequence, a new primordium is initiated) by the preexisting primordia that attract auxin fluxes from the meristem (Reinhardt *et al.*, 2003).

Plant patterning and coordinative signaling – vasculature. Architecture of all land plants (except the archaic mosses) is shaped by the arrangement of load-bearing modular elements, the telomes. The telomic module consists of conductive woody vasculature embedded in a cylinder of developmentally open ground tissue enclosed by an epidermal layer (**Fig. 1A**). The arrangement of vasculature represents the core process of plant architecture, and therefore has been studied intensively, for instance during the healing of wounds (Sachs, 2000) or for the venation of developing leaves (Mattsson *et al.*, 1999). The cells of the ground tissue are all competent for transdifferentiation into vessels. This differentiation depends on the flow of the plant hormone auxin through the ground tissue. Auxin (indolyl-3-acetic acid) is a weak acid and relatively small. In the acidic environment at the outer face of a plant cells, it will be uncharged and therefore can enter the cells from any direction. In the more or less neutral cytoplasm, auxin is deprotonated and thus acquires a negative charge that will prevent its spontaneous exit. Due to this ion-trap mechanism, it will accumulate in the cell. However, it can exit by means of specific export pumps that are localised asymmetrically, guided by cell polarity. The combination of non-directional influx and directional influx produces a mutual competition of individual cells for free auxin and a directional flow in the direction of cell polarity. A cell with more active or more localised auxin exporters will transport more auxin than its neighbours and therefore cause a drainage of auxin. This mechanism for lateral inhibition of individual elements is now combined by autocatalytic feedback: The differentiation from the ground state into a vascular cell fate is induced by the flux of auxin passing through the respective cell, and the differentiation promotes cell polarity resulting in a stronger gradient of auxin exporters what, in turn, will further stimulate the drainage of auxin.

This positive feedback, in combination with a lateral inhibition (caused by mutual competition for auxin) drives the pattern of conductive tissue, and thus the arrangement of telomes. This “auxin canalisation” model has been extensively studied and modelled mathematically and is capable, for instance, of predicting venation patterns in leaves (for review see Berleth and Sachs, 2001).

Plant patterning – order without a “Great Chairman”. Biological patterns are shapes that become manifest on the level of a population of cells or organs. They are holistic in quality and represent classical system properties that *emerge* when the system is considered as an entity. At first glance, this would call for a strong hierarchy controlling the behaviour of the individual elements. To use a metaphor from human societies: collectivism is usually bound to strong (and often autocratic) leader personalities. This approach will not work for plant development, though. As pointed out above, plant cells maintain a high level of autonomy and are not easily subdued to the rule of a “Great Chairman”. In addition, plant cells behave in a highly stochastic manner, a property that ultimately can be attributed to the diffuse organisation of environmental sensing (details are given in Nick, 2006): Plants lack specialised sensory organs. In shorthand, each individual cell is able to sense most environmental signals in a monadic way and therefore has to

employ extreme amplification of the sensory input resulting in all-or-none type outputs on the level of individual cells. If all cells of a tissue would respond in a homogenous manner, plant responses would be saturated already at very low input. In case of light, the input from the new moon would produce the same output as full sunlight at noon time. Due to the strong variation of sensory thresholds plants can differentiate between weak and strong stimuli by the frequency of individual cells where sensing is activated. By integration over the population of activated cells (through intercellular signaling) plants can extend their dynamic range of sensing combining high sensitivity with differential responses to different signal input.

What can we generalise from phyllotaxis and vascular patterning? Both patterns are highly robust against stochastic fluctuations in the initial situation, they rely on lateral inhibition between the elements within the patterned field, and they contain qualitative decisions that are brought about by autocatalytic feedback loops. They follow an algorithm described by the mathematics of reaction-diffusion systems that were adapted to biology by Turing (1952), and have been quite successfully used to model various biological patterns such as foot-head patterns in *Hydra* (Gierer *et al.*, 1972; segmentation in *Drosophila* (Meinhard, 1986), and leaf venation (Meinhard, 1976). In reaction-diffusion systems, a locally constrained, self-amplifying feedback loop of an activator is linked to a far-ranging mutual inhibition (Gierer and Meinhard, 1972). Auxin-dependent patterning differs in one aspect from the original model, where the inhibitor is usually described as a positive entity (such as the patS peptide acting in cyanobacterial patterning). In auxin-dependent patterning, lateral inhibition is brought about by mutual competition for the activator (Fig. 2).

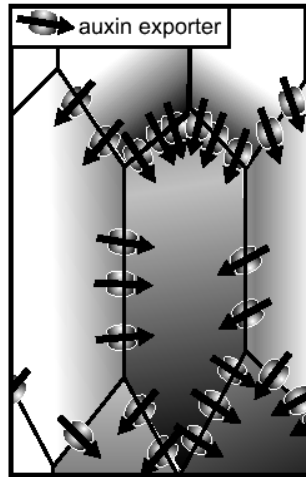


Fig. 2. *Auxin based self-organisation in plants. The supply with auxin is limited, as is the number of auxin exporters. The localisation of exporters is dynamically linked with local concentration of auxin (represented by the shading). Since auxin can permeate into and accumulate in the cell from any direction by an ion-trap mechanism, even a minor asymmetry in the localisation or activity of auxin exporters (represented by the density of arrows) will cause lateral inhibition upon the neighbouring cells. This auxin drainage represents the core element of auxin canalisation.*

Self activation combined to mutual competition also provides proportional harmony, which means that it can set up a new holistic organisation that is independent of size, when the original system is either divided or fused. This astounding ability becomes manifest as the *lack of physical body individuality*, which is so typical for plants (for further comparison refer to the contribution by Bereiter-Hahn in the same issue): the plant body can be subdivided and the parts will readily organise a new independent plantlet that in shape and architecture resembles its progenitor organism. By the way, the lack of physical body individuality has been a core element of the neolithic revolution, because it allowed humans to copy interesting plants for their use in agriculture. Especially the domestication of the so called ‘first fruit crops’ (grapevine, dates, olives) around eight millenia ago would not have been possible without this lack of physical body individuality.

2. Interlude: The LEGO principle

The plant version of ‘organism’ and ‘identity’ is modular. For obvious psychological reasons, the conventional concept of ‘organism’ is fairly anthropocentric and linked to the model of a ‘body’ with clear borders delineated by a more or less smooth and contiguous surface. There is some self-deception in this simplistic concept, illustrated, for instance, by the recent discovery that the microorganisms living in

our guts can manipulate and control, through chemical communication, the way how we behave (Hejtz *et al.*, 2011), Nevertheless, the “organism=body concept” continues to dominate our way of thinking. One reason for the perseverance of this concept might be that it seemingly redeems us to think too deeply about the much more difficult concept of ‘identity’ by providing a seemingly easy answer: ‘identity’ is defined as realm residing inside the border of the ‘body’. This is certainly wrong and plants force us to adopt a more volatile concept of ‘organism’ and ‘identity’:

In plant organisms, there is no contiguous border due to their centrifugal architecture.

In plant organisms, there is no hierarchy of the ‘body’ over its parts due to strong cell autonomy.

In plant organisms, there is no impact of cellular genealogy on the set-up of the *Bauplan*.

In plant organisms, there is no physical body individuality.

In plant organisms, there is no predefined developmental programme.

Nevertheless, plants are clearly organisms:

They can complete their lifecycle and propagate very efficiently safeguarding their lifecycle against a broad range of environmental fluctuations. Their buffering capacity even excels that of animals by orders of magnitude. Despite strong variations in the details of individual development (which is tuned with the respective environmental conditions), the characteristics of each plant species become manifest as a specific way to develop, respond and propagate. These characteristics form the base of classical plant taxonomy.

The seemingly paradox combination of flexible and species-characteristic development proceeds on the base of a pronounced modularity. To use a metaphor: plant development resembles a play of LEGO bricks. Each brick is simple in shape and robust enough to survive most if not all challenges posed by a young architect. The assembly of these bricks is extremely flexible, though, and allows for almost any conceivable variation of architecture.

What are these “LEGO bricks” of plant development? There are principally three types of bricks: architectural, cellular, and genetic (Fig. 3).

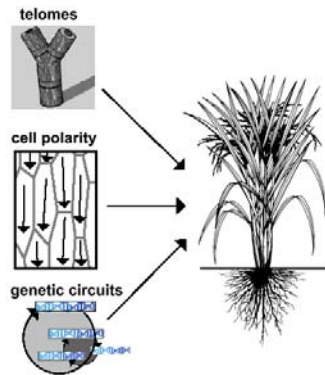


Fig. 3. Modular organisation of plant development. Plant architecture is based on morphological modules (telomes) that are combined in a flexible manner depending on environmental conditions. Individual plant cells are endowed with innate directionality (cell polarity) that is dynamically aligned by signal flow through the morphological modules. Self-referring robust genetic circuits guide the differentiation of the cellular and the morphological modules and are recombined in temporal patterns.

Architectural modules. The architectural bricks are the telomic modules arranged in a flexible way integrating mechanical load with a panel of environmental signals (with light as central component). The arrangement of telomic modules is under control of auxin flux from the aerial organs towards the roots driving the differentiation of ground tissue into vasculature (as core element of the developing telome). This architectural principle is simple, robust, and flexible. Cellular details of recently discovered fossile finds of the progymnosperm *Archaeopteris* (Rothwell and Lev-Yadun, 2005) suggest that the arrangement of telomes was controlled by auxin flow already in the Upper Devonian 375 million years ago. The secret of the land plant success story seems to reside in this modular morphology.

Cellular modules. The cellular bricks forming the base for the telomic principle correspond to the polarity of vascular cells that is aligned with the shoot–root axis. The directional transport of auxin is brought about by the combination of non-directional influx (due to the ion-trap mechanism described above) and directional efflux (due to the polar localisation of auxin-efflux carriers). The polar localisation of auxin-efflux carriers is a continuous process rather than a fixed structure: These carriers cycle continuously and rapidly (the lifetime of the carriers at the membrane are in the range of a few minutes!) between an endocytic compartment and the site of their activity at the plasma membrane. The intensity of cycling depends on the presence of auxin (Paciorek *et al.*, 2005) providing the positive amplification loop required for the the auxin canalisation mechanism driving vascular patterning. This loop is continuously “questioned” by sensory input on the auxin distribution between the cellular neighbours and subsequently either

reinforces the existing directionality of the cell or evokes the events culminating in a new polarity. When morphology and cellular architecture are brought about by modular, self-organised processes, the genetic control might be relatively simple.

Genetic modules. The genetic bricks underlying the *Bauplan* of land plants are robust regulatory circuits that are launched under control of fairly permissive temporal patterns. By shifting these programmes in time (so called heterochrony), new architectures can be generated that at first sight can be very spectacular. The power of heterochrony is illustrated by the case of the 'Skye' ecotype of the model plant *Arabidopsis thaliana* (thale cress). Normal thale cress plants produce a leaf rosette but, upon bolting, switch to the formation of small, single leaves protruding from the elongating inflorescence. This switch is impaired in the 'Skye' ecotype resulting in a fundamentally altered architecture with aerial rosettes formed from the axillary meristems of the bolting inflorescence (Grbić and Bleeker, 1996). It could be shown that this spectacular change of the *Bauplan* was caused by mutations in two relatively unspectacular genes that modulate, among numerous other factors, the timing of developmental processes. The mutations simply delay the inactivation of the vegetative programming. The ongoing vegetative development at simultaneous launch of a floral programme accounted for a fundamentally different morphology that at first sight seemed to result from 'macroevolution'. A comparative approach on plant development rapidly reveals that many evolutionary adaptations of plant architecture can be deduced from heterochronic shifts between fairly simply morphogenetic processes (for review see Li and Johnston, 2000).

The secret of plant morphogenesis - robust modules, flexible assembly. In summary, plant organisms assemble morphological, cellular, and genetic modules to integrate signals from the environment with the innate necessities of physiology. These modules stem from fairly robust self-organisation providing a mechanism to maintain the specific quality of the respective plant. The assembly of these modules is rather flexible and can be tuned with the exogenous necessity of environment. Since the modules are relatively robust and autonomous, the signals that regulate modular assembly may be very simple. Complexity is provided by the receiving modular process, not by the signal triggering this process. For instance, indole acetic acid, the natural auxin, is astonishingly small and simple. However, it combines three molecular properties (none of which is spectacular): Auxin is a small organic acid and therefore easily moves through the acidic environment of the apoplast. Auxin carries a lipophilic indole ring and therefore can permeate the cell membrane from any direction, which allows a cell to *explore* the auxin levels in its neighbourhood. Auxin is a weak acid, and thus readily trapped in the neutral cytoplasm and has to be actively exported by carriers, which allows to create a directionality of auxin efflux. It was sufficient to shift the localisation of the efflux transporter under the control of auxin itself to reach a perfect reaction-diffusion system *in sensu* Turing (1952).

The plant version of 'organism' and 'identity' is volatile. When the secret of plant development is enshrined in the flexible assembly of morphogenetic, cellular, and genetic modules, “organism” in plants cannot mean the “body” of a plant, but turns into something more volatile. The plant version of “organism” resides at the interphase *between* these modules and apparently depends on signals that due to their simple nature cannot encode complex information. It is evident that any attempt to address the essence of plant organisms by conventional molecular approaches (even including the fashionable high-throughput “-omics” strategies) will lead to nothing. Even a simple plant organ is too complex to get access to a phenomenon that works on the meta-level of self-organisation processes and clearly transcends the molecular nature of the conveying signals. In other words, any deeper approach to the essence of plant organisms poses conspicuous challenges to scientific reduction.

3. Chemical resonance and minimal organisms

“Leaves in the test tube” – experimental reduction of plant self-organisation. Plants grow during their whole lifetime by adding new cells to the tip of roots and shoots. Cell differentiation in the mitotically active zone, termed meristem, is controlled by three-dimensional intercellular signaling (for the root meristem see, as example, van den Berg *et al.*, 1995). However, differentiation is already channeled, when the meristem becomes accessible to cell-biological inspection. At this stage, it is very difficult, if not impossible, to manipulate the pattern in a fundamental manner. Thus, meristems represent a beautiful system to study pattern *perpetuation*, but for the analysis of pattern *induction*, simpler systems that are less determined might be more appropriate. Several years ago, we have introduced cell lines derived from the ground tissue of tobacco shoots as experimental system to study the primordial stages of division patterning (Campanoni *et al.*, 2003). These cell lines can be readily cultivated in suspensions maintained under continuous rotation. These suspension cell lines are generally considered as dedifferentiated and have even been designated as ‘HeLa-cells of plant biology’ (Nagata *et al.*, 1992). However, they have preserved certain features from their ancestry, such as the ability to generate the structured cell-wall thickenings characteristic for vascular cells (Nick *et al.*, 2000), the ability to produce, through a series of axial cell divisions, cell files with a clear axis and polarity, and the responsiveness to auxin as controlling signal. Since these files are formed from singular cells, positional information inherited from the mother tissue probably does not play a role. If there are patterns of competence within a cell file, they must originate *de novo* during the culture cycle.

Weak coupling of autonomous oscillators. During the work with these tobacco cell files, we observed that files consisting of even numbers of cells were dominating over files with uneven cell numbers (Campanoni *et al.*, 2003, Maisch and Nick, 2007).

At first sight, frequency peaks of even numbered files might occur, when the cell cycle proceeds with a precise timing (Fig. 4). This should generate files homogeneously consisting of

$$f(n) = 1, 2, 4, 8, \dots 2^n$$

individual cells (with n representing the number of cell cycles). However, the length of individual cell cycles varies over a broad range, and there is, in addition to the expected peaks at 2^n , a curious frequency peak for files composed of 6 cells (in some cases accompanied by a smaller peak of 10 cells). The experimental data could be simulated using a mathematical model derived from non-linear dynamics, where elementary oscillators (cycling cells) with a high level of noise (variation in the length of individual cell cycles) were weakly coupled, and where the number of these oscillators was not conserved, but increased over time (Campanoni *et al.*, 2003). In contrast to concurrent models, the weak-coupling algorithm was able to predict the observed frequency peak of hexacellular files. Moreover, it predicted several non-intuitive properties of the experimental system, among them that coupling was unidirectional, i.e. that the coordinating signal was transported in a polar fashion. The coupling corresponds to a phase shift in the cell cycle, i.e. a dividing cell will cause its downstream neighbour to accelerate its cell cycle such that it will also initiate mitosis. Unidirectional signaling is a diagnostic feature of auxin transport. In fact, the predominance of even-numbered cell files could be eliminated by low concentrations of 1-*N*-naphthylphthalamic acid, a specific inhibitor of auxin exporters (and thus of directional auxin transport). Although the noise in this system was considerable, with high variation in the cycling period over the cell population, the division of adjacent cells was synchronised to such a degree that files with uneven cell numbers were rare compared to files with even numbers. Frequency distributions over the cell number per file thus exhibited oscillatory behaviour with characteristic peaks at even cell numbers (Fig. 4).

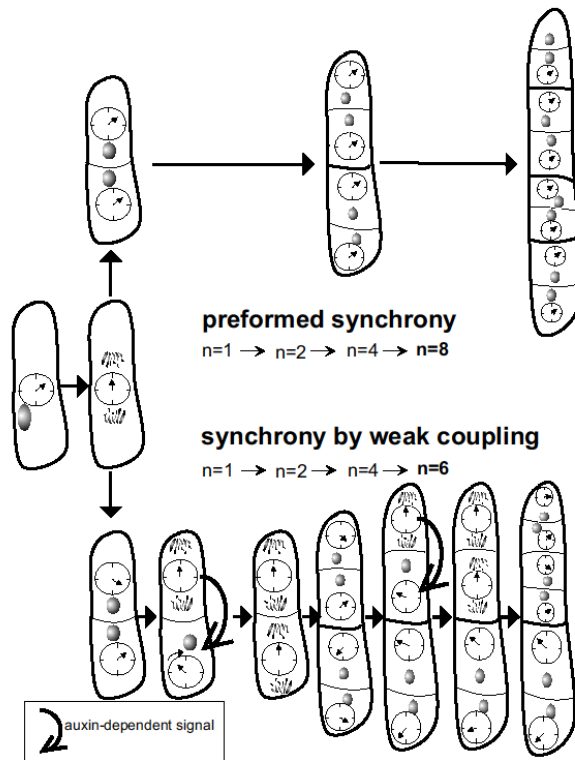


Fig. 4. Synchrony of division patterns in cell lines derived from ground tissue of tobacco. A model of preformed synchrony with precise timing of cell cycles (symbolised by identical timing of the clocks) should lead to a sequence of $f(n) = 1, 2, 4, 8, \dots, 2^n$. A model, where individual cell cycles are not very precise (symbolised by variable timing of the clocks), but synchronised by weak coupling each time cell initiates mitosis (symbolised by the 12 o'clock position), will produce a sequence of $1, 2, 4, 6, \dots, 2n$ instead, when the coupling signal is conveyed unidirectionally. The coupling signal was shown to depend on auxin transport.

Sensitive muscles: the actin-auxin oscillator. The polar localization of the auxin efflux carriers is not static, but subjected to a dynamic equilibrium between endocytotic uptake into endosomal compartments and exocytotic targeting to the plasma membrane. This was concluded from experiments with the fungal toxin Brefeldin A (BFA) repartitioning the carriers into intracellular compartments (Geldner *et al.*, 2001). Carrier repartitioning was suppressed by inhibitors of actin assembly. On the other hand, auxin controls the conformation of actin, whereby the massive bundles prevalent in the absence of auxin are rapidly detached into finer filaments

after addition of auxin (for review see Nick, 2010). Auxin can stimulate its own transport by improving the polar localisation of the auxin efflux carriers at the cell poles (Paciorek *et al.*, 2005), suggesting that these transporters are more efficiently moved along the finer actin filaments in response to auxin. This model was tested in rice seedlings expressing different levels of the actin-binding domain of mouse talin in fusion with the yellow fluorescent protein (**Fig. 5**). By feeding radioactively labelled auxin to the tip of the seedling, the amount of radioactivity recovered in an agar block at the seedling base (quantified by a scintillation counter) could be used as measure for the efficiency of auxin transport. Based on this experimental system, it could be shown that the debundling of actin filaments by exogenous auxin preceded a concomitant stimulation of transport efficiency (Nick *et al.*, 2009). Upon overexpression of the talin marker, actin filaments were constitutively bundled accompanied by a reduced capacity to transport auxin. When exogenous auxin was added, these bundles relaxed into numerous fine strands of actin filaments followed by a promotion of auxin transport. These findings demonstrate that

- (i) actin reorganisation into fine strands precedes the stimulation of auxin transport,
- (ii) fine strands of actin are necessary for efficient auxin transport, and
- (iii) actin reorganisation into fine strands is sufficient to promote auxin transport.

Thus, manipulation of actin can be used as tool to manipulate auxin transport. We therefore transferred this strategy to further dissect the role of auxin transport for division synchrony in the tobacco cell model. If actin is part of an auxin-driven feedback loop, it should be possible to manipulate auxin-dependent patterning through manipulation of actin. We tested this prediction, using again the genetic approach, where we expressed the actin-binding domain of mouse talin in fusion with the yellow fluorescent protein. Mouse talin competes with endogenous actin-depolymerisation factors for binding sites on actin such that the actin filaments are progressively trapped in a bundled configuration (Keetelar *et al.*, 2004). In fact, overexpression of the construct in tobacco cells produced constitutively bundled fluorescent actin filaments. As predicted, the synchrony of cell division was impaired in this line, but could be restored by addition of auxins along with a normal organization of actin.

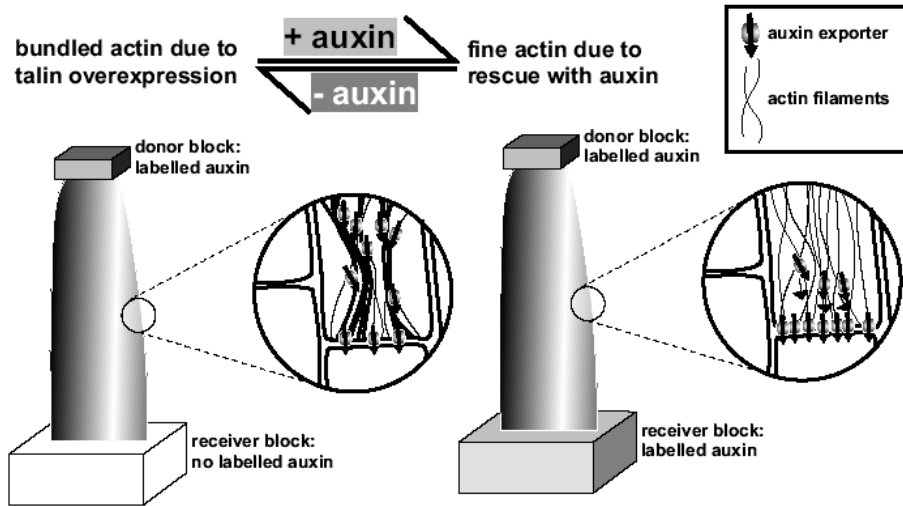


Fig. 5. Auxin controls its own transport by shaping actin filaments. By overexpression of the actin-bundling domain of talin in rice it is possible to cause constitutive actin bundles. This leads to an inhibition of auxin transport (which can be measured by feeding radioactively labelled auxin to the tip of the seedling and measuring the radioactivity arriving at the base of the seedling). By addition of auxin, a normal configuration of actin (consisting of fine strands) can be recovered. This results in a rescue of auxin transport (Nick *et al.*, 2009).

We therefore arrive at a model of a self-referring regulatory circuit between polar auxin transport and actin organisation, where auxin promotes its own transport by shaping actin filaments. This circuit seems to contribute to the self-amplification of auxin transport, a central element in current models of auxin-dependent patterning. The implications of this model are to be explored, but already at this stage it can be used to derive characteristic properties of basipetal auxin transport. For instance, the model predicts that the transport of IAA should oscillate. Auxin will induce fine actin strands that will partition auxin-efflux carriers more efficiently to the plasma membrane, such that the intracellular auxin concentration will decrease. This decrease will cause bundling of actin filaments and, as a consequence, efflux carriers will be sequestered in intracellular compartments, culminating in a reduced efflux such that auxin received from the adjacent cells will accumulate and trigger a new cycle. The frequency of these oscillations should depend on the dynamics of actin reorganisation (around 20 min), and the speed of carrier cycling which is in the range of 5–10 min (Paciorek *et al.*, 2005). From these parameters, auxin transport is predicted to oscillate with a period of about 25–30 min. In fact, such oscillations with a period of 25 min had been observed during classical ex-

periments on basipetal auxin transport in maize coleoptiles (Hertel and Flory, 1968).

New approaches to morphogenesis: chemical engineering. The polarity of ground tissue cells is the cellular module constituting the base for the alignment of telomes as architectural modules. A self-referring, oscillatory circuit involving actin remodeling, rapid cycling of auxin-efflux carriers, non-directional auxin influx, and directional auxin efflux has been identified as core element of this cell polarity. To dissect this circuit, it is not sufficient to identify the molecular players, but it is necessary to generate and manipulate the spatial patterns of molecules at subcellular resolution. Although genetic engineering allows to target transgenes to specific compartments using localisation motives, the spatial resolution of this strategy is too coarse-grained. New strategies are warranted to increase spatial resolution. To achieve this goal we used chemical engineering based on caged auxin that can be released by localised irradiation in single cells or even parts of a cell (Kusaka *et al.*, 2009). Caged compounds conventionally use 2-nitrobenzyl-esters as caging group. However, the ester-bond was found to be enzymatically hydrolysed in plant cells such that auxin was released prior to photolysis producing high unspecific background activities. By molecular modelling of the active centers of these enzymes, an esterase-resistant caging group, (2,5-dimethoxyphenyl)(2-nitrobenzyl) ester, could be designed and employed successfully. We administered this tool to the actin-auxin oscillator to demonstrate in a proof-of-principle experiment that a biological response can be controlled by light at cellular resolution. By using an auxin-inducible promoter (DR5) driving a GFP reporter, we were able to confirm that auxin was released only in the irradiated cell. Subsequently, we used the cell line overexpressing talin in fusion with the yellow fluorescent protein. In this cell line, actin is constitutively bundled, but can be rescued by addition of exogenous auxin (Maisch and Nick, 2007). By feeding caged auxin to this cell line and irradiating individual cells of a file, we could trigger a specific reorganisation of actin filaments that was confined to the irradiated cell (Kusaka *et al.*, 2009). Thus, chemical engineering using light-switchable triggers can now be exploited to steer auxin gradients during self-organisation of the tobacco cell model. At present, we are completing a study, where auxin is released in different cells of a file during specific stages of the culture cycle accompanied by specific changes in division patterns.

4. Conclusions

Plant organisms – temporal rather than spatial contiguity. As explored in this essay, plant organisms emerge from self-organisation of highly autonomous cells that are not hierarchically ordered. There is neither a preset developmental programme, nor a physical body individuality, and cell lineage (the genealogy of a given cell) is not relevant either. Using tobacco cell lines as models for a minimal organism, we could identify an oscillatory circuit as core element of this non-hierarchical self-

organisation. This circuit utilises auxin-dependent actin remodelling and actin-dependent asymmetric transport of auxin-efflux transporters as central elements and is synchronised between neighbouring cells by directional signals (that might be auxin transport itself or a factor tightly linked with auxin transport). By chemical engineering with light-switchable caged auxin, we can control the temporal pattern of cell divisions during self-organisation. Moreover, we have in the meantime established a method to follow cell division patterns in individual cell files over several days using a perfusion-chamber system with a continuous flow of auxin-containing medium. This allowed to observe synchrony of cell divisions *in flagranti* and revealed that the synchronising signal is not only moving within a given cell file, but can be transmitted between neighbouring files. This observation provides a further example demonstrating that cell lineage is dispensable for plant patterning and that the emerging “organism” transcends the limitations of physical *contiguity* (defined as continuous interface between internal and external space). In this situation, the “organism” becomes manifest in form of resonating chemical oscillations. What transforms an assembly of autonomous, “egoistic” cells into an entity, where cells cooperate and give up their autonomy for the sake of synergistic cooperation? The answer might be: a common (chemical) rhythm plant organisms emerges not by spatial *contiguity*, but by temporal continuity.

“Rule by rhythm” as general principle of biological self-organisation. Temporal continuity might arise from very simple causes: all living beings are non-linear in quality and combine self-amplification loops with lateral (or mutual) inhibition. The lateral (or mutual) inhibition does not necessarily require chemical or physical agents with inhibitory activity – since resources are limited, any upregulation of a process will inevitably consume resources required in a different site, which allows for inhibitory cross-talk. As the examples of phyllotaxis and vascular patterning demonstrates, in plants, lateral inhibition is brought about by mutual competition for a limited supply of auxin. Systems that chain self-amplification to mutual inhibition will inevitably begin to oscillate. Oscillators tend to resonate due to weak coupling (which may be based on various factors that even do not need to be very specific). Rhythmic coordination by resonance is used throughout evolution illustrated by a very long list of examples ranging from the swarming behaviour of starving Myxobacteria (Igoshin *et al.*, 2004), over self-organisation of individual amoeba into a differentiating slug in *Dictyostelium discoideum* (Pálsson *et al.*, 1997), the neural coordination during ring-muscle contraction of jellyfishes (Satterlie, 1979), till the rhythmic clapping of applauding concert visitors or the strict rhythms of monastic or military communities. It seems that “rule by rhythm” is also employed as important (probably as central) strategy to organise a plant organism from autonomous and even anarchic modules.

“Freedom in the small” – why plant cells have to be noisy. “Rule by rhythm” as organisation principle allows the individual elements to keep most of their autonomy and therefore represents the mildest possible form of hierarchy. Since these cells maintain their individual oscillations, but are simply coordinated by resonance

(which is a very subtle and hardly perceptible phenomenon that emerges only on the level of the entity), the individual cell is left with a high degree of freedom. This “freedom in the small” is especially pronounced in plant cells. The modular organisation of plants with robust self-organisation is certainly predestined to cope with a high degree of noise. However, noise may not be just tolerated, but even required for a plant organism (for review see Nick, 2006): Plant sensing occurs in a rather diffuse manner – there are no such things as eyes, ears or tongues; there are, instead, populations of relatively non-specialised cells that sense environmental cues and signals. Nevertheless, plant sensing is surprisingly sensitive. To achieve high sensitivity without specialised sensory organs requires very efficient signal amplification of the individual cells already during the first steps of signaling. Strong signal amplification is expected to produce all-or-none outputs. On the other hand, the organism has to discriminate between very strong stimuli of different amplitude. For instance, a germinating seedling must rely on minute traces of stray light penetrating into the soil to sense, based on the colour of the light, whether it will be shaded by competitors. On the other hand, once it has reached the sunlight, it must be able to position its leaves depending on gradients between “strong” and “even stronger” light. The combination of extreme sensitivity and the need to discriminate strong stimuli in a gradual manner poses special challenges to plant signalling. If all cells of a given organ were absolutely identical and homogeneous, even an extremely weak stimulation would yield a maximal response of the whole organ. It is clear that such a system would not have survived natural selection. One way to solve this dilemma of plant sensing is to assign the antagonistic tasks to different levels of organisation: the high sensitivity to the individual cells that perceive the signal; the graded, variable output to the population of cells by integration over the individual cell responses (i.e. by “counting active cells”). Such a mechanism works only when the sensory thresholds of individual cells differ over the population; in other words, when the individual cells are highly heterogeneous with respect to signal sensitivity and thresholds. This heterogeneity was actually observed when photomorphogenesis was investigated on a cellular level for phytochrome-induced anthocyanin patterns in mustard cotyledons, a classic system of light-dependent plant patterning (Mohr, 1972 ; Nick *et al.*, 1993) or for microtubule reorientation in coleoptiles triggered by blue light or auxin depletion (Nick *et al.*, 1992). Even adjacent cells exhibited almost qualitative differences although they had received the same dose of the signal. However, when the frequency of responsive cells in a given situation was scored and plotted against the strength of the stimulus, a highly ordered function emerged. Thus, the realm of individual cells was reigned over by chaos; order emerged only on the level of the whole organ.

Organismic identity versus cellular harmony. Let us presume a system composed of perfectly matching elements that function in a precise manner. In such a system of perfect cellular harmony, the individual element (the cells) would behave in an identical way, whether its fellow elements would be present or not. This means,

individual cells would not require interactions between cells, and thus there would be no need for any supercellular regulation either. It is evident that such a system could work only in a situation, where external fluctuations are extremely buffered, either because the organisms lives in an extremely constant environment or because certain parts of the organism can compensate environmental fluctuations. Neither is valid for plant organisms. Here, the behaviour of individual cells has to be constantly negotiated as visible from the entrainment of individual oscillations by intercellular signals.

These considerations lead to a surprising outcome: the plant organism is not manifest in those (rare) situations, when the oscillations of individual cells resonate in harmony. It rather *emerges* in the (common) situations, when the oscillations of individual cells diverge and have to be entrained into a common rhythm. Organismic identity and cellular harmony act as antagonists.

What is a plant organism? It is a temporal pattern (“rhythm”) rather than a spatial entity (“body”) and thus clearly a floating process and not a tangible thing. The organismic process is directed towards a state of resonating harmony between (oscillating) individual cells. This state is never reached, though: Plants have to face an everchanging environment. However, due to their open development, they continuously create their own new and oscillating environment. If the state of resonance between individual cells were achieved, the “organism” would instantly evaporate. It is during the cumbersome period, when individual oscillations diverge, when the “organism” becomes manifest as entrainment of the dissonant individual rhythms. Thus, it is cellular dissonance rather than cellular harmony that renders “organisms” visible.

The paradox of the organismic flow: it is targeted towards its own abolition.

References

- Berleth, T., Sachs, T. (2001) Plant morphogenesis: long-distance coordination and local patterning. *Curr. Op. Plant Biol.* 4, pp. 57–62.
- Bünning, E. (1965) Die Entstehung von Mustern in der Entwicklung von Pflanzen. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Vol.15/1 (Ruhland, W.; ed.), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: pp.383-408.
- Campanoni, P., Blasius, B., Nick, P. (2003) Auxin transport synchronizes the pattern of cell division in a tobacco cell line. *Plant Physiol.* 133, pp. 1251–1260.
- Elinson, R.P., Rowning, B. (1988) Transient Array of Parallel Microtubules in Frog Eggs: Potential Tracks for a Cytoplasmic Rotation That Specifies the Dorsal-Ventral Axis. *Develop. Biol.* 128, pp. 185–197.
- Fleming, A.J., McQueen-Mason, S., Mandel, T., Kuhlemeier, C. (1997) Induction of leaf primordia by the cell wall protein expansin. *Science* 276, pp. 1415–1418.

- Geldner, N., Friml, J., Stierhof, Y.D., Jürgens, G., Palme, K. (2001) Auxin transport inhibitors block PIN1 cycling and vesicle trafficking. *Nature* 413, pp. 425–428.
- Gierer, A., Berking, S., Bode, H., David, C. N., Flick, K., Hansmann, G., Schaller, H., Trenkner, E. (1972) Regeneration of hydra from reaggregated cells. *Nature* 239, pp. 98–101.
- Gierer, A., Meinhard, H. (1972) A theory of biological pattern formation. *Kybernetik* 12, pp. 30–39.
- Grbić, V., Bleecker, A.B. (1996) An altered body plan is conferred on *Arabidopsis* plants carrying dominant alleles of two genes. *Development* 122, pp. 2395–2403.
- Green, P.B. (1980) Organogenesis – a biophysical view. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31, pp. 51–82.
- Hamant, O., Heisler, M.G., Jönsson, H., Krupinski, P., Uyttewaal, M., Bokov, P., Corson, F., Sahlin, P., Boudaoud, A., Meyerowitz, E.M., Couder, Y., Traas, J. (2008) Developmental patterning by mechanical signals in *Arabidopsis*. *Science* 322, pp. 1650–1655.
- Hardham, A.R., Green, P.B., Lang, J.M. (1980) Reorganization of cortical microtubules and cellulose deposition during leaf formation of *Graptopetala paraguayense*. *Planta* 149, pp. 181–195.
- Heijtz, R.D., Wang, S., Anuar, F., Yu, Q., Björkholm, B., Samuelsson, A., Hibberd, M.L., Forssberg, H., Pettersson, S. (2011) Normal gut microbiota modulates brain development and behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108, pp. 3047–3052.
- Hertel, R., Flory, R. (1968) Auxin movement in corn coleoptiles. *Planta* 82, pp. 123–144.
- Igoshin, O.A., Goldbeter, A., Kaiser, D., Oster, G. (2004) A biochemical oscillator explains several aspects of *Myxococcus xanthus* behavior during development. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101, pp. 15760–15765.
- Ketelaar, T., Anthony, R.G., Hussey, P.J. (2004) Green fluorescent protein-mTalin causes defects in actin organization and cell expansion in *Arabidopsis* and inhibits actin depolymerizing factor's actin depolymerizing activity *in vitro*. *Plant Physiol.* 136, pp. 3990–3998.
- Kusaka, N., Maisch, J., Nick, P., Hayashi, K.I., Nozaki, H. (2009) Manipulation of Intercellular Auxin in a Single Cell by Light with Esterase-Resistant Caged Auxins. *ChemBioChem* 10, pp. 2195–2202.
- Li, P., Johnston, M.O. (2000) Heterochrony in Plant Evolutionary Studies through the Twentieth Century. *Bot. Rev.* 66, pp. 57–88.
- Lockhard, J. (1960) Intracellular mechanism of growth inhibition by radiant energy. *Plant Physiol.* 35, pp. 129–135.

- Maisch, J., Nick, P. (2007) Actin is involved in auxin-dependent patterning. *Plant Physiol.* 143, pp. 1695–1704.
- Mattsson, J., Sung, Z. R., Berleth, T. (1999) Responses of plant vascular systems to auxin transport inhibition. *Development* 126, pp. 2979–2991.
- Meinhard, H. (1976) Morphogenesis of lines and nets. *Differentiation* 6, pp. 117–123.
- (1986) The threefold subdivision of segments and the initiation of legs and wings in insects. *Trends Genetics* 3, pp. 36–41.
- Mohr, H. (1972) Lectures on photomorphogenesis. Springer Verlag, Heidelberg.
- Nagata, T., Nemoto, Y., Hasezawa, S. (1992) Tobacco BY-2 cell line as the „Hela” cell in the cell biology of higher plants. *Int. Rev. Cytol.* 132, pp. 1–30.
- Nakajima, K., Sena, G., Nawy, T., Benfey, P.N. (2001) Intercellular movement of the putative transcription factor SHR in root patterning. *Nature* 413, pp. 307–311.
- Nick, P. (2006) Noise yields Order – Auxin, Actin, and Polar Patterning. *Plant Biol.* 8, pp. 360-370.
- (2010) Probing the actin-auxin oscillator. *Plant Signaling Behav.* 5, pp. 4–9.
- (2012) Why the taxpayer profits from plant cell biology. *Protoplasma* <http://dx.doi.org/10.1007/s00709-012-0424-4>.
- Nick, P., Ehmann, B., Furuya, M., Schäfer, E. (1993) Cell communication, stochastic cell responses, and anthocyanin pattern in mustard cotyledons. *Plant Cell* 5, pp. 541–552.
- Nick, P., Heuing, A., Ehmann, B. (2000) Plant chaperonins: a role in microtubule-dependent wall-formation? *Protoplasma* 211, pp. 234–244.
- Nick, P., Schäfer, E., Furuya, M. (1992) Auxin redistribution during first positive phototropism in corn coleoptiles: microtubule reorientation and the Cholodny–Went theory. *Plant Physiol* 99, pp. 1302–1308.
- Nüsslein-Volhard, C. (1995) The identification of genes controlling development of flies and fishes, Nobel Lecture
- Oda, K., Suzuki, M., Odagawa, T. (1966) Varietal analysis of physical characters in wheat and barley plants relating to lodging and lodging index. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci. Tokyo* 15, pp. 55–91.
- Paciorek, T., Zažimalová, E., Ruthardt, N., Petrášek, J., Stierhof, Y.D., Kleine-Vehn, J., Morris, D.A., Emans, N., Jürgens, G., Geldner, N., Friml, J. (2005) Auxin inhibits endocytosis and promotes its own efflux from cells. *Nature* 435, pp. 1251-1256.
- Pálsson, E., Lee, K.J., Goldstein, R.E., Franke, J., Kessin, R.H., Cox, E.C. (1997) Selection for spiral waves in the social amoebae *Dictyostelium*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 94, pp. 13719–13723.

- Reinhardt, D., Mandel, T., Kuhlemeier, C. (2000) Auxin regulates the initiation and radial position of plant lateral organs. *Plant Cell* 12, pp. 507–518.
- Reinhardt, D., Pesce, E.R., Stieger, P., Mandel, T., Baltensperger, K., Bennett, M., Traas, J., Friml, J., Kuhlemeier, C. (2003) Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. *Nature* 426, pp. 255–260.
- Sachs, T. (2000) Integrating cellular and organismic aspects of vascular differentiation. *Plant Cell Physiol.* 41, pp. 649–656.
- Satterlie, R.A. (1979) Central Control of Swimming in the Cubomedusan Jellyfish *Carybdea rastonii*. *J. Comp. Physiol.* 133, pp. 357–367.
- Scheres, B., Wolkenfelt, H., Willemsen, V., Terlouw, M., Lawson, E., Dean, C., Weisbeek, P. (1994) Embryonic origin of the Arabidopsis root and root meristem initials. *Development* 120, pp. 2475–2487.
- Schoute, J.C. (1913) Beiträge zur Blattstellungslehre. I. Die Theorie. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* 10, pp. 153–325.
- Snow, M., Snow, R. (1931) Experiments on phyllotaxis. I. The effect of isolating a primordium. *Philosoph. Trans. Royal Soc. London Ser. B.* 221, pp. 1–43.
- Spemann, H. (1936) *Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung*, Springer Verlag, Berlin
- Turing, A. M. (1952) The chemical basis of morphogenesis. *Philos. Trans. Royal Soc. London, Ser. B* 237, pp. 37–72.
- Van den Berg, C., Willensen, V., Hage, W., Weisbeek, P., Scheres, B. (1995) Cell fate in the Arabidopsis root meristem is determined by directional signalling. *Nature* 378, pp. 62–65.
- Yoon, H.S., Golden, J.W. (1998) Heterocyst pattern formation controlled by a diffusible peptide. *Science* 282: pp. 935–938.
- (2001) PatS and products of nitrogen fixation control heterocyst pattern. *J. Bacteriol.* 183. pp. 2605–2613.
- Zimmermann, W. (1965) *Die Telomtheorie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Key words:

Auxin – Noise – Plant Morphogenesis - Polarity - Self organisation – Synchrony

Peter Nick

Molecular Cell Biology, Botanical Institute, Kaiserstr. 2, Karlsruhe Institute of Technology, 76128, Karlsruhe, Germany

Email: peter.nick@kit.edu.

Tel.: +49 721 608 42144

Fax: +49 721 608 44193

“Life” shaped by genes that depend on their surrounds

Paul Gottlob Layer

Manuscript to a lecture at the Workshop „Grundbegriffe einer Organismustheorie: Leben – Individuum – System“, on November 10-12, 2011, in „Hotel Kloster Johannisberg“ (in parts published in German in Layer, 2007).

Abstract. Never was dogmatic reductionism helpful in conceiving the phenomenon of *life*. The post-genomic era has made it clear that genes alone cannot explain the functioning of whole organisms. Already each cell represents a unique, non-recurring individual. Recent progress in developmental biology has conveyed new perspectives both on the makings of individual organisms (*ontogeny*), as on evolutionary change (*Evo-Devo*). The *genome* (the entirety of all genes) of an animal remains constant from fertilization onwards in each cell. The realization of genes requires *molecular environments*, in particular pertinent to the cytoplasm of the unfertilized egg. Individuality of an organism therefore is not only determined by its genome, but is shaped through developmental processes (it needs time!). Organisms can only exist through mutual interplays with their respective (molecular and

cellular) environments at all levels of organization. Thus, *life* can be conceived of as endless networks of communication, e.g. as a mutual continuum, connecting all individuals, all species and all generations within their given environments. Evolutionarily, nature does not select *fitting genes*, but rather *viable traits*. The presented concepts render it unlikely that it was genes that founded our living world, but rather that distinct environments shaped “genes” (of whatever chemical nature) which proved to be “life-suitable”.

Introduction

Evidently, biology alone cannot give a comprehensible answer to the question of what is *life*, but it can only describe features of living beings (German, *Lebewesen*), e.g. organisms. Even in philosophy, the phenomenon of *life* remains a never solved riddle of reasoning. Robert Spaemann depicts a “drive-for-something” (*Aus-sein-auf-etwas*; Spaemann, 1996) as the determinative feature of living beings. A common theme of any organismic theory which tries to relate individuality with systems has to deal with communication. One possible approach to get an understanding of the various types and levels of communication is a developmental one: that is to follow ontogenesis from fertilization of a single egg through embryonic development until maturation of an adult organism. Such studies teach us that procedural advance of living beings depend at all possible levels - from molecular to ecological – on a pre-existing vis-à-vis (*Gegenüber*), e.g. the respective surrounds.

Social individuals: flocks of birds, of amoebae and of retinal cells

We watch a flock of birds: we see a first one, another one, then some more lift off from an autumn acre and nervously become air-borne. Hundreds and thousands of individual birds follow up into the sky. What in the beginning still appears like individual birds going each one on their own flight directions, very quickly the whole mass of birds coordinate their speeds and directions, to unite into a coherent swarm. It is a most fascinating scenery of watching nature in action: thousands of individuals moving in complete synchrony, but – looking closely with field glasses – each one individual still taking its own routes, keeping distance from its neighbor, shortly leaving the majestic general flow, and coming back into it again. What and where is here the individual?

Still watching nature, but this time under a microscope, staring into the world of unicellular organisms, or, protozoa, where the whole organism consists of just one (eukaryotic) cell. The amoebae *Dictyostelium discoideum* can often be found on rotten trunks of trees. These are organisms that under normal circumstances live as single cells, feeding on bacteria and dividing by normal cell division (*mitosis*).

Like all amoebae do, they move around in all directions – for instance on a plastic dish under our microscope – and look for food. However, if food becomes scarce, we may watch how they quite suddenly begin to move concentrically towards a central point. There, they do similar things as what our birds were doing after having lifted off from the ground, e.g. they unite to a mass of cells (we call it *aggregation*) which now begins to shape into one coherent body which people have come to call *slime mold*, the organism's trivial name. This body of thousands of cells now goes through a defined life cycle, forming defined developmental stages of different shapes. Towards its end, spore cells are released which then live again as normal amoebae (under certain circumstances, even a sexual cycle can be included producing gametes). What and where is here the individual? Again, we can't give a clear answer, but at least may ask, how these amoebae could make a decision so that all move towards one particular point in their two-dimensional world? The answer is that it was one particular cell sitting in the center spot which sent off a small diffusible molecule, which acted as the (alarm) signal telling everybody in the neighborhood to move together and unite. This example of the slime mold demonstrates that even individual cells are social beings, which hardly survive without communication with their comrades.

At least in multi-cellular organisms, there is no inner (internal) cellular life without an outer (external) one. Yet, how general is such a conclusion? A third example taken from our own research turns our views into an opened chicken egg (see Fig. 1, right) which has been incubated at 37 degrees for six days: we see the bended embryo with its huge eyes, we see even the lens, and translucent parts of the brain; lots of external blood vessels lead into the embryo's body. Our experiment, with which we study the "behavior" of retinal cells within a culture dish, goes like this: from the isolated eyes we can easily remove the retinal tissue (the retina is the light processing part of our eyes) and disperse this tissue into single cells. From one eye, several millions of retinal cells can be regained. These cells are now cultured in plastic dishes, so that in a sense, they are now comparable to the individual slime mold's cells. Rather than letting them sit down and let them move around, we now shake the dish on a rotation machine. What happens within the next couple of days is remarkable: the cells quickly reaggregate into little cellular spheres. These grow bigger, because cells still will divide. What at the beginning of reaggregation certainly still is a random assembly of different cells, after a short while begins to organize in space. After the spheres have reached a size of about 0.5 mm in diameter, we will cut the spheres open and apply different markers which reveal a pronounced degree of internal tissue organization. We find all types of retinal cells arranged in a retina-like order (Fig. 2): three layers of cell bodies are interconnected by synaptic layers. In other words, from an initial random agglomeration of cells, these millions of cells – similar to what we have seen with Dictyostelium – have self-organized into a more or less complete tissue. Seemingly, our cells "talk" to each other, and find ways how to organize into a coherent tissue. In fact, we can direct these processes by changing the constituents of the growth

medium, or change other parameters, showing that it is the environment which is constitutive to the development of this tissue. (Only as a side note, this methodology is what *Tissue Engineers* in these days apply to produce retinal tissue from stem cells in vitro (in the culture dish) to then use it for tissue implantation into diseased eyes; see Layer et al., 2010).

These three examples may demonstrate how difficult in biology it can be to define what individuality means, much depending on the level of observation.

Reductionists' views on individuality

Ronald Reagan, by commenting on the last Sequoia trees in California “...if you have seen one, you have seen them all” intended to justify their final exploitation, but did not make himself more popular. Square-edged, as he was, he would not see the individualities of a tree, a look for the fine differences wasn't his thing. Ernst Haeckel in the last third of the 19th century was a man who certainly looked at details. He much dug in the sands of the Baltic Sea coastline or at the Naples beach to find and describe new species every day, to the majority they were protista. He was most fascinated by the diversity and the beauty of their shapes, otherwise he would not have invested so much energy in making his famous drawings (Haeckel, 1998; Fig. 3). Besides presenting their novel forms, which were all unknown to the public, Haeckel certainly intended to visualize aspects of symmetry and regularities. Haeckel, like many other biologists of his time, pushed hard to shift biology into an *exact natural science*: quantifiable commonalities within the same species were in the show case, while their individual differences were neglected. He held to this principle, when – by going back to the work of Karl von Baer – he prepared a famous picture (some say, he manipulated it!) with which he explained his biogenetic basic law: that ontogeny recapitulates phylogeny. He made some of the presented species and stages look more alike than they really were. Intentional fraud? I suspect that he was driven by his outspoken reductionism.

Blinding dogmas

August Weismann, another eminent German biologist of these days, became most influential by his germ plasm theory (*Keimplasmatheorie*). He could demonstrate in sea urchin that cells of the so-called germ line (*Keimbahn*; forming later all germ cells, e.g. eggs or sperm) are separated already in the very early embryo from what will become the somatic cells, e.g. cells that will form the whole body, except sperm or eggs. Being a follower of Darwin's, Weismann thought about what the early segregation of germ and somatic cells could mean for the then much discussed question of heredity, e.g. how traits from one generation could be trans-

ferred into the next. His theory of heredity, which became also known as the “Weismann barrier”, had tremendous impact on the conceptions of upcoming genetics in the first half of the 20th century. In his days, the nature of genetic materials, chromosomes, chromatin, nucleic acids, genes, etc., was still unknown, but it was assumed that there must be a chemical basis for heredity; some chemical units which somehow must be responsible for conferring specific traits to the animal. Weismann called these hypothetical units *determinants* (Fig. 4), and suggested that only cells of the germ line contained all genetic determinants. In some ways, a complete set of determinants in egg and sperm would be somehow mixed and worked over during fertilization, and thereby would reach into the next generation. In contrast, each somatic cell – which of course is also derived from a germ cell, namely the fertilized egg (*oocyte*) – would only receive a fraction of all determinants, depending on the cell type: a muscle cell would get one fraction of all determinants, a nerve cell another fraction, a fat cell again another one. Each particular fraction would specify the differentiation path of each cell type. From such ideas of fractionated heredity and cell specification, it was an expedient step for Weismann to come up with his concept of *mosaic development*. In essence, it assumed a one-to-one relationship between determinants (which later were called genes) and traits of organisms. Attempting to prove the mosaic concept would become the research program for a whole generation of embryologists.

By the middle of the last century, genetics had made tremendous progress. The nature of DNA had been solved (Watson and Crick, 1953), and the transfer of genetic information into chemical work machines of the body, the proteins, had been – as was believed then – fully understood: one gene codes for one protein (Beadle and Tatum, 1941), which became the central dogma of molecular biology (Crick, 1959; note: for more details on molecular biology, see Alberts et al., 2004). Dogmas in biology are dangerous, since they seem to advance progress; in the long run, however, they often retard it, since they direct our search of knowledge (science) into wrong directions, blur our sights: what we normally could even see with our naked eyes, we then cannot perceive with the finest microscopes. Dogmas install belief systems. The danger of reductionism: to stumble upon your own dogmas. Both dogmas, the Weismann barrier as the Beadle-Tatum dogma turned out to be misconceptions: except for some specific exceptions, development is everything but “mosaic” in nature, and transfer of genetic information is everything but one-directional (from DNA to protein), nor is it one-dimensional (1 gene to 1 protein; cf. Fig. 1, left and Fig. 5).

A side glance on dogmatic evolutionary theory

These two concepts were particularly influential in the development of a „complete theory” of evolution, of Neodarwinism. What became known as *population genetics*, or *synthetic theory of evolution* was entirely based on these two dogmas of he-

redity and genetics: the complete set of genes, the *genome*, of a new individual becomes fixed at the moment of fertilization, and this *genotype* determines the future *phenotype* of this individual completely (Fig. 5). Ernst Mayr and Theodosius Dobzhansky as eminent masterminds formulated “*The individual mutates, the population evolves*” (Amundson, 2005). Since only mature reproducing animals would affect the process of evolution through natural selection, population geneticists did not care about the embryo. Since supposedly the phenotype reflected the genotype directly (and vice versa, 1:1, Fig. 6), it was assumed that natural selection would work directly on genes. In fact, population genetics is nothing but statistics on the fitness of individual genes (and thus reflecting the traits, - as it was believed -) in a given population. What a misconception: as if nature would select for fitting genes? If anything, nature selects for survival for “life” (of whole viable organisms). It was Ernst Mayr who did not allow embryologists to participate in his conferences on population genetics, since he trumpeted that embryology could not contribute to the understanding of evolutionary process. Wrong dogmas will fall at some time, like the Berlin wall. From the late eighties onwards, *Evo-Devo* (evolutionary developmental biology) has become the field to explain on a molecular basis how big changes of biological form can come about during early embryonic development (by spontaneous mutations, e.g. by environmental toxicity, stress, etc.). If this animal can make it to maturity, it may possibly reproduce and even install a new population: a step of macroevolutionary change may have happened. The big dilemmas that population genetics had left open were characterized by Ron Amundson when he says “Evo-Devo and population genetics are incommensurate. One or the other has to disappear, before a new synthesis (of evolution) becomes possible” (Amundson, 2005; see also Gilbert, 2010).

New sights from embryology on individuality, environments and genes

Since the times of Weismann, people could have known better. Dogmas kill fantasies, and the phenotype is not a mere reflection of the genotype. It was Hans Driesch, who like others, set out to prove Weismann’s mosaic concept. Instead, with his famous *Schüttelversuche* (rotation experiments; see Gilbert, 2010) he found the opposite. When he had dissociated the four-cell embryo of sea urchins into its four cells, he had expected to get – if anything – four different sectors (parts) of the developing animal (remember the idea of a mosaic!); instead he observed the formation of four little, but whole and viable sea urchin larvae. In other words, from each cell (out of four) a complete animal had developed. Quite shocked by his own findings, he stated “the prospective potentiality of each cell is larger than its real fate”. With this experiment, by the way, he had detected *totipotentiality*, and thus became the father of nowadays stem cell biology. What cells, and what organisms do, depends not only on their given genome (which is the same in each cell),

but depends on their pertinent “life conditions”, their environments (or what we call in German, their *Umwelt* – lit. “surround world”).

The great surprise from genomics: much animal for few genes

A complete change in the perception of genetics came about after genomes of many animals, including man, were resolved around the turn of this century. It came as a big surprise that the numbers of genes from worm to the fly and then to man did not differ dramatically. Furthermore, many important gene families are preserved in the entire animal kingdom (and even in all multicellular organisms), and were conserved throughout evolution. Our genetic identity with chimpanzees is higher than 98%. How closely related with each other are the members of a human family? We can detect their similarities by their looks. But still, how different are they by their characters, their behaviors, their whole personalities? What part plays genetics, what their environments for each of these persons?

On impotency of genes: they need an environment

Living in the era of informatics and genomics, the media still often convey the impression of genes being almighty, omnipotent agents, being placed at the uppermost peak of an organism’s hierarchies. It seems bad luck if you have gotten the wrong genes: instead of becoming a winner, a brilliant star, you end up as loser, an alcoholic, or a criminal. There are brain scientists out there who try seriously to convince our law makers to change laws accordingly, since it is argued that there is no true human free will but mere genetic predisposition. Since it was your pre-determined genetic disposition, you cannot be made responsible for whatever you are doing right or wrong in life. How wrong a conception of the impact of genes!

In order to understand what makes all cells of an organism alike, but at the same time also different, we have to deal with the omnipotency, but also with the helplessness of genes. From two similarly looking egg cells two very different organisms can originate, e.g. a sea urchin or some frog. Through fertilization of an egg by the sperm maternal and paternal genes are mixed, forming the genome of the new individual. How will the information that is encoded in this new genome be realized? Briefly some important facts: in each cell of a given organism (e.g. a growing sea urchin, or a human fetus) the genome, as it was mixed together at fertilization, is completely preserved in each and every cell of the growing body. Therefore, we can speak of *genomic constancy* in all cells within any individual body (with some exceptions). But if the genetic program is the same in each cell, how then is it possible that all the different cell types can be formed during development? To understand this, we have to deal a bit more with the realization of

genes. Leaving off any details it should be noted, that there are regions on the DNA which function as switches to turn genes on, or turn them off, respectively. Thus, to transfer the information of a gene into its respective protein (e.g. to “realize” it), a particular gene must be activated. Importantly, the gene’s activity must be regulated in time and space: it should be produced only where and when this protein is needed (e.g. should its gene be “ON”). This is what molecular developmental biologists call *differential gene expression*. Thus, each cell of our body contains a complete set of the genetic information (the genome), but in a given cell at a certain time by far not all genes are active; to the contrary, most genes are inactive, remaining quiet for most of the cells life (here, mechanisms of *epigenetics* are left out!).

A second question arises immediately, namely who or what serves at those switches? As little as we cannot pull ourselves out off the moors, so a gene cannot activate or inactivate itself. Instead, there are proteins, called *transcription factors*, endowed with this function. Often, such factors turn on their own production (Fig. 1, left). Engineers reading this will immediately notice that this will lead to feedback loops and action cascades. A continuous chemical mutual interplay between genes, their proteins and other genes eventually leads as a consequence of the sum of these endless chemical reactions to a living organism. Synoptically, to build an organism, it needs many genes and proteins; development is steered by differential gene expressions; genes themselves represent only “dead chemistry”, since they need to be activated; each protein has to be at the right site at the right moment; strong feedback means that proteins often regulate their own production, and that of consecutive genes (called *down-stream genes*); by such mechanisms lead to genetic cascades, e.g. gene 1 codes for protein 1, which in turn regulates gene 2, etc. (Figs. 1, 6).

The genome as origin and ruler of individual life?

After this short side view into how genes are realized, we can come back to our central question on the origin of individual life, how embryonic life begins. For instance, how is it possible that from the genome of a fertilized egg a fly with wings, legs, antennae, etc., can develop. This is a most complex issue which has fascinated man since millenia. Over centuries of scientific reasoning, the so-called *preformationists* never completely disappeared, believing that in the sperm’s head an entire little human being would be present as a preformed *homunculus*, which then only needs to be unfolded and enlarged in the maternal uterus. Our novel molecular insights into these processes show that it is *epigenesis* (development), rather than *preformation*, as Aristotle already rightly had supposed.

Transgenerational aspects of individuality: before something new comes into being, something must be there already (maternal prepatterns)

Commonly, we are often given the impression as if the newly combined genome which emerges by combination of both parental genomes, would solely and completely be responsible for the development of the organism from its moment of fertilization until adulthood, as comparable for instance with the might of a general who autonomously can command and direct completely all war activities. Such an impression is not entirely correct. In particular, the very earliest periods of individual (embryonic) life appear to depend decisively on conditions as existent already in the unfertilized egg. These still relatively novel insights shall be discussed by using the fruit fly as an example. Not being understood to the same degree for man, we can expect that so-called *maternal factors* play a similarly important role during human development.

How does earliest development take off in the egg (Fig. 6)? The great research achievements by Christiane Nüsslein-Volhard and many others have taught us the essentials (Nüsslein-Volhard, 2004; Gilbert, 2010). *The egg is not round* could be a subheading for this section, indicating that the egg during its production in the womb not only reaches a certain egg-like shape (“un-round”, not perfectly spherical), but also takes on molecular asymmetries. Some important molecules (factors, morphogens) become amassed near the front (anterior), others near the hind (posterior) pole of the egg. The bright red dot in the figure (Fig. 6, I) indicates the concentration of a so-called *bicoid* messenger RNA at the front pole of the fly’s egg. This mRNA is deposited there by the mother fly during egg production; we speak of a *maternal*, e.g. by the mother produced mRNA. Immediately after fertilization, but only then, this mRNA is translated into its protein. This protein also presents a distinct front-hind distribution, forming a gradient throughout the length of the egg (graded red dot in II. of Fig. 6). The *bicoid* protein acts as a transcription factor, then activating (together with other factors) down-stream genes, thus initiating gene cascades (Fig 6, III., IV.). Noticeably, these reactions are concentration-dependent: only at places where enough of *bicoid* protein is present, a certain reaction is initiated; at places with less *bicoid* other things may happen. The cascades which will follow have been characterized in much detail, but need not be outlined further here. Nonetheless, we now can understand how molecular patterns are generated at distinct regions of the newly forming organism through stepwise genetic cascades and repetitive feedback mechanisms. By these processes, first irregular stripes (Fig. 6, III.), then double segments (Fig. 6, IV.), segments and eventually distinct cells become molecularly determined. Each molecular sub-pattern can produce certain structures of the growing larvae, until the mature state of the fly has been reached, e.g. a head, trunk, a segment, antennae, or legs.

What have we learnt? It is not only the “naked” genome of the future fly which produces it (quasi from nothing), but it is *the already existent molecular surrounds within the unfertilized egg which directs early steps of the individual’s pattern formation.*

Without such an initiation from outside of genes no development of the fertilized egg will even set in, the genetic material will remain quiet, simply speaking: the fly will not develop. To say it blankly, genes themselves are as mute as a software in a computer which is not activated (we open the software “word” to work on a text; to do table calculations we will use another program). Thus, we learn how the emergence of a next generation is decisively directed by factors from the egg, and thus from the mother animal (this is a crude simplification, not further touching maternal and paternal influences). The transition from one generation to the next is therefore – to my understanding – much more fluent, since the *new life* not really is new. What – then -means *individuality* at the organismic level?

No doubt, to form a new organism the fertilized egg must use the information laid down in its genome. With this business, however, it is always the already existing environment, or, surrounds which plays a major part. The term “surrounds” could mean the surrounding molecular composition (a particular transcription factor, a hormone, etc.). But similarly, gene expressions can be influenced by the wider surrounds, such as conditions within or outside of neighboring cells at a given moment, of whole tissues and organs, or even whole organisms with their respective food supply, conditions of temperature and light, or outbreak of diseases (thus, “surrounds” indicates all scales, from molecular, to cellular to organismic; I prefer the German term *Umwelt*, which by including “Welt - world” can nicely insinuate a scalar openness).

Back to Haeckel: on symmetries, networks and system levels

In doing biological research, we always end up by being struck by the complexity of biological systems. As with all natural sciences, we biologists have to strictly work and reason reductionistically. At the same token, since biology deals with most complex natural matters, one should refrain from interpreting results, which are due to reductionistic methodologies, in a dogmatic manner. There is not much of a “proof” in biology. While Haeckel and his contemporaries were trying to point to regularities and symmetries in nature at the species level (reductionist approach), nowadays we have come to focus on individual features of molecules, cells, tissues and organisms. We could consider *individuality* at each scale, and this multileveled nature of the term *individuality* has been highlighted to some extent in this article (see also contributions of Nick and of Bereiter-Hahn, this volume). The term *system* in biology is even more iridescent. Like that of individuality, systems can be designated at all levels, from three molecules being dependent on each other within a chemical reaction scheme, up to complete organisms, of which already very few – by depending upon each other – can form an ecological unit. Almost endlessly, all these possible systems are interconnected with each other. It is the modern field of *Systems Biology* which tries to describe relevant networks (which are always parts of other networks) by computer-assisted simulation

approaches. Since they all include simplifications, they are all error-prone. Nevertheless, we hope that they can further our understanding of the living world.

At higher levels of organismic life it is by far not only genes which rule the game of life, but rather systemic rules take over (constraints). Cells, tissues, organs, organisms do what they are capable of doing in a given situation. A neuron sends out his processes into such directions which are indicated by the make-up of its environments (e.g., particular molecular guiding cues provided by the ECM). If dissociated retinal cells find together in a rotation culture, they produce a coherent tissue by following many diverse cell-internal and external cues (molecular, cellular surfaces, physical constraints, such as tension or pressure, etc.). The list of examples is endless.

Why do mammals have always (with very few exceptions) seven neck vertebrae? If we think of a giraffe, this seems not a helpful invention of nature. Why does this animal not have many more which would make his neck much more flexible, and thus could be an evolutionary advantage? In fact, sometimes researchers find mammals with one more, or one fewer vertebra (even in man). Surprisingly, at a closer look it could be established that such “malformed” individuals either die early, or they will develop cancers. For unknown reasons, which we call “systemic constraints”, mammalian life appears only compatible with having precisely seven neck bones (Arthur, 2011).

In contrast to Haeckel’s impressions, symmetries in living organisms are deceptively pretentious. Truly, it is asymmetry that drives life. A remarkable mathematical approach to understand the formation of complex patterns in nature is represented by so-called reaction-diffusion models, working by autocatalytic and counter-inhibitory mechanisms. Such mechanisms were first postulated by Alan Turing in the early fifties, and much extended by Alfred Gierer and Hans Meinhardt at the Max-Planck-Institut in Tübingen (by including inhibition with these models). These simulation models are based on the recognition that no absolute symmetry exists in nature. Originating from most minute asymmetries, autocatalytic (self-enhancing) processes will locally increase a deviation from symmetry. To not let the system overshoot at this particular site, long-ranging inhibitory mechanisms (the “inhibitor”) will constrain the action of the so-called “activator”, and thus stable patterns in space and time will develop. One of the amazing features of these models is that their simple mathematics is reductionistic, but the patterns generated – by varying only a few parameters – can be almost endless, able to represent highly individual forms and shapes as really found in nature (Meinhardt, 2009).

Epilogue on “Life – Individual – System”

Unnoticed, I have – with admittedly personal views – turned some conceptions of genetics from head to foot. As cells cannot be understood without considering their surrounding neighbours, genes remain ineffective without being regulated. What is at the origin of a new life, of a new individual? Is it merely genes, the new genome? No, certainly not. It is a distinct life situation, a certain (molecular) shape of the egg cell, into which the new genome now is “inferred”, and which is only set into action by a given (molecular) egg shape. Individuality does not momentarily emerge from the newly mixed genome of a fertilized egg, but is the product of a developmental process, which depends probably more on its *Umwelt* than on its genome (on defining *individuality of a person*, see Spaemann, 1996). “Life” could thus be conceived as a continuum from cell to cell, from organism to organism, from generation to generation, thereby experiencing (and interpreting) constant changes of environments. Genetic information represents an indispensable vehicle, a mere toolery, to sustain the ongoing of life, but is not an autotelic end purpose of nature by itself. Such a perception of “life” appears much in line with Meyer-Abich, when he speaks of “Mitsein”, or of “Mitwelt” (*being-with-the-world*), e.g. perceiving life as ever-lasting mutual interactions of the *Givings* and the *Takes* by all living beings in conjunction with non-living material things (Meyer-Abich, 2010). Under such premises, it remains an unconceivable riddle how some strict reductionists can reduce the phenomenon of “life” to a mere dissemination of egoistic genes (Dawkins, 1976). Relating the presented developmental concepts to evolution, I am convinced that back then - about 4.6 billions of years ago - similar principles held true: that it were the however conditioned environments (*Umwelt*) which shaped their “necessary genes”, but not inversely, that it should have been genes that multiplied and selected themselves egoistically to thereby produce –as an epiphenomenon - what we know as living nature.

Literature:

- Alberts, B. et al. (2004). *Molekularbiologie der Zelle*, 4. Auflage, Wiley-VCH-Verlag, Weinheim.
- Amundson, R. (2005). *The changing role of the embryo in evolutionary thought*. Cambridge Studies in Philosophy and Biology.
- Arthur, W. (2011). *Evolution. A developmental approach*. Wiley-Blackwell.
- Dawkins, R. (1976). *Das egoistische Gen*, RoRoRo Verlag (Aufl. 1996).
- Gilbert, S.F. (2010). *Developmental Biology*, 9th Edition, Sinauer Ass., Sunderland USA.
- Haeckel, E. (1998). *Kunstformen der Natur* (Nachdruck der Farbtafeln von 1904). Prestel-Verlag, München – New York.

- Jahn, I. (Hrsg.) (2000). *Geschichte der Biologie*, 3. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin.
- Layer PG (2007). Was ist Leben? - Von Zellen und anderen Lebewesen zwischen Genkonstanz und Umweltvarianz. In: Arnoldshainer Texte, Band 136 (Hrsg. H. Düringer, H. Meisinger, W.-R. Schmidt), Haag + Herchen Verlag, ISBN 978-3-89846-494-9, S. 102-116.
- Layer, P.G., Araki, M. and Vogel-Höpker, A. (2010). New concepts for reconstruction of retinal and pigment epithelial tissues. *Exp. Rev. Ophthalmol.* 5(4), 523-544.
- Meinhardt, H. (2009). *The Algorithmic Beauty of Sea Shells (The virtual laboratory)*. Springer.
- Meyer-Abich, K.M. (2010). Was es bedeutet, gesund zu sein. *Philosophie der Medizin*. Hanser-Verlag; (see dto. 1997: *Praktische Naturphilosophie - Erinnerung an einen vergessenen Traum*. C.H. Beck).
- Nüsslein-Volhard, C. (2004). *Wie Gene die Entwicklung steuern*, C.H. Beck Verlag.
- Spaemann, R. (1996). *Personen. Versuche über den Unterschied zwischen „etwas“ und „jemand“*. Klett-Cotta, Stuttgart.

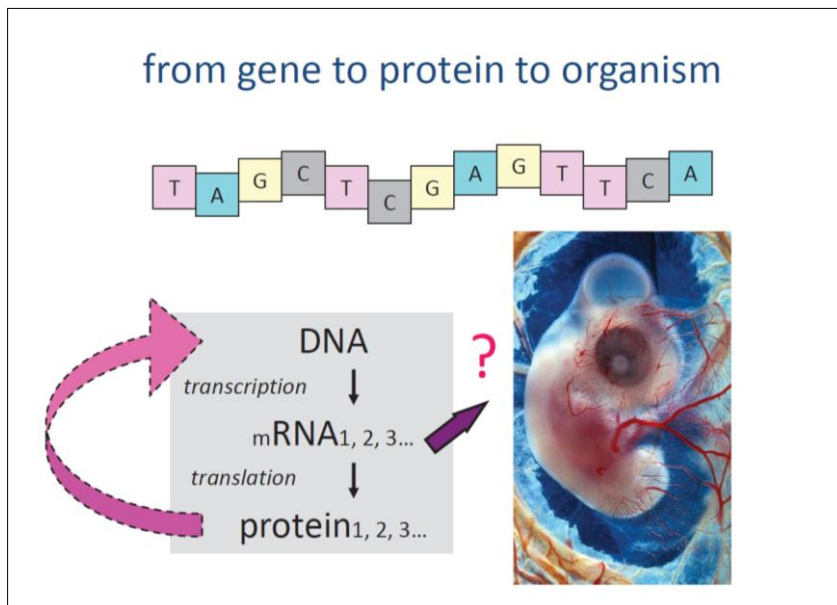


Fig. 1. Embryonic chicken retina (right) and retinal spheroid (left; see Layer et al., 2010). Nearly complete retinal tissue can be reconstructed from dissociated cells of a chick embryo. Note that in both structures the tissue consists of three nuclear layers (ONL, INL, GCL) and two synaptic “plexiform” layers (OPL, IPL), including all major retinal cell types (red, photoreceptors; green, ganglion cells).

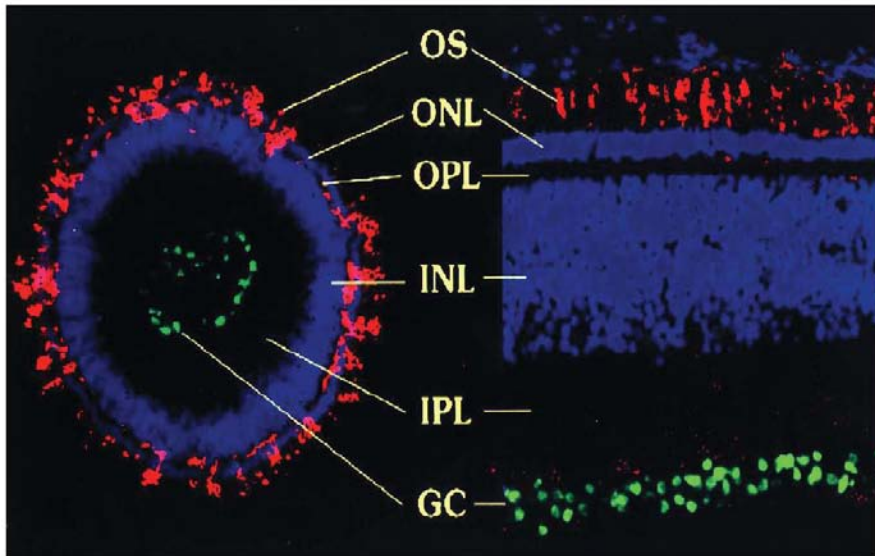
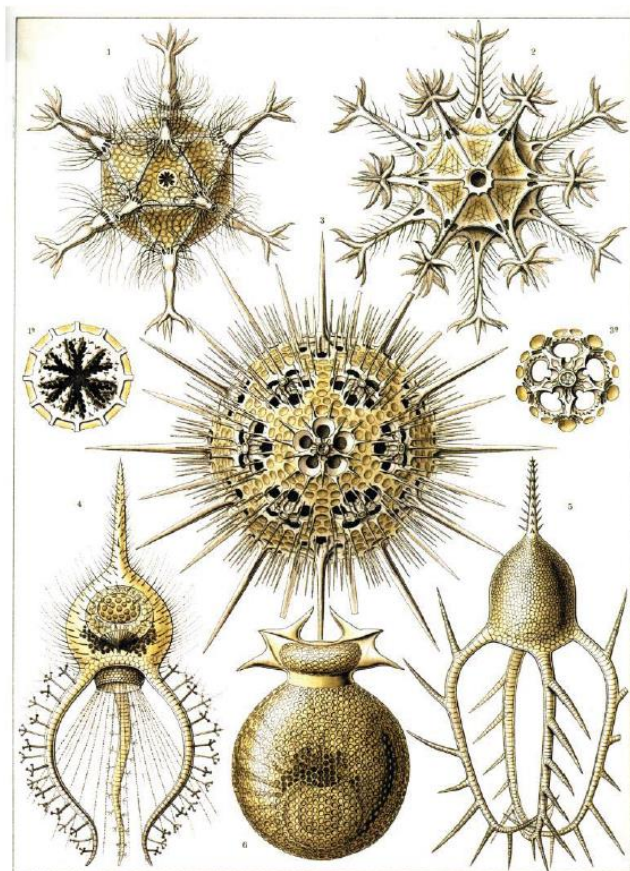


Fig. 2. A plate from Haeckel's „Kunstformen der Natur“ of 1899, showing various diatoms. Each one represents a unicellular organism (syst. “Protista”). Supposedly, Haeckel was fascinated by their symmetries, while today we focus more on individual asymmetries. Copyright by Dr. O. Breidbach, Haeckel-Museum Jena.



Phaeodaria. Rohrstrahlige.

Fig. 3. Weismann's idea about a fragmented use of determinants for the production of individual cell types of the body not only founded his hypothesis of mosaic development, but also was most influential on future conceptions of heredity. Accordingly, only germ cells would contain all determinants (later being called "genes"), which would be transferred from one generation into the next ("germ cell I", "germ cell II", etc.).

Weismann 's mosaic

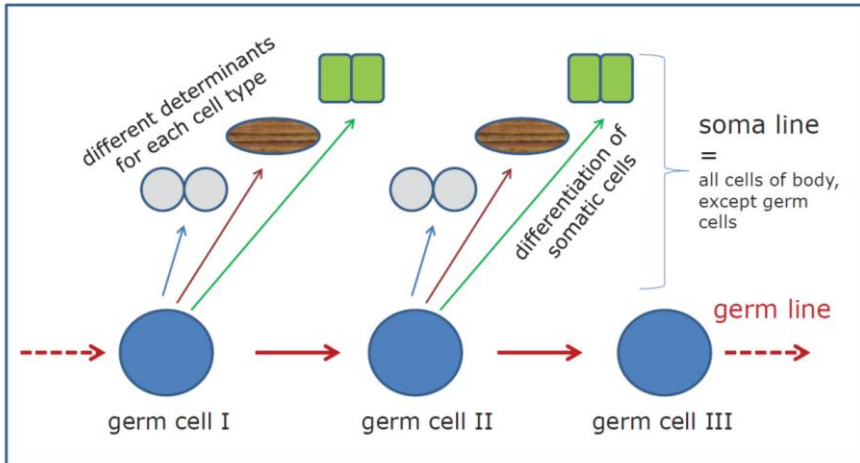


Fig. 4. The misconception of genetic determinism held that the genotype completely determines the phenotype. Thereby, environmental influences were neglected. Such ideas were particularly influential on promoting the evolutionary theory of population genetics.

Genetic determinism:
genome determines organism completely

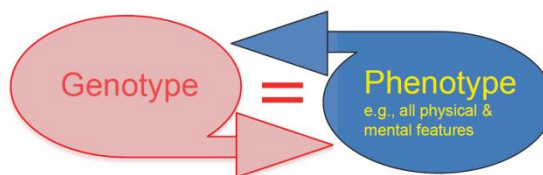


Fig. 5. A long way from genes via proteins to a living organism (6 day-old chicken embryo, right). Note that one gene can code for more than one messenger RNA, and for many more proteins. Importantly, during early embryonic development many proteins induce further "down-stream" genes to be expressed (feedback mechanisms; arrow).

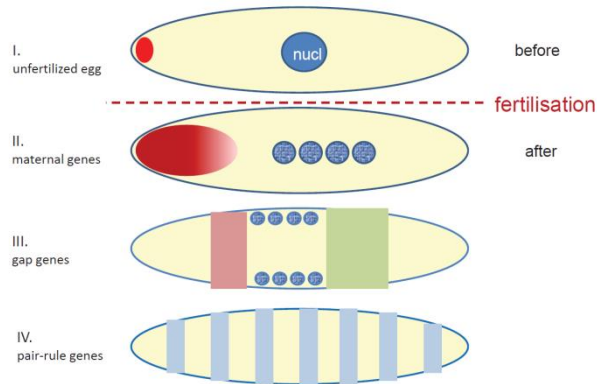


Fig. 6. Whether a fly will develop normally, depends already on the local distribution of particular gene products in the unfertilized egg (“maternal genes”; see red dot in I.). After fertilisation, this information is transferred into a graded distribution of the corresponding protein (II., red area in anterior part of egg); then, along with rapid nuclear divisions (“nucl”, blue circles) a cascade of gene activations will initiate local subdivisions of the embryonic space into first irregular domains (III., “gap genes”), before segmentation by “pair-rule genes” sets in. Further see (Nüsslein-Volhard, 2004; Gilbert, 2010).

Paul Gottlob Layer
 Technische Universität Darmstadt
 Schnittspahnstrasse 13
 D-64287 Darmstadt
 Germany
 Email: layer@bio.tu-darmstadt.de
 Phone: +49-6151-163800

Patterns and processes in macroevolution

Bernd Rosslenbroich

Abstract. A systems approach is presented which perceives the organism as well as organs and cells as integrative units, which impose restricting and regulating functions upon their component parts. At the same time these units depend on the functions of their parts, so that a reciprocal interdependence emerges. In this sense a system is seen as a relatively autonomous entity which ensures the functionality and integrity of the whole system. Organisms are organized by a hierarchy of such systems with complex interrelations between them on different levels. During evolution the different levels of this hierarchy were formed. This generated increasing capacities of self-determination and relative environmental independence of the individual organisms.

A new biology?

At present a new search is under way for an adequate understanding of the organism and the special principles of life in general. The question for such a perception has been accompanying biology for a long time. However, since the beginning of the 21st century it again became acute, especially fueled by the present extensive biological knowledge, but also by some unexpected research results. The main question here is: Is it really possible to reduce all life functions to the molecular level and finally to chemical and physical processes? (Bock & Goode 1998, Gilbert & Sarkar 2000, Goldenfeld & Woese 2007, Kitcher 1999, Köchy 1997, Noble 2006, 2008, 2011, Rose 1997, Rosslénbroich 2001, 2011, Strohmman 1993, 1997, 1998, 2003 Woese 2004).

Woese (2004) even asks for “a new biology for a new century”. He states that the reductionism of the 20th century molecular era may have been a necessary and unavoidable transition stage in the overall course of biology, but that

“a biology viewed through the eyes of fundamentalist reductionism is an incomplete biology. Knowing the parts of isolated entities is not enough. A musical metaphor expresses it best: molecular biology could read notes in the score, but it couldn’t hear the music. ... The time has come to replace the purely reductionist “eyes-down” molecular perspective with a new and genuinely holistic, “eyes-up”, view of the living world, one whose primary focus is on evolution, emergence, and biology’s innate complexity. ... Let’s stop looking at the organism purely as a molecular machine. The machine metaphor certainly provides insights, but these come at the price of overlooking much of what biology is.” (p. 175/176)

What will this “new biology” look like? Arguably it is not so necessary to generate a new biology, as modern biology is well structured, has excellent methods of research in most of its disciplines and a highly organized body of scientific knowledge. However, what is obviously under discussion are some of its fundamental assumptions and paradigms. This includes not only our general view of living organisms (Gilbert & Sarkar 2000, Noble 2006), but also our understanding of how they evolved (Jablonka & Lamb 2005, Pigliucci & Müller 2010, Lewontin 2000, Shapiro 2011), and consequently of how we even perceive ourselves (Grunwald et al. 2002). This in turn will of course influence future empirical work and its interpretation, and this is exactly what Woese expresses in his paper cited above.

Organismic systems thinking

Certainly many aspects need to be discussed. However, I will only treat one of them here: It is the question of how we can understand an organism as an integrated, regulated unit, rather than seeing it as an agglomeration of molecules. During the 20th century several approaches had been developed in order to grasp this principle. However, generally they eked out a meagre existence in the shadow

of the dominating reductionistic research programs. I propose that especially the systems thinking of Paul Alfred Weiss (1898 - 1989) is a central one for these developments and that this concept is dramatically underestimated. Weiss was an Austrian scientist who moved to the United States, where he became a leading figure in science of his time (Overton 1997). His contributions to neurophysiology and developmental biology are well known. However, curiously enough his systems approach is nearly forgotten. Only occasionally his concept is cited, but there has hardly been any understanding of this fundamentally unique approach, which differs essentially from most of the usual approaches of systems biology today. Only recently have there been publications which appreciate the concept in a more profound way and argue for a revival of his ideas (Drack, this volume, Drack et al. 2007, Drack & Wolkenhauer 2011, Köchy 1997, Rosslénbroich 2001, 2011).

Weiss comes quite close to what the basic features of an organism really are and he expresses his concept in a most clear and concise manner. Recent research supports his views step by step in a most impressive manner. Or formulated the other way around: Many results become better understandable in the light of his approach.

An important characteristic of this concept is that it is able to integrate many of the disciplines of biology and shows their respective place and relevance for the study of organisms. As such it is able to overcome one-sidedness and unjustified predominance of some disciplines which developed during the last century. Weiss (1963, 1968, 1969, 1971, 1973, 1977) developed a perspective, which is suited to describe cells, organs and the whole organism as integrative units, a notion still poorly understood and largely neglected in biomedical science. Weiss considers a living system as a relatively autonomous entity, which imposes restricting, i.e. regulating functions upon its component parts, so that the functionality of the whole system is ensured. The system itself contains constituting properties and thus possesses information, which does not stem from the parts themselves. The system must be regarded as a spatio-functional entity, which integrates the functions of its parts. He understands this as a "supra-molecular order in living systems".

One such system is the cell: the cell hosts a number of components such as organelles and molecules and integrates all these components to a functional unit. It needs these components and depends heavily upon them, but the cell is only able to live due to the regulation, which is imposed on the components by the system as a whole. Thus a reciprocal interdependence between system and components emerges. This principle of interdependence constitutes a living organism.

Weiss sees an organism as a hierarchy of several levels of such systems (Fig. 1). Each system has a relative invariance and autonomy as well as a relative openness to regulative influences from superimposed higher level systems. The arrows in the figure indicate pathways of possible interactions, which must be taken into account when studying such an organism. Also, the whole organism cannot be

regarded as a closed system. Rather it is integrated into its environment with many forms of exchange.

According to this point of view, the biological work on each level gets its own relevance and task: Cell biology is responsible for the level of the cells. Histology is responsible for the tissue level. And the physiologist must look for the function of whole organs as classical physiology has always done. The task of molecular biology is to describe how the molecular components work. However, it becomes problematic when e.g. molecular biology claims that it is able to explain all phenomena from the level of molecules. Obviously this is reductionism. The one-sidedness of such a claim becomes apparent in comparison to the model of Weiss, without denying the relevance of the discipline on its appropriate level. Systems biology is currently quite modern in some areas of molecular biology. However, the latter defines a system as the outcome of the complex interrelationships of all the elements involved and seeks to study these relations, mostly with the help of large amounts of data about these elements. It can be shown that this widely used approach does not overcome the problems of reductionism, as is often claimed. Thus, also this form of molecular systems biology is in need of a more appropriate notion of an organic system (Rosslensbroich 2011).

However, there are also some more recent proposals which are compatible with the considerations of Weiss and have obviously been developed independently of them. The most important model comes from Denis Noble, who has been thinking about these principles working on heart physiology (Noble 2006, 2008). Thus he writes:

“We cannot locate the site of pacemaker rhythm at the sub-cellular and molecular levels. Yet we have no difficulty in locating it at the level of certain cells within the whole organ. We know what it means to refer to the pacemaker of the heart and we can locate it anatomically. The fact that it cannot be found below the cellular level is irrelevant. If a particular biological function or entity does not exist at one level that does not mean to say it does not exist at all. To identify it may be quite simple once we have made the requisite explanatory shift. We just have to go up or down a level or two to find the context in which that entity can be said to exist. One of the important goals of integrative systems biology is to identify the levels at which the various functions exist and operate.” (Noble 2006, p. 129).

Noble, too, uses a hierarchical model of an organism (Fig. 2). In the 1960ies Polany (1968) published similar considerations in a paper with the title “Life’s irreducible structure”. The evolutionary biologist Stephen Jay Gould (1993) has been thinking about the relevance of Polany’s considerations for evolutionary biology. Further approaches, which point into the same direction with a notion of autonomous characteristics of a system imposing functions of “downward-causation” onto the component parts, come from Cornish-Bowden 2006, Cornish-Bowden & Cardenas 2005, Joyner & Pedersen 2011, Mesarovic et al. 2004, Mesarovic & Sreenath 2006. However, they are clearly in the minority compared to the extremely expanding field of molecular systems biology as characterized.

Systems in evolution

Recent insights in molecular biology are indicating that such a model of system functions is correct. The molecular biologists Gerhart & Kirschner (1997) come most closely to these considerations, not arguing primarily from a systems theoretical background but collecting detailed phenomena, which indicate the same principles. They describe how surprisingly uniform the cellular and biochemical processes are within evolution, while the supracellular forms undergo extensive evolutionary changes. Most biochemical functions originated early in evolution and did not change essentially during further evolution of the organisms. They are called “highly conserved” functions, genes and proteins. In a similar way the world of multicellular organisms exclusively used one cell-type, the well-known “eukaryotic cell”, as it is present in multicellular organisms. Gerhart and Kirschner think that it was more the regulation and control of cellular and biochemical processes which changed during evolution and pose the question of how the variety of multicellular organisms originated from these uniform components. They search for a new understanding of the relationship between genotype and phenotype, about which still not much is known.

Gerhart & Kirschner (1997, p. 1):

“The search for a biochemical basis for diversification that is selected upon during evolution has recently led to a paradox: where we most expect to find variation, we find conservation, a lack of change. There is divergence in the accumulated genetic changes in the genome, and in protein sequences, but there is conservation in the function and structure of many of the mechanisms of the cell, including those most deeply involved in generating evolutionary change.”

Thus, also the cambrian explosion, that great radiation of metazoan phyla some 450 million years ago, was an explosion of metazoan morphologies, but not a time of larger innovations in cellular processes. There is no evidence for a corresponding molecular explosion. All this is in fundamental conflict with the synthetic theory, which dominated evolutionary theory during the second half of the 20th century and claimed that the accumulation of random genetic changes delivers the raw material for evolutionary variation.

This is in correspondence with recent findings in epigenetics: Variations could possibly emerge rather through changes in gene regulation than by means of mutations in the conventional sense (Jablonka & Lamb 2005).

West-Eberhard (2003) published a book with the title: “Developmental Plasticity and Evolution”, which first encountered a lot of indignation from many experts in the field. She postulated that genes are rather followers in evolution than leaders and that evolutionary novelties result from the reorganization of phenotypes. Meanwhile these aspects are being increasingly debated within “postmodern evolution” (Whitfield 2008).

Evolution seems not to be reducible to the variation of genes (Shapiro 2011). Rather changes on system levels obviously play an essential role. Of course, genes

are involved, but only within the different systemic levels. Many concrete examples for these principles now come from the field of “Evolution and Development (Evo-Devo)”, which describes principles, which have been involved during evolutionary changes comparing the embryological developments of different groups of organisms (Arthur 2004, 2011, Carroll 2005, Shapiro 2011).

Regarding the systems model of the organism according to Weiss or Noble and recognizing that evolutionary innovations can emerge on different hierarchical levels and can come in larger reorganizations of whole systems on the phenotype level, a new look at the type of changes during the major transitions in evolution may be essential. It is obviously necessary to develop a systems model of evolution (Riedl 1979). Shapiro (2006) states: *“We may now begin to think of evolution in terms of systems engineering rather than as a blind walk through the thickets of purifying selection.”*

In figure 3 I try to represent such a view in a very preliminary and abstract manner, dissecting the representation of Weiss. Thus at least some major transitions would lead towards new hierarchical levels in the individual organism. For the time being I will defer the question of how these hierarchies were generated and which forces could have been behind these processes.

For some, especially early transitions such a change in systems organization is quite obvious: During the origin of the eukaryotic cell, new organelles and new possibilities in the regulation of genetic transcription and RNA processing emerge, introducing a much more refined system of regulation between the genome and the whole cell. During the next major transition, the generation of multicellularity, many cells are integrated into a new overall system with new possibilities of specialization of component parts.

Then, between the two germ layers which at first are the basis for lower multicellular animals predominantly generating surfaces, a third germ layer, the mesoderm, is inserted giving the basis for new organ systems, which increasingly take over regulative functions, integrated within the overall system of the animal. During the further course of evolution, refined circulatory systems and more centralized nervous systems increasingly integrate the physiological partial processes and so on.

It is interesting, that the level, on which innovations appear, shifted during evolution: During early evolution the biochemical processes were generated. Then the eukaryotic cell emerged with innovations on the level of organelles, but with less biochemical innovations. During the generation of multicellularity the level of innovation is that of morphologies. Thus, in animals all basic phyla were invented with new body plans, using the quite uniform type of cell with its also uniform biochemical equipment. Then organs were generated. Later, organs were only modified and specialized.

In summary it should be evident that a more complete notion of the organism would not only be important for molecular biology, cell biology and physiology. It would also shed new light on evolution on the whole.

Patterns in evolution

In this context it is also interesting to have a new look at patterns and processes in evolutionary transitions and at trends in evolution. Concerning these topics largely differing views exist. A majority of researchers, predominantly in the field of population biology, is not interested in these questions. For them evolution is a random process, which cannot generate something like patterns or trends. At best they are a by-product of a mainly diversifying evolution and need no further consideration.

In contrast to this view some scientists consider patterns and trends as important phenomena. Especially palaeontologists recognized trends in comparing sequences of findings from different geological layers. Occasionally there also have been considerations about some general characteristics, some universal features, which might have been generated during the transitions on different systematic levels. At least macroevolution does not look like just a random process. There must be some way to describe what really changed between such early forms of life like bacteria and later forms such as mammals and birds, just to mention the largest possible scale. However, it turned out to be difficult to establish a clear definition or a description of the qualities which changed and gave rise to what is often called the “higher organisms” (Rosslénbroich 2006, McShea 1998, Calcott & Sterelny 2011).

In some conceptual research work it has been shown that the occasionally mentioned increase in autonomy and independence from the environment might be most relevant (Rosslénbroich 2007, 2009, 2012). This work describes that organisms gained in stability, self-regulation and self-assertion especially during the major transitions in evolution, that the direct influences of the environment were gradually reduced and a stabilization of self-referential, intrinsic functions within the systems was generated. In higher animals this includes the potential for more flexible and self-determined behaviors.

This is characterized as relative autonomy because numerous interconnections with the environment and dependencies upon it are retained. Features of an increasing autonomy are spatial separations from the environment, increases in homeostatic functions and in body size, internalizations and an increase in physiological and behavioral flexibility. Especially mammals and birds developed high degrees of autonomy compared to the other vertebrates and to invertebrates.

There is a whole set of resources which can – singly or in combination with each other – increase autonomy. To these pertain external boundaries towards the environment like the different types of skins and the generation of shells, feathers or fur. The generation of an enclosed extracellular milieu is one prerequisite for the regulation and stabilization of the fluid environment of the cells. The evolution of stable blood circulation systems enabled animals to maintain the fluid environment of their tissues and cells also on land, independent from a watery environment. These also include the diverse functions of homeostasis as well as increases

in body size of the organisms, as larger organisms can be more stable towards changes in the environment. The differentiation of internal organs internalizes functions, which originally were performed at outside surfaces.

Due to expanded possibilities of locomotion many organisms became more mobile within their environment. Endothermy and increased aerobic capacity during exercise enable a thermal and metabolic independence – mainly in birds and mammals. There is also an extensive evolution of immune systems as means of defence against environmental influences.

Nervous systems were increasingly able to act more flexible and self-determined and with this, behaviour became more adjustable, including extensive learning behaviour in many primates and intelligent ravens and parrots.

However, it is important to see that these increases in autonomy were not generated within some linear process. There is evidently not something like a continuous linear trend. Rather the record shows a large radiation on each level involving different forms and combinations of features. However, basically some groups are able to achieve an organization, which leads to changes in their general organism-environment relationship. After reaching such a new level, it may be possible to radiate within the environment, to elaborate the possibilities of the respective body plan, to continue progressive evolution or to undergo regressive evolution. Only on the long run, looking backwards from today's perspective, it may look like some linear process leading to autonomy, while in reality on every level it may have been open as to which organisms would not only survive, but also would have the potential to generate a starting point for a new radiation on another level.

Changes in the autonomy of organisms must also be regarded in their relation to adaptations. With the notion of autonomy it is possible to differentiate between both. Such a differentiation between autonomy and environmental adaptation allows a more detailed analysis of the organism-environment relationship, as there are obviously functions for self-regulation and self-assertion, as well as for coping with environmental factors. Of course this overlaps in many cases and is not mutually exclusive. This contributes to recent attempts to overcome one-sided adaptationistic interpretations of the synthetic theory of evolution (Pigliucci & Müller 2010).

The summary of my hypothesis is: By means of the construction of system levels a variety of functions for autonomy evolved and increased the capacities of self-determination and relative environmental independence of the individual organisms.

This is a model that can be tested empirically and is suited to generate many new interesting questions about the organism-environment relations and their changes throughout the history of life. It integrates modern empirical knowledge on evolution, physiology, palaeontology and so on. Thus it is not in opposition to modern fields of research.

Beyond that, it may contribute to an overcoming of mechanistic interpretations in biology and evolutionary theory, as autonomy in the sense of self-regulated and stabilized systems is obviously an organismic concept, the principles of which are not found in chemistry or physics.

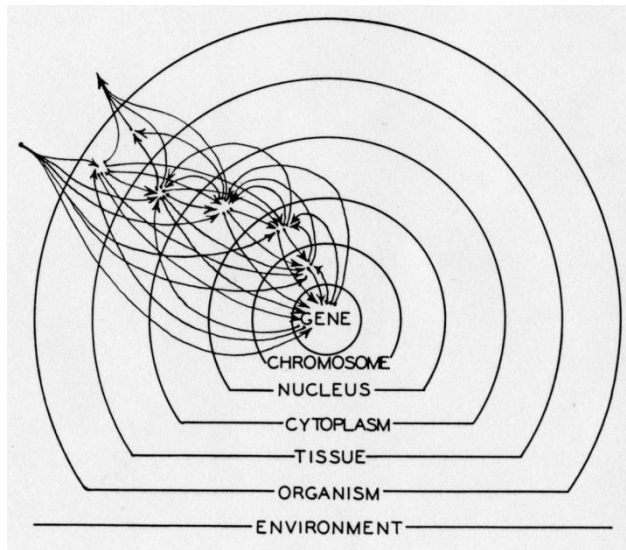


Fig. 1: Interactive relations among the hierarchically ordered subsystems of an organism (Weiss 1969).

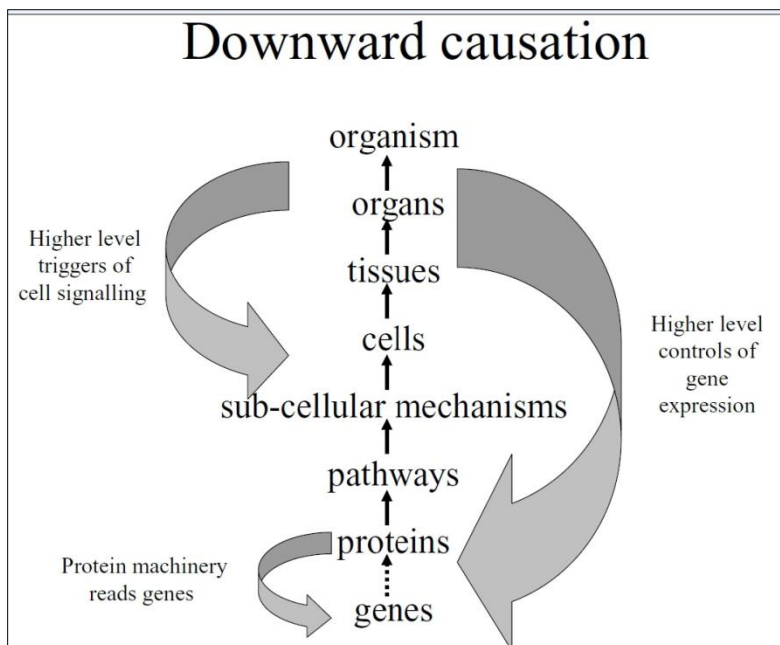


Fig. 2: Representation of levels of biological organisation within an organism according to Noble (2006).

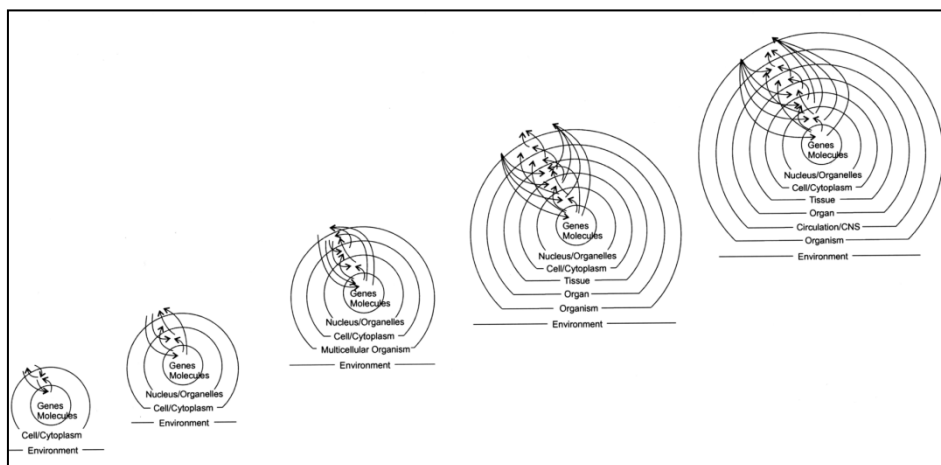


Fig. 3: Schematic representation of system transitions in evolution

References:

- Arthur W (2004): *Biased Embryos and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge UK
- (2011): *Evolution - A Developmental Approach*. Wiley-Blackwell, Chichester
- Bock G, Goode J (Hrsg.) (1998): *The limits of reductionism in biology*. Papers from the Symposium held at the Novartis Foundation, London 1997. Wiley, Chichester, England
- Calcott B, Sterelny K (2011): *The major transitions in evolution revisited*. MIT Press, Cambridge MA
- Carroll SB (2005): *Endless Forms Most Beautiful. The New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom*. Norton, New York, London
- Cornish-Bowden A (2006): Putting the systems back into systems biology. *Perspectives in biology and medicine* 49, pp. 475-489
- Cornish-Bowden A, Cardenas ML (2005): Systems biology may work when we learn to understand the parts in terms of the whole. *Biochemical Society Transactions* 33, pp.516-519
- Drack M, Apfalter W, Pouvreau D (2007): On the making of a system theory of life: Paul A Weiss and Ludwig von Bertalanffy's conceptual connection. *Quarterly Review of Biology* 82, pp. 349-373
- Drack M, Wolkenhauer O (2011): System approaches of Weiss and Bertalanffy and their relevance for systems biology today. *Seminars in Cancer Biology* 21, pp. 150-155
- Gerhart J, Kirschner M (1997): *Cells, embryos, and evolution. Toward a cellular and developmental understanding of phenotypic variation and evolutionary adaptability*. Blackwell, Malden MA
- Gilbert SF, Sarkar S (2000): Embracing Complexity: Organicism for the 21st Century. *Developmental Dynamics* 219, pp. 1-9
- Goldenfeld N, Woese C (2007): Biology's next revolution. *Nature* 445, 369-369
- Gould S (1993): Evolution of organisms. In: Boyd CAR, Noble D (Hrsg.): *The logic of life. The challenge of integrative physiology*. Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 15-42
- Grunwald A, Gutmann M, Neumann-Held E (Eds.) (2002): *On Human Nature. Anthropological, Biological, and Philosophical Foundations*. Springer, Berlin, Heidelberg

- Jablonka E, Lamb MJ (2005): *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. MIT Press, Cambridge MA
- Joyner M, Pedersen BK (2011): Ten questions about systems biology. *The Journal of Physiology* 589 (5), pp. 1017-1030
- Kitcher P (1999): The hegemony of molecular biology. *Biology and Philosophy* 14, pp. 195-210
- Köchy K (1997): *Ganzheit und Wissenschaft. Das historische Fallbeispiel der romantischen Naturforschung*. Königshausen & Neumann, Würzburg
- Lewontin R (2000): *The Triple Helix. Gene, Organism and Environment*. Harvard Univ. Press. Cambridge
- McShea DW (1998): Possible largest-scale trends in organismal evolution: eight 'live hypotheses'. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29, pp. 293-318
- Mesarovic M, Sreenath SN (2006): Beyond the flat earth perspective in systems biology. *Biological Theory* 1, pp. 33-34
- Mesarovic MD, Sreenath N, Keene J (2004): Search for organizing principles: understanding in systems biology. *Systems Biology* 1, pp. 19-27
- Noble D (2006): *The music of life. Biology beyond genes*. Oxford University Press, Oxford
- (2008): Claude Bernard, the first systems biologist, and the future of physiology. *Experimental Physiology* 93, pp. 16-26
 - (2011): Neo-Darwinism, the Modern Synthesis and selfish genes: Are they of use in physiology? *Journal of Physiology* 589 (5), pp. 1007-1015
- Overton J (1997): Paul Alfred Weiss. In: Office of the Home Secretary, National Academy of Sciences. *Biographical Memoirs*, Vol. 72 (www.nap.edu/readingroom/books/biomems/pweiss.html), pp. 373-386
- Pigliucci M, Müller G (2010): *Evolution - the Extended Synthesis*. MIT Press
- Polanyi M (1968): Life's irreducible structure. *Science* 160, pp. 1308-1312
- Riedl R (1979): *Order in living organisms*. Wiley, New York
- Rose SPR (1997): *Lifelines: biology, freedom, determinism*. Allen Lane, Penguin Press, Hamondsworth
- Rosslénbroich B (2001): Das Verständnis des Organismus als zentrales Problem der Medizin. *Forschende Komplementärmedizin (Research in Complementary Medicine)* 8, pp. 125-136

- (2006): The notion of progress in evolutionary biology - the unresolved problem and an empirical suggestion. *Biology and Philosophy* 21, pp. 41-70
 - (2007): Autonomiezunahme als Modus der Makroevolution. Galunder, Nümbrecht
 - (2009): The theory of increasing autonomy in evolution: a proposal for understanding macroevolutionary innovations. *Biology and Philosophy* 24, pp. 623-644
 - (2011): Outline of a concept for organismic systems biology. *Seminars in Cancer Biology* 21 (3), 156-164 DOI: 10.1016/j.semcancer.2011.06001
 - (2012): On the origin of autonomy - a new look at the major transitions in evolution. (book in preparation) ,
- Shapiro JA (2006): Genome informatics: The role of DNA in cellular computations. *Biological Theory* 1, pp. 288
- (2011): *Evolution: A View from the 21st Century*. FT Press Science, Upper Saddle River, New Jersey
- Strohman R (1997): The coming Kuhnian revolution in biology. *Nature Biotechnology* 15, pp. 194-200
- (2003): Genetic determinism as a failing paradigm in biology and medicine: Implications for health and wellnes. *Journal of Social Work Education* 39(2), pp. 169-191
- Strohman RC (1998): Eine Kuhn'sche Revolution in der Biologie steht ins Haus. *Arbeitsmaterialien zur Technologiefolgenabschätzung und -bewertung der modernen Biotechnologie*. Universität Hamburg No. 9
- (1993): Ancient genomes, wise bodies, unhealthy people: limits of a genetic paradigm in biology and medicine. *Perspectives in Biology and Medicine* 37, pp. 112-145
- Weiss PA (1963): The cell as unit. *Journal of Theoretical Biology*. 5, 389-397
- (1968): From cell to molecule. In: Weiss PA: *Dynamics of development: experiments and inferences*. Selected papers on developmental biology. Academic Press, New York, London:, pp. 24-95
 - (1969): The living system: determinism stratified. In: Koestler A, Smythies JR (Eds.). *Beyond reductionism*. New perspectives in the life sciences. Hutchinson, London
 - (1971): The basic concept of hierarchic systems. In: Weiss PA (Ed.). *Hierarchically organized systems in theory and practice*. Hafner Publishing Compa-

ny, New York, pp. 1-43

- (1973): *The science of life: the living system - a system for living*. Futura, New York
 - (1977): *The system of nature and the nature of systems: Empirical holism and practical reductionism harmonized*. In: Schaefer KE, Hensel H, Brady R (Ed.): *Toward a man-centered medical science. A New Image of Man in Medicine*, Vol. 1. New York: Futura Publishing Company
- West-Eberhard MJ (2003): *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press
- Whitfield J (2008): Postmodern evolution? *Nature* 455, pp. 281-284
- Woese C (2004): A new biology for a new century. *Microbiology and molecular biology reviews* 68, pp. 137-18

Bernd Rosslenbroich

Institute of Evolutionary Biology and Morphology

Center for biomedical education and research

Faculty of Health, School of Medicine

Witten/Herdecke University

Stockumer Strasse 10

D-58453 Witten

Germany

Tel.: +49 (0) 2302 926 - 344

www.uni-wh.de/gesundheitsinstitut-evolutionsbiologie/

e-mail: rosslenbroich@uni-wh.de

Evolution als Kollektivprozess

Karl Edlinger

Abstract. In contrast to traditional Darwinism by the Theory of Organismic Constructions, autonomous self-active organisms are postulated. The autonomous organisms are actively developing their environments and living conditions. Thus, evolution is in contrast to the traditional view, the hypostasis breeding analogous changes, an active event, On this basis, an attempt is made to give a new view to the outside world of organisms, its design for environment, and the development of living communities too.

Einleitung

„Leben ist die Daseinsweise der Biosphäre“. Mit dieser Überschrift beginnt ein Kapitel eines wegweisenden Buches von Wahlert & Wahlert (1977), in dem vor allem die ökologischen Gesichtspunkte der Evolution dargestellt werden. Die Autoren beleuchten dabei vor allem die enge Verbundenheit der lebenden Organismen, ihre Rolle als Umweltkomponenten füreinander und die Energieflüsse, welche die Lebensprozesse in jener relativ dünnen Zone an der Erdoberfläche, die als Biosphäre bezeichnet wird, charakterisieren.

Die Existenz der Lebewesen wird dabei als „aktive Teilhabe am Stoffwechsel und an der Geschichte der Biosphäre“ definiert, die Lebewesen selber als „Gebilde mit partieller Selbständigkeit“. Lebenserscheinungen können daher nach Wahlert & Wahlert nur im Kollektiv vollbracht werden. Die „relative Selbständigkeit“ von Lebewesen erscheint daher als Absonderung.

Diese durchaus akzeptablen Aussagen bedürfen aber vor dem Hintergrund einer sich zuspitzenden Debatte um die darwinistische bzw. neodarwinistische Evolutionstheorie einer näheren Beleuchtung und womöglich auch neuen Begründung. Dies hat hauptsächlich zwei Ursachen:

- Die zentrale These der Darwinismen, die als Analogon zur Züchtungspraxis verstandene Externanpassung, erweist sich als zunehmend problematisch. Dies umso mehr, als der Organismus der Darwinisten nach wie vor in Einzelmerkmale aufgelöst erscheint, deren angebliche Selektionsvor- oder nachteile dann vorgestellt werden.
- Die durch die Vertreter darwinistischer Ansätze konsequent ausgeklammerte Frage nach einer konsistenten Organismustheorie wird drängend und bedarf einer Lösung.

Die mit der Anpassungsmetapher verbundenen Probleme wurden durch Kimura (1983), Gould & Lewontine (1979), Edlinger et.al. (1997), Peters & Peters (1997) sowie Reichholf (1992, 1997, 2004) ausführlich diskutiert, die Externanpassung letztlich zurückgewiesen.

Auf dieser Basis wurde durch die sog. „Frankfurter Schule“ ein Organismuskonzept, die Frankfurter Theorie oder Organismische Konstruktionslehre, erarbeitet, das es erlaubt, die große Fülle von biologischem, biochemischem und anderem Detailwissen in einem gemeinsamen Rahmen zu integrieren. Für eine ökologische Betrachtung der Evolution ergeben sich aber gerade für eine nichtadaptativistische Sicht des stammesgeschichtlichen Wandels Probleme, da das bislang mehr oder weniger stillschweigend akzeptierte Dogma der zum ökologischen Zusammenwirken der Lebewesen führenden Anpassung nicht mehr gilt und andere Erklärungen z. B. für stabile und funktionierende Stoffkreisläufe vorgestellt werden müssen.

Aus der konsequent angewandten Frankfurter Theorie ergaben sich dabei folgende grundlegenden Postulate:

- Organismen sind hydraulisch und mechanisch formgesicherte Gebilde mit permanenter Aktivität.
- Organismen erweisen sich als hochgradig autonom und spontan.
- Organismen akquirieren ständig Material und Energie aus ihrer Umwelt und wandeln diese gemäß intern gegebenen Notwendigkeiten.
- Organismen erschließen ihre Umwelten aktiv (sie könne daran auch scheitern) nach ihren Bedürfnissen.
- Organismen reproduzieren sich potentiell. Bei der Reproduktion kommt es teilweise auch zu Veränderungen, die sich auf die Existenzhaltung und weitere Reproduktion unterschiedlich auswirken können.
- Da Organismen zwar autonom, aber nicht autark sind, stehen für jeden von ihnen bzw. die Abstammungslinie, der er angehört, bestimmte, metaphorisch mit begrenzten Kanälen vergleichbare Entwicklungswege zur Verfügung, die unterschiedlich, durch die schon vorgegebenen Eigenschaften oder Entwicklungsoptionen genutzt werden können.
- Organismen können durch Erschließen neuer Lebensräume auch ihre Umwelten verändern und durch diese Veränderungen auch rekursiv auf die eigenen Entwicklungsmöglichkeiten zurückwirken.
- Selektion ist zwar wirksam, doch nicht im Sinne einer Anzüchtung oder Optimierung bestimmter Eigenschaften und Fähigkeiten, sondern als stabilisierender Faktor, der schlicht und einfach nicht lebensfähige Individuen ausschaltet (s. auch Edlinger 2009).

Autonomie

Die Autonomie der Lebewesen ist grundsätzlich nicht mit Autarkie gleichzusetzen. Die Problematik, die sich aus einer falsch verstandenen Autonomie im Sinne einer begrifflichen Annäherung an die Autarkie ergeben kann, wurde ausführlich bei Otto (2011) diskutiert. Selbstverständlich hängt die Existenz jedes Organismus davon ab, ob genügend für ihn nutzbare Energie- und Materialressourcen zur Verfügung stehen, doch hängt die Nutzungsmöglichkeit eben einseitig von den Voraussetzungen ab, die der Organismus mitbringt.

Autonomie bedeutet also, daß die jeweilige Außenwelt nach intern generierten Zwängen, aus der Struktur, der Konstruktion im Sinne der Frankfurter Theorie, und dem aus ihr erzwungenen Verhalten des Organismus, genutzt und damit zur Umwelt wird, und gemäß diesen Zwängen daß auch neue Räume erschlossen und damit zu neuen Umwelten umgestaltet werden können.

Maßgebend für diese Möglichkeiten sind aber stets die in den Organismen angelegten Fähigkeiten, Möglichkeiten und Bedürfnisse. Organismen erweisen sich

dann, wenn die Erschließung gelingt, als „eingepaßt“ im Sinne von Uexküll (1973). V. Uexküll vertritt die Meinung, daß die Eigenständigkeit der Organismen mit wachsender Komplexität zunehme. Die „Höherentwicklung“ brächte also ein Mehr an Autonomie.

Niedere Tiere zum Beispiel seien noch in vielen Belangen gar nicht von der Umwelt unterschieden, während höhere in zunehmendem Maße die Umwelt in ihr eigenes Funktionsgefüge einbeziehen.

Daraus folgt: es gibt, akzeptiert man diese Thesen v. Uexküll's, kein Mehr oder Weniger an An- bzw. Einpassung des Organismus, sondern dieser ist immer vollkommen eingepaßt. Der darwinistischen Anpassung ist somit die Grundlage entzogen. Lebewesen schalten sich aktiv in jeweilige Material- und Energieströme ein und verändern diese dadurch. Sie gestalten diese Material- und Energieströme um und machen sie so zu ihrer Umwelt.

Damit ist die Sicht des autonomen Organismus mit der Begrifflichkeit der Autökologie (s. Bick 1998) konform, die von den jeweiligen Ansprüchen der Organismen ausgeht und von diesen her ihre Beziehungen zur Umwelt beschreibt. Auch die Erschließung neuer Habitate und Lebensräume erfolgt gemäß den Ansprüchen und Bedürfnissen der Organismen.

Organismen stehen in ihrer Reproduktionsleistung unter einem intern erzeugten Populationsdruck, der dazu führt, dass sie durch eigene Aktion, teils durch äußere Einflüsse ermöglicht, in alle ihnen zugänglichen Bereiche drängen. Solche Formen, die sich ohne eine entsprechende Ausstattung in externe Bedingungen begeben, in denen Selbstversorgung und Reproduktion nicht möglich sind, eliminieren sich selbst, sie betreiben Autodestruktion. Darwinistische Selektion erscheint somit als Autodestruktion, die zur Eliminierung von Varianten führt, aber keine Erklärung für die Organisation des Überlebens liefert.

Neue Bereiche können durch sich verändernde Organismen nur dadurch besiedelt, neue Energiequellen durch sie nur genutzt werden, wenn entsprechend ausgestattete Konstruktionen in die betreffenden Bereiche vorstoßen. Die Vorbedingungen für die Nutzung neuer Bereiche muss also in den alten Bedingungen schon vorgelegen haben.

In den neu eroberten Bereichen kann die weitere Entwicklung der lebenden Organisation dann ebenfalls nur so verlaufen, wie es durch die konstruktiven Innenbedingungen erzwungen ist. In der Darstellung ist nur angedeutet, wie Organismen nach Vorgabe der Konstruktion in die verschiedenen Bereiche vorstoßen.

Die organismische Konstruktionstheorie kommt nicht ohne Umweltbeziehungen aus. Sie kann es nicht, da sie ihre Energiewandler und Selbstversorger nicht als autark missversteht. Die Umweltbeziehungen werden im Evolutionsablauf von der lebenden Organisation her bestimmt. Welche Außenbedingungen Organismen in der Umgebung nutzen, ergibt sich von der lebenden Organisation und der Leistungsfähigkeit der Konstruktion her. Bei evolutionären Konstruktionsveränderungen können, müssen aber nicht, neue Bedingungen genutzt werden. Damit ist ein Umweltbegriff eingeführt, der nichts mit der darwinistischen Umwelt zu tun hat.

An die Stelle der Darwinschen Anpassung tritt die Erschließung von Räumen und Bedingungen nach Maßgabe organisatorisch-konstruktiver Ausstattung; der Anpassungsbegriff wird auf den Kopf gestellt (Abb. 1).

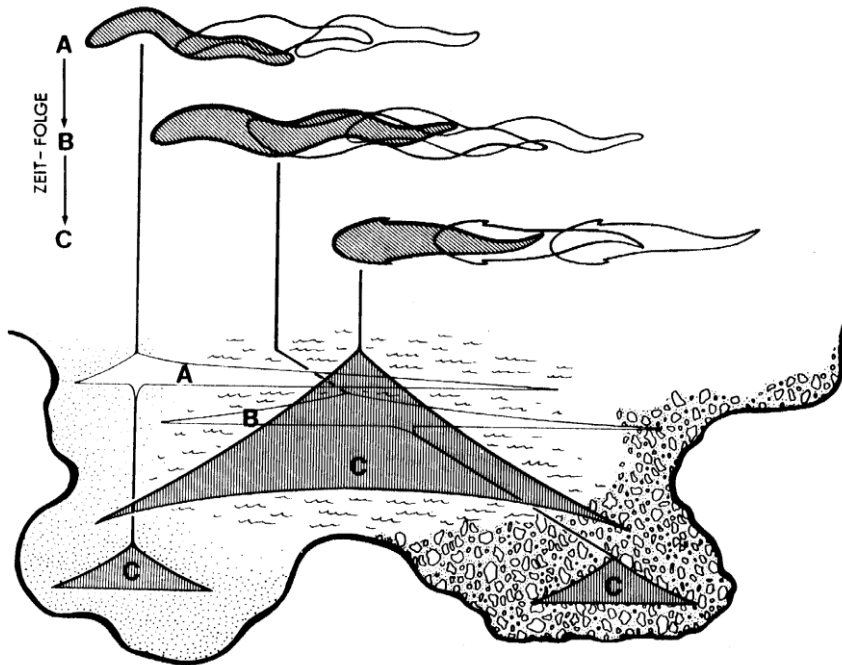


Abb. 1: Wandel von Organismen

Organismen unterliegen durch ihre Reproduktionsleistung einem ständigen Populationsruck, der dazu führt, daß sie in alle, ihnen durch ihren Aufbau und ihre Fähigkeiten zugänglichen Bereiche drängen (A,B,C). Alle Varianten, welche durch ihre konstruktive Ausstattung nicht in der Lage sind, sich zu versorgen und zu reproduzieren, eliminieren sich selbst.

Die Erschließung neuer Lebensräume verdankt sich also nicht darwinistischer Anpassung, sondern bereits vorhandenen Strukturen und Fähigkeiten.

Die Umweltbeziehungen, welche jeder Organismus zu seiner Selbstversorgung, seinem Energiewandel und zur Reproduktion braucht, geben immer von diesem selbst aus, werden von ihm hergestellt. Die Auswahl aller Ressourcen der Umwelt, welche der Organismus nutzt, geht von ihm selber aus.

Jeder Wandel in neu erschlossenen Lebensräumen ist nur auf der Basis der bereits vorhandener konstruktiver Vorbedingungen möglich.

Möglich ist auch ein Wandel der erschlossenen Umwelt durch den eingerungenen Organismus selber, z. B. durch Konkurrenz und Verdrängung anderer bisheriger Bewohner, durch den Stoffwechsel und mit ihm verbundene Veränderungen der Außenbedingungen. Der darwinistische Anpassungsbegriff wird dadurch auf den Kopf bzw. vom Kopf auf die Beine gestellt

Selbstreferentialität der Organismen und Rekursivität des phylogenetischen Wandels

Das Auftreten neuer Lebensformen, i. e. ihr aktives Vordringen in Evolutionskanäle hat also zweierlei Auswirkungen:

- Es verändert die neuerschlossene Umwelt und damit auch die Evolutionskanäle, die zur Verfügung stehen.
- Damit aber wirken die sich verändernden Organismen auch auf ihre Nutzungsoptionen und damit auf die Möglichkeiten künftiger weiterer Existenz und weiteren Wandels.

In Extremfällen werden durch intensive und exzessive Veränderungen der Lebensbedingungen auch die eigenen Existenzgrundlagen zerstört.

Zur besseren Charakterisierung der Autonomie der Organismen gerade in ihrer selbstgenerierten Umwelt und ihrer Wechselwirkung mit dieser kann die Metapher der Selbstreferenzialität der Lebewesen aus ihrem erkenntnistheoretischen Kontext auf den der Ökologie im Sinne einer Verfremdung nach Wallner (1991) übertragen werden.

Bei der Wahrnehmung und mentalen Erschließung der Außen-/Umwelt schalten sich Lebewesen aktiv und selektiv in Energieströme ein und wirken über die Umgebung auf sich selber zurück (Abb. 2).

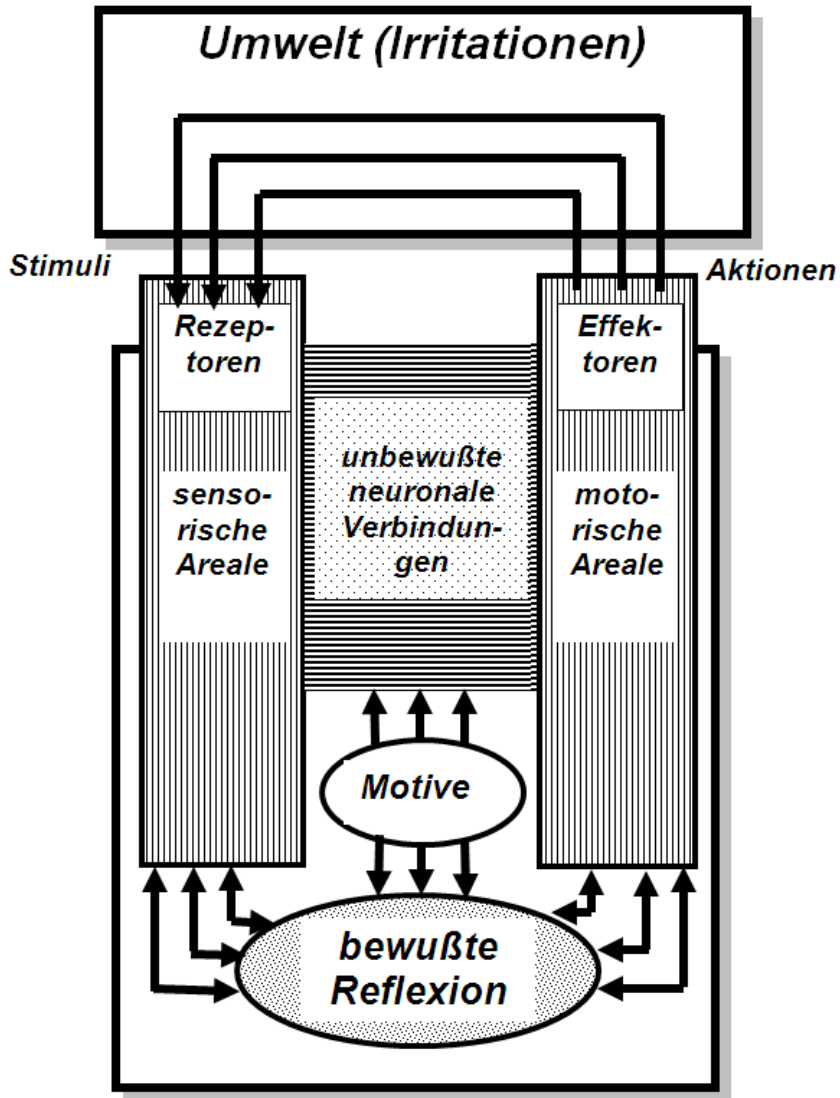
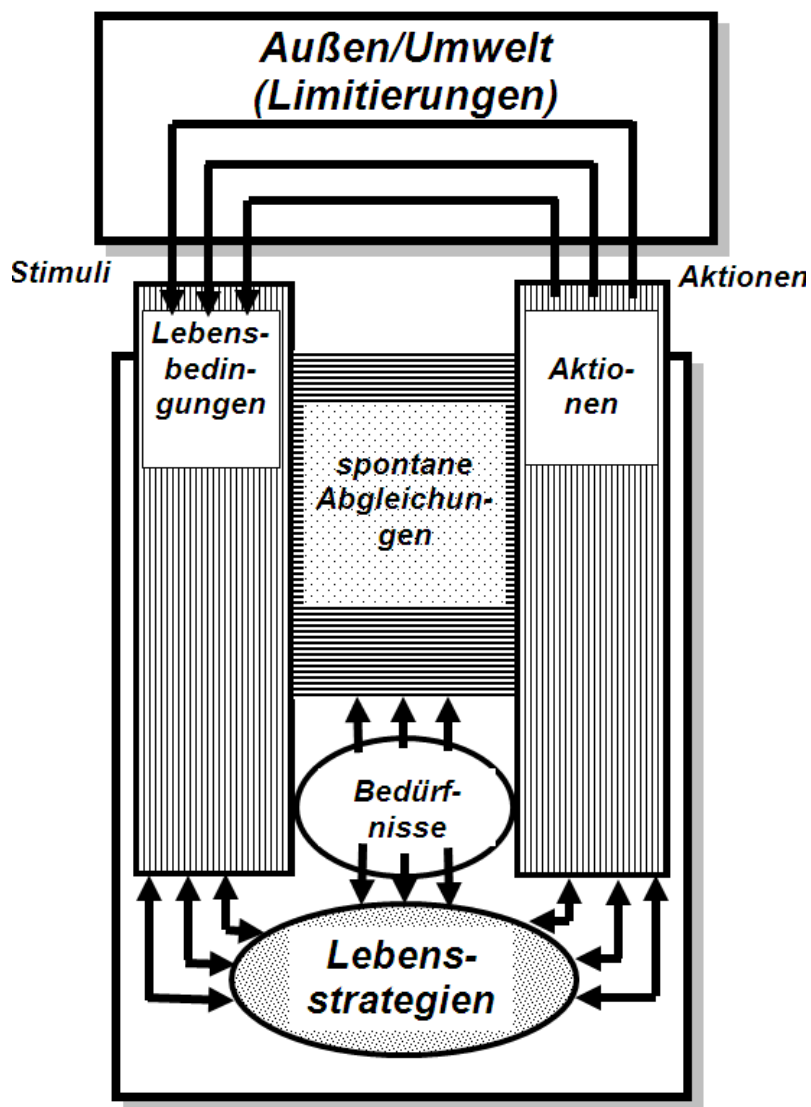


Abb. 2: Sensorische und neuronale Selbstreferenzialität bei Tieren

Stets von internen Voraussetzungen geprägt, kann auch die gesamte Externaktivität von Organismen und ihre Wechselwirkung mit der Außen-/Umwelt charakterisiert werden. Die Organismen agieren immer rückbezogen auf sich selbst, also rekursiv oder selbstreferenzjell.



*Abb. 3: Allgemeine Selbstreferenzialität der Organismen
 Aus einer Vielzahl solcher selbstreferenziell bestimmten Aktivitäten ergibt sich das Gefüge jedes Ökosystems und letztlich auch der Biosphäre insgesamt.*

Umwelt

Dieses aktive Einschalten hat aber mehrere Aspekte. Organismen akquirieren Material und Energie aus ihrer Umwelt, werden aber durch ihre Eingliederung in sie selber zu Quellen von Material und Energie. Die Wechselwirkung wird also sehr komplex. Die Ökologie als Wissenschaft von den Beziehungen der Lebewesen untereinander, vor allem verschiedener Arten und Ernährungstypen, unterscheidet daher zwischen verschiedenen Kategorien von Umweltfaktoren, welche jeweils auf die Organismen einwirken.

Im Wesentlichen gibt es anorganische (Licht, Temperatur, Mineralien, Wasser...) und organische Faktoren, also andere Lebewesen, die mit den jeweiligen Organismen, welche untersucht werden, in Beziehung stehen.

Der Organismus kann zu anderen grundsätzlich in fünf Arten von Beziehungen stehen:

- Als Nahrung
- Als Predator (Räuber, Wieder ...)
- Als Symbiont
- Als Parasit
- Als Wirt von Parasiten

Diese Beziehungen existieren allerdings in zahlreichen Übergängen und graduellen Abstufungen, zahlreiche Organismen repräsentieren auch mehrere Beziehungskategorien (etwa Predatoren, die ihrerseits zur Beute werden können...)

Als Umwelt der Organismen ist also jeweils ein Ausschnitt der Außenwelt zu verstehen, nämlich das Ensemble von Ressourcen, welche sie aktiv nutzen und in welchem sie selber von anderen genutzt werden können.

Dieses Grundprinzip gilt nicht nur für die Gegenwart, sondern im Sinne eines erweiterten Aktualitätsprinzips für die gesamte Geschichte der lebenden Organismen und der von ihnen gestalteten, lange Perioden hindurch zunehmend komplexen Biosphäre.

Biosphäre

Als Biosphäre muß nun die Gesamtheit aller Organismen verstanden werden, die in mehr oder weniger enger Beziehung zueinander am Transport und -wandel jener Energie und jener Materialien beteiligt sind, welche von ihnen zu ihrer eigenen Existenzhaltung, Reproduktion und Evolution genutzt werden. Energie und Material kommen von der Erde selber und aus dem Weltall, vor allem von der Sonne.

Damit stellt sich die Biosphäre als Mega-Energiewandler, als Megamaschine (Gutmann & Edlinger 1991a, b) dar. Durch den permanenten Wandel der selber

autonomen (aber nicht autarken) Organismen, welche die Biosphäre insgesamt bilden, kommt es auch ständig zu Veränderungen in deren innerem Gefüge, lokal oder auch global erfolgen können. Die Organismen bewirken durch ihren beständigen Wandel einen permanenten Wandel der Biosphäre und eine fortlaufende Binnendifferenzierung. Die Evolution der Organismen in ihren zahlreichen verschiedenen Linien bedingt also die fortlaufende Veränderung der Lebensgemeinschaften und damit der Biosphäre insgesamt.

Lebensgemeinschaften und Organismen erweisen sich damit als Binnendifferenzierungen der Biosphäre, welche aber nicht züchtend wirkt, sondern nur Limits für die evolutiven Wandlungsprozesse setzt.

Durch diese fortlaufende Binnendifferenzierung erlangte die Biosphäre ihrerseits eine hochgradige Autonomie gegenüber geophysikalischen Einflüssen. Vor allem eine durch die Biosphäre selber bewirkte Wärmeregulierung fällt auf, welche ihre Durchschnittstemperatur stabilisiert und Klimaschwankungen, die eigentlich von den physikalischen Gegebenheiten her erwartet werden könnten, unterbindet (Lovelock 1991, 1992)

Evolutionstunnel

Durch die Vielfalt der Beziehungen, welche Organismen miteinander eingehen und welche auch wieder gelöst werden können, ergeben sich sehr komplexe Gefüge des Material- und Energiestroms. Diese entscheiden durch ihre Struktur darüber, für welche Lebensformen und Organismen typen sie offen sind und welchen sie verschlossen bleiben. Ob sich jene Organismen temporär oder dauerhaft etablieren können, hängt von ihren bereits vorhandenen, gleichsam „mitgebrachten“ Eigenschaften und Fähigkeiten ab.

Das Gesamtensemble aller Faktoren, welche für die Etablierung und weitere Entwicklung der einzelnen Organismengruppen und –arten, welche Lebensgemeinschaften ausmachen, ermöglichen oder limitieren, kann als Evolutionstunnel bezeichnet werden. Jede Gruppe, jede Art hat so ihren eigenen Evolutionstunnel, der mit ihrer Umwelt gleichzusetzen ist.

Selektion wirkt sich in solchen Umwelten i. e. Evolutionstunneln als limitierender, nicht aber als züchtender Faktor aus.

Beste Beispiele für die Erschließung neuer Umwelten und Evolutionstunnels sind gegenwärtig die zahlreichen invasiven Arten, die, zumeist durch den Menschen transportiert, in neue Lebensräume eindringen und dort oft nach kurzer Zeit in wahren Massen auftreten, während sie in ihren Herkunftsgebiet eine eher wenig bedeutende Rolle im Ökosystem spielten und spielen. Manche von ihnen verändern das erschlossene Ökosystem so tiefgreifend, daß auf Dauer keine Rückkehr zum Status quo ante mehr möglich erscheint.

Die Erschließung einer Umwelt, die immer auch Umgestaltung ist, kann gerade durch Umgestaltungen die Existenz- und weiteren Entwicklungsmöglichkeiten zusätzlich vergrößern und steigern.

Oftmals hat die Erschließung neuer Lebensräume aber fatale Folgen, auch für die oft zunächst „erfolgreichen“ Eindringlinge. Nämlich dann, wenn sie durch die exzessive Nutzung neuer Ressourcen ihre eigenen Lebensgrundlagen zerstören. Stellvertretend für viele mögen die Kaninchen in Australien, die Schneeschuhhasen auf Neufundland (Klötzli 1983), die verschiedenen asiatischen Springkräuter oder diverse Tierarten (Aesch et al. 1995) erwähnt sein, deren massenhafte Vermehrung und rasante Verbreitung teilweise sogar als „Pest“ bezeichnet wird. In der erdgeschichtlichen Vergangenheit erfolgten solche Einwanderungen vor allem durch zufälligen Transport (etwa die Besiedlung der Galapagosinseln) oder geographische Veränderungen wie etwa die Bildung neuer Landbrücken oder das Abschmelzen von Vereisungen.

Im Ganzen der Biosphäre ereigneten sich auf diese Weise auch umfassende Veränderungen. In vielen Fällen auf der Basis der Entwicklung von Lebensgemeinschaften die Entstehung neuer Lebensformen, welche aus Vorfahren, welche die Voraussetzung zur Erschließung auch der neuen Evolutionskanäle mitbrachten. So entstand logischerweise der Ernährungstyp des Filtrierers erst bei Vorhandensein von genügend Schwebstoffen und planktischen Lebewesen, der des Herbivoren bei Vorhandensein verwertbaren Pflanzen und des Carnivoren mit der Entwicklung geeigneter Beute. Die großen Entwicklungsschritte der Biosphäre wurden aus dieser Sicht bei Gutmann & Edlinger (2002) rekonstruiert.

Inseifaunen und Sukzessionen als Beispiele

Die Veränderung von Organismen bei der sukzessiven Besiedelung von Inseln wurde schon von Leopold v. Buch (1825) am Beispiel der Kanarischen Inseln dargestellt. Die dort vorkommenden Pflanzen- und Tierarten zeigen von Insel zu Insel unterscheidbare Erscheinungsbilder, was schon v. Buch auf Vorgänge zurückführte, die als Gründereffekt bezeichnet werden können. Gründerpopulationen mit geringer Individuenzahl unterscheiden sich von den Stammpopulationen zumeist und können diese Unterschiede bei der Erschließung neuer Habitate zumeist nicht nur bewahren, sondern durch das Eindringen in neue Evolutionstunnel ausbauen. Auch in diesem Fall werden keine „züchtenden“ Einflüsse der Umgebung wirksam, sondern aktive Veränderung der Organismen selber und die limitierende Wirkung der neuen Umwelt.

Besonders prägnant wird dies bei der Entstehung neuer Lebensgemeinschaften nach Massenextinktionen sichtbar, mögen diese begrenzte Areale oder größere Gebiete bis zur gesamten Biosphäre betreffen.

Emergente Ereignisse

Die Neubesiedlung von durch Katastrophen (Vulkaneruptionen...) betroffenen oder neu entstandenen Arealen war stets die Ursache für die Entstehung besonders vieler neuer Evolutionskanäle, was sich besonders auf Inseln in der Entstehung zahlreicher neuer Taxa und auch Lebensformen äußert. Allen aber ist gemeinsam, daß sie in der neuen Umgebung Bedingungen vorfanden, die sie aufgrund ihrer Anlagen wesentlich effizienter nutzen konnten als im Herkunftsgebiet. Von darwinistischer zuchtanaloger Anpassung aber kann dabei keine Rede sein. Mehrmals im Laufe der Erdgeschichte sind katastrophale Ereignisse nachweisbar, welche die Biosphäre insgesamt erfaßten und durch in relativ kurzer Zeit erfolgende Ausrottung eines großen Teils der Lebensformen und Taxa einer totalen Veränderung der Biosphäre Raum gaben. Der Meteoriteneinschlag am Ende der Kreidezeit scheint das letzte derartige Ereignis gewesen zu sein, verbunden natürlich mit einer tiefgreifenden Umwälzung in der Zusammensetzung der Biosphäre, ohne aber deren Grundmechanismen signifikant zu verändern.

In den kleineren Dimensionen einzelner Lebensgemeinschaften stellt auch das Auftreten von Zuwanderern, also neuer Komponenten des Material- und Energieflusses, ein emergentes Ereignis dar, das die Evolutionstunnels für viele beteiligte Organismengruppen verändern kann.

In der Mehrzahl der Fälle, vor allem dann, wenn solche emergenten, in großem Maßstab wirksame Ereignisse fehlten, verliefen die durch Veränderung und Zuwanderung von Organismen bewirkte Umgestaltung von Lebensräumen und die Erschließung von neuen sicher wesentlich weniger abrupt und radikal. Doch muß immer bedacht werden, daß auch in Zeiten der geringen, paläontologisch nicht bemerkbaren Veränderung einzelner Gruppen, der Stasis nach Eldredge & Gould (1972; s. auch Gould 2002) der stammesgeschichtliche Wandel weiterging und -geht.

Nahrungsketten

Die grundlegenden Abläufe jedoch, der Energiedurchlauf von Primärproduzenten (in der großen Mehrzahl photosynthetisch aktive Organismen) über Konsumenten verschiedener (trophischer) Stufen bis zu den Reduzenten blieben schon sehr lange, eigentlich seit dem ersten Auftreten und der Durchsetzung der Primärproduzenten, bemerkenswert stabil.

Diese als Nahrungsketten alle ökologischen Systeme kennzeichnenden Energiewege verändern sich zwar laufend in Details und der Anzahl der verschiedenen trophischen Stufen, der Anzahl in diesen integrierten Lebensformen und Species, doch nicht in den grundlegenden Abläufen. Vom Beginn der Lebensprozesse an kann für lange Perioden, bis zur Herausbildung der gegenwärtig bekannten Le-

bens- und Ernährungsformen, eine permanente Steigerung der Komplexität der Biosphäre angenommen werden.

Produzenten

Unter Produzenten verstehen wir grundsätzlich Lebewesen, welche unter Energieverbrauch organische, also auf Kohlenstoffgerüsten basierende Substanzen aufbauen. Dies kann, wie auch noch in der Gegenwart in extremen Lebensräumen, durch chemisch gewonnene Energie, oder aber, wie in der Gegenwart am häufigsten der Fall, durch Nutzung von Sonnenlicht erfolgen.

Konsumenten und Reduzenten

Der trophischen Stufe der Primärproduzenten sind Konsumenten verschiedenen Grades aufgesattelt, welche die schon produzierte organische Substanz als Herbi- und Carnivoren nutzen.

Reduzenten gewinnen ihre Energie durch Abbau organischer Substanz, sie entsprechen in ihrer Lebensweise in vieler Hinsicht den Primärproduzenten.

Die Einschaltung verschiedener Stufen von Konsumenten hat für die jeweils niedrigere Schicht, also die Organismen, welche als Nahrung dienen, neben der ständigen Gefahr bzw. Destruktion noch eine weitere, wichtige Konsequenz. Durch permanente Bestandsreduktion wird die Individuenzahl jeder beteiligten Species ständig beschränkt, „kontrolliert“. Dies bedeutet eine permanente Verjüngung des Bestands und damit auch die Möglichkeit permanenter Hochhaltung der Produktivität.

Die Kontrolle der Individuenzahlen verhindert aber auch das Überhandnehmen einzelner Arten. Die Artenvielfalt und damit die Komplexität und Stabilität der Lebensgemeinschaften werden gesteigert (s. Cockburn 1995). Es gibt ein Mehr an ökologischen Nischen und Evolutionstunnels.

Parasitäre und symbiotische Beziehungen

Das Eindringen in neue Lebensräume und damit deren Gestaltung zur Umwelt findet in allen Größendimensionen statt, in denen Organismen existieren. Dabei können auch andere Organismen zum überwiegenden oder permanenten Lebensraum werden. Das Eindringen in andere Organismen kann diese in unterschiedlichem Grade schädigen, in manchen Fällen aber auch zu einer die Lebensbedingungen beider beteiligten Partner verändernden Koexistenz führen.

Daß ca. ein Viertel aller bislang bekannten Tierarten parasitär lebt, legt ein beredtes Zeugnis für die Vorteile dieser Lebensform ab. Dabei kommt es bei den Parasiten zu Veränderungen unterschiedlichsten Ausmaßes.

Ektoparasiten wie etwa blutsaugende Insekten behalten sehr oft eine Fülle an Eigenschaften ihrer Vorfahren bei, da sich ihre Lebensweise gegenüber diesen zumeist weniger ändert als bei Endoparasiten.

Spezialisierung: nicht „Anpassung“ sondern Verlust von Lebensoptionen

Anders zahlreiche endoparasitäre Lebensformen, unter denen es viele extreme Formen gibt, die aufgrund der von ihnen erschlossenen Lebensweise auf zahlreiche aufwendige Bildungen wie Sinnesorgane, komplexe Nervensystem, ja teilweise sogar den Darm verzichten. Bislang als extreme Spezialisierungen und damit Anpassungen interpretiert, müssen solche Veränderungen als durch die Lebensweise ermöglichte extreme Ökonomisierungen betrachtet werden, die es erlauben, Verluste bei der Übertragung von Nachkommen auf andere Wirte auftretenden Verluste zu kompensieren. Sowohl bei digenen Trematoden als auch Cestoden wurde ein Weg beschritten, der einerseits aus einer extremen Vereinfachung der Gesamtkonstruktion und andererseits aus einer Komplizierung der Fortpflanzungsorgane und des Generations- und Wirtswechsels bestand.

Die Umgestaltungen gerade von Endoparasiten, welche oft sehr extrem verlaufen, werden von Vertretern der Anpassungshypothese als Belege für die züchtende Kraft der Externselektion in Treffen geführt. Gerade sie aber erweisen sich als Evidenz für die autonome Wandlungsfähigkeit von Organismen, welche gerade beim Wegfall limitierender Faktoren manifest wird. Das relativ geschützte Milieu im Wirtsorganismus erlaubt ökonomisierende Umkonstruktionen der Parasiten, welche diese oft extrem verändern können.

In manchen Fällen allerdings ist der Übergang zwischen Parasitismus und Symbiose fließend.

Symbiosen zwischen verschiedenen Organismengruppen existieren in großer Zahl und in verschiedenen intensiven Koexistenzbeziehungen. Auch sie können auf aktive Erschließung neuer Lebensräume und Umwelten zurückgeführt werden, wobei bei besonders intensiver Koexistenz so wie bei vielen Parasiten Organismen als Umwelten fungieren.

Als Beispiel seien die Flechten (Lichenes) vorgestellt, bei denen Pilze symbiontische Algen enthalten, also an sich eigenständige Organismen enthalten. Da es sehr viele unterschiedliche Flechten gibt, die aus verschiedenen Arten von Pilzen und Algen bestehen, kann davon ausgegangen werden, daß die Lebensform Flechte vielfach entstanden ist und sich wahrscheinlich auch gegenwärtig immer von neuem entwickelt.

Spontaneität als früh erworbene Eigenschaft

Die von der Frankfurter Theorie betonte Spontaneität und Autonomie ist eine der invarianten Eigenschaften der lebenden Organismen, die durch den gesamten Verlauf der Evolution durchgereicht wurden. Schon in deren Anfängen, während der präbiotischen, chemischen Evolution ging von (auto-)katalytischen Substanzen eine deren unmittelbare Umgebung beeinflussende und verändernde Wirkung aus, welche die Existenzbedingungen für die Auslöser selber wieder veränderte. Diese Aktivität schon auf chemischer Ebene ist bei Schroeder (2011) sehr populär und humoristisch, aber nichtsdestoweniger eindrucksvoll dargestellt.

Frühphasen der organismischen Evolution

Über diese frühen Phasen gibt es verschiedenste Theorien (die wichtigsten dargestellt bei Rauchfuß 2005). Unabdingbar aber für die allmähliche Entwicklung organismenartiger Gebilde war eine Verbindung von katalytischen Substanzen und sie gegen die Umgebung teilweise abschirmenden, selektiv durchlässigen Membranen, die gleichzeitig auch durch ihre Flüssigkeitsfüllung hydraulische, teilungsfähige Gebilde darstellten. Ein Modell dafür wurde unter Einbeziehung der wichtigsten bisherigen theoretischen und empirischen Vorgaben bei Edlinger & Gutmann (2002) und Gutmann & Edlinger (2002) vorgestellt.

In der weiteren Entwicklung, unter Vergrößerung des hydraulischen und mechanischen Rahmens und Komplizierung der chemischen Abläufe, entstanden verschiedene Typen von Präbionten, die wesentliche Eigenschaften späterer Lebewesen vorwegnahmen. Dazu gehören vor allem verschiedene Weisen der Energiegewinnung durch Nutzung chemischer Reaktionen, später auch von Licht mittels besonderer Farbstoffe. Weiters wurden immer komplexere Mechanismen des Wachstums, der Teilung und der Verschmelzung entwickelt, durch die eine Vielzahl von verschiedenen Lebensformen entstand: Mobile und sessile Bakterien mit verschiedenen Stoffwechseleigenschaften, großvolumige, plasmodienartige Gebilde mit unterschiedlicher Teilungs- und Verschmelzungsweise, amöbenartige Organismen und verschiedene Übergänge zwischen all diesen Formen.

Organismen als Lebensraum

Schon für dieses Stadium ist es sehr wahrscheinlich, daß verschiedene Organismen andere als Nahrungsgrundlage nutzten, dabei in sie eindringend. Andere wählten nichtdestruktive Wege der Nutzung, indem sie zwar in andere eindrangten, sie aber als neuen Habitat nutzten. In vielen Fällen zum beidseitigen Vorteil in Form von Schutz und Energieversorgung.

Vorgeführt wird die Genese solcher Lebensgemeinschaften durch den Erwerb symbiontischer, teilweise lebensnotwendiger „Bewohner“ während der ontogenetischen Entwicklung von Tieren und auch des Menschen, z. B. die Besiedlung des Darmes durch die sog. Darmflora nach der Geburt. Wobei es sich ebenso wie bei anderen Formen von Infektion um ein aktives Eindringen von Mikroorganismen handelt.

Organismen als Abkömmlinge von frühen Lebensgemeinschaften

Konstantin Mereschkowski (1905, 1909) äußerte, aufbauend auf Arbeiten von Andreas Schimper (1883), die Vermutung, daß die Chloroplasten der pflanzlichen Zellen freilebende cyanophyceen- („blualgen“-)artige Vorgänger gehabt hätten und nachträglich in Zellen integriert worden seien. Ivan E. Wallin (1927) vertrat diese Sicht, ohne auf positiven Widerhall in der wissenschaftlichen Gemeinschaft zu stoßen. Dies war erst Lynn Margulis (Margulis & Sagan 1995) beschieden. Sie baute auf diesen Vorarbeiten die heute weitgehend akzeptierte Endosymbiontentheorie auf, nach der Geißeln und Centriolen, Chloroplasten und Mitochondrien von Bakterien ableitbar wären. Für diese Theorie können zahlreiche Argumente angeführt werden, zu denen laufend neue hinzukommen.

Vor allem weisen die als Symbionten in Frage kommenden Organellen in ihrem inneren Aufbau zahlreiche Parallelen zu noch rezent vorkommenden freilebenden Bakterien auf. Teilweise verfügen sie über eigene Erbsubstanz und vermehren sich auch unabhängig von den genetischen Mechanismen, die vom Zellkern dominiert werden (Abb. 4).

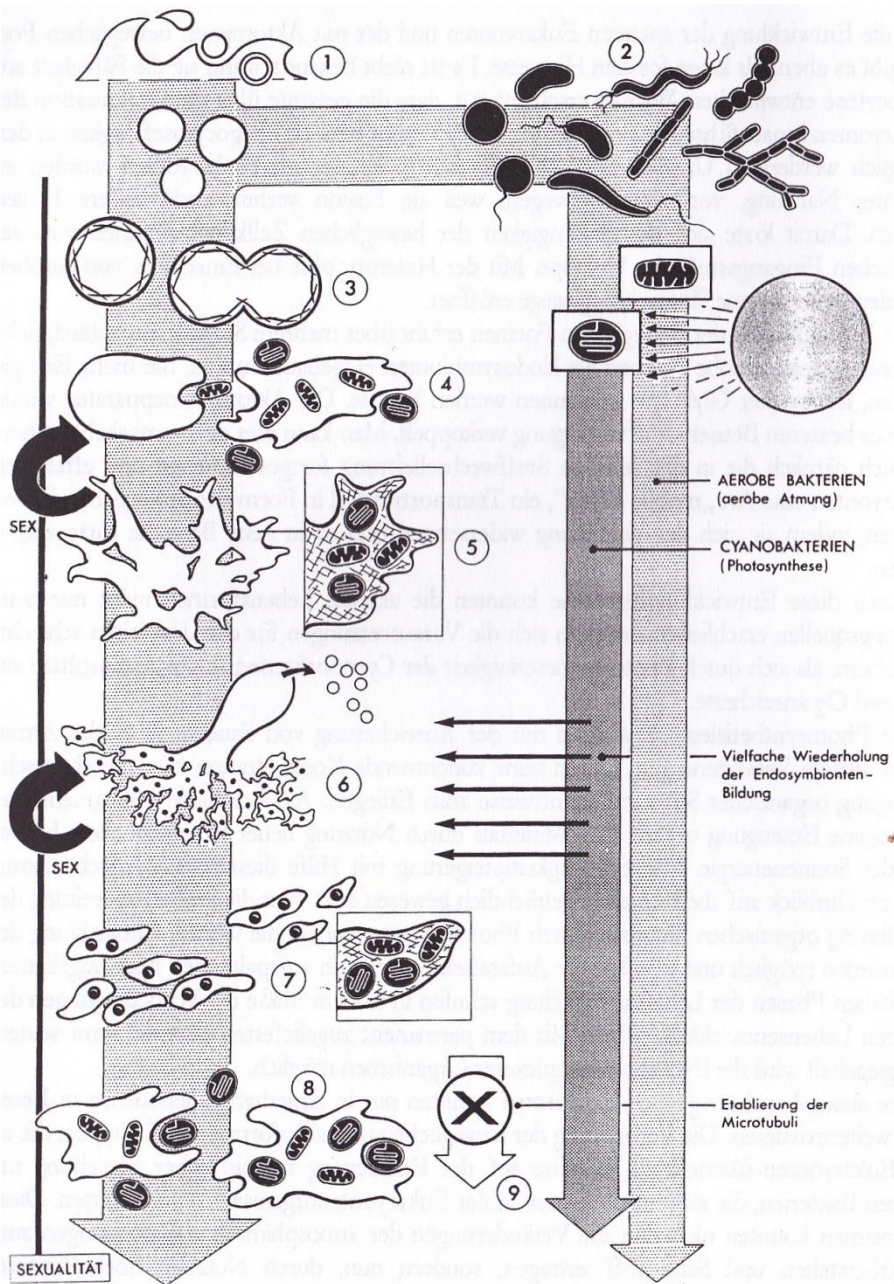


Abb. 4: Frühe Evolution der Organismen und Endosymbiogenese. 1. Protozellenbildung wahrscheinlich durch Verwirbelung von organischen Membranbildungen an der Oberfläche früher Meere. 2. Entstehung von ersten Prokaryonten. 3. Entwicklung der Fähigkeit zur Formveränderung mittels Fasergeleiten. 4, 5.

Eindringen aerober Bakterien und von Cynaobakterien in verformbare Protoorganismen mit ursprünglich wenig effizientem Stoffwechsel. 5,6. Bildung plasmodienartiger Organismen, die sich auf Unterlagen gleitend und kriechend fortbewegen. Sie können sich auch spalten und kleinere „Nachkommen“ abgeben. 7. Bildung von schwebenden Formen durch Gas- oder Fetteinlagerungen. 8. Etablierung von cilären Strukturen (aus spirochaetenartigen Symbionten), welche Formstabilität nötig machen. (aus: Gutmann & Edlinger 2002).

Aus einfachen hydraulischen Systemen mit durch Aneinandergleiten von Molekülen kontraktile Faser, die im Zuge der Protozellen entstehen [1], ergeben sich zwei Hauptrichtungen der evolutiven Weiterentwicklung. Die Linie der bakterieähnlichen Organismen (Prokaryonten ([2]) bringt außen fest vergurtete formstabile Organismen hervor. Die hochkomplexe Stoffwechselmechanismen entwickeln Ein Teil von ihnen, die Cyanobakterien, können photosynthetisch Energie gewinnen und in die Biosphäre einleiten, andere gewinnen Energie durch anorganische Reaktionen oder den Abbau organischer Substanz. Der zweite Konstruktionstyp [3] behält die Fähigkeit des Fasergleitens und damit auch zu ständiger Teilung und Fusion bei, verzichtet aber notgedrungen auf einen effizienten inneren Chemismus. Ein solcher wird erst durch Aufnahme und Integration von anaeroben und Cyanobakterien, welche ihre mechanische Stabilität behalten, etabliert [4, 5]. Das diese Aggregate vorerst nur durch den Antagonismus von Membran, hydraulischer Füllung und kontraktile Fasern formgesichert und zusammengehalten werden, ist auch die Bildung größerer Einheiten möglich, die sich dann aber plasmodienartig auf Unterlagen bewegen [6]. Von ihnen können sich jederzeit Teile ablösen und auch wieder mit ihnen verschmelzen. Nur der Stoffwechsel und der Energiewandel müssen gesichert sein. Manche dieser Formen könnten durch Einlagerung von Gas- oder Fettbläschen auch zum Schweben übergegangen sein [7]. Diese Situation relativ freier Teilung und Rekombination ändert sich erst, als mit Mikrotubuli einbringenden Symbionten im sich entwickelnden Protoplasma stabilisierende Elemente auftreten die einerseits durch Fixierung organischer Moleküle wie Nukleinsäuren, und andererseits durch Fasergleiten eine gleichmäßige und einheitliche Verteilung der für den inneren Chemismus nötigen Moleküle ermöglichen und andererseits die Teilungsmöglichkeiten begrenzen, da sie die innere mechanische Konstruktion stabilisieren und durch cilienartige Strukturen Optionen für lokomotorische Aktivität eröffnen [8, 9]. Diese machen die Aufrechterhaltung stabiler Formen nötig. Der plasmodiale Organisationstyp wird großteils zurückgedrängt, persistiert aber teilweise bis heute, etwa bei den Myxomyzeten/Schleimpilzen, allerdings unter Beibehaltung von Zellgrenzen.

Großteils beschränkt sich ab nun die Möglichkeit der Abspaltung und Fusion auf die als Sexualität bezeichneten Phänomene. Diese Entwicklung dürfte den Großteil des Präkambriums in Anspruch genommen haben.

Die Entstehung der Eukaryontenzelle

Die wesentliche Rolle schlechthin spielte aber ein solches aktives Erschließen von anderen Organismen als Habitat und Lebensraum bei der Entstehung der Eukaryonten.

Die Struktur von Geißeln (und Centriolen), Chloroplasten und Mitochondrien läßt ebenso wie der Besitz von DNA mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit auf deren bakterielle Herkunft schließen. Wobei die Endosymbiogenese, also die Bildung der Lebensgemeinschaften, sicher mehrmals vonstatten ging. Nach Margulis & Sagan (1995) existieren sogar, z. B. in Gestalt des Protisten *Trichonympha*, Eukaryonten, die Lebensgemeinschaften mit *Spirochaeten* eingehen und auch wieder lösen.

Zur Kategorie der Bakterienabkömmlinge zählt, wie Schlegel & Schmidt (2007) überzeugend belegen, auch der Zellkern, der in vieler Hinsicht Gemeinsamkeiten mit Bakterien aufweist. Die Endokaryon-Hypothese postuliert, daß die Zellkerne aus der Verschmelzung eines gram-negativen Bakterium (als Wirt) mit einem Archaeobakterium (als Symbiont) entstanden wäre. Die Autoren führen zur Untermauerung für diese Hypothese überzeugende Hinweise auf verschiedene Ähnlichkeiten dieser Bakterien mit Strukturen im Zellkern an.

Fazit

Die von der Frankfurter Theorie der Evolution geforderte Autonomie der Organismen ist als durchgehendes, indispensables Prinzip von den präbiotischen Phasen der Evolution an gültig. Es besagt auf den stammesgeschichtlichen bezogen, daß Lebewesen sich nur nach Maßgabe inter gegebener Voraussetzungen verändern, ohne daß durch die Außenwelt ein züchtungsanaloger Einfluß ausgeübt würde.

Die Erschließung und Nutzung von Lebensräumen erfolgt nach intern gegebenen Zwängen. Die zur Umwelt gestaltete Außenwelt bildet für die Organismen Evolutionstunnels, welche die für die weitere Entwicklung vorgegebener Strukturen möglichen Entwicklungswege markieren und auch limitieren.

Damit ist die organismuszentrierte Evolutionstheorie auch mit den theoretischen Prämissen der ökologischen Wissenschaften kompatibel.

Literatur

- Aescht, E., Aubrecht, G. & Gusenleitner, F. (Hrsg.) (1995): Einwanderer – Neue Tierarten erobern Österreich. – Stapfia 37.
- Bereiter-Hahn, J. (1977): Die Zelle-Ein Pneu? – Mitteilungen des Hamburger zoologischen Museums-Institutes Stuttgart, 9, pp 164-181.
- Bereiter-Hahn, J., Anderson, O. R., & Reif, W.-E. [ed.] (1987): Cytomechanics. The mechanical basis of all form and structure. – Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Toronto: Springer.
- Bick, H. (1998): Grundzüge der Ökologie. - Berlin/Heidelberg: Spektrum Akadem. Verl.
- Edlinger K. (2004): Alle Evolution ist Anpassung – Ist alle Evolution Anpassung? Eine Kritik der Darwinschen Anpassungsmetapher. – In: G. Fleck, K. Edlinger & Feigl, (Hrsg.) Die Theorie der Anpassung in Psychologie und Biologie. Frankfurt a. M. / Berlin / Bern / Bruxelles / New York / Oxford / Wien: P. Lang – Europ. Verlag der Wissenschaften.
- (2012): Der verfremdete Darwin: brauchen wir eine neue Evolutionstheorie? – In: Wallner, F., F. Lan & Andreas Schulz (Hrsg.): Aspekte des Konstruktiven Realismus. – P. Lang – Europ. Verlag der Wissenschaften.
- (2012): Nicht: was ist Leben? Wie ereignet sich Leben? – In: Mulacz, P. (Hrsg): Wissenschaft kritisch hinterfragt – Naturwissenschaftliche Kontroversen. – Wien: Erasmus, pp 71-116
- Edlinger, K., Gutmann, W. F. & Weingarten, M. (1989): Biologische Aspekte der Evolution des Erkenntnisvermögens – Spontaneität und synthetische Aktion in ihrer organismisch-konstruktiven Grundlage. – Natur und Museum, 119 (4), pp 113-128
- (1991): Evolution ohne Anpassung. – Frankfurt/M: W. Kramer
- Eisnerova, V. (2004): Evolutionstheorie und Ökologie in der Botanik. – In: Ilse Jahn (Hrsg.): Geschichte der Biologie. 3. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg 2000 (Ausgabe Nikol-Verlagsgesellschaft Hamburg 2004, pp 322-323
- Eldredge, N & Gould, S. J. (1972): Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. - In: Schopf, T. (Hrsg.), Models in Paleobiology San Francisco Freeman, Cooper and Co., pp 82-115
- Geus, A. & Höxtermann, E. (Hrsg.) (2007): Evolution durch Kooper: Basilisken-Presse.

- Gould, S. J. (2002): "The Structure of Evolutionary Theory". – Cambridge/Mass.: Belknap Press
- Gould, St. J. & Lewontin, R. (1979): The spandrels of San Marco and the panglossian Paradigm. – Proc. Roy. Soc. London B, 205 No. 1161, pp 581-598
- Gudo, M. & Zeller, D. (2008): Anpassung und Umweltselektion im evolutionären Morphoprozess. – In: Fleck, G., M. Fraunlob, R. Adamczyk & K. Edlinger (Hrsg.) (2008): Anpassung – Perspektiven und Probleme. - Frankfurt/M./Berlin/Bern/Bruxelles/New York/Oxford/Wien: P. Lang - Europ. Verlag der Wissenschaften, pp 109-118
- Gutmann, W. F. (1989): Die Evolution hydraulischer Konstruktion – organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung. – Frankfurt am Main : Waldemar Kramer
- Gutmann, W. F. & Edlinger, K. (1991a): Die Biosphäre als Megamaschine – Ökologische und paläo-ökologische Perspektiven des Konstruktionsverständnisses der Organismen I.- Natur und Museum 121(10), pp 302-311
- (1991b): Die Biosphäre als Megamaschine – Ökologische und paläo-ökologische Perspektiven des Konstruktionsverständnisses der Organismen II.- Natur u. Museum 121(12), pp 401-410
- (1994): Molekulare Mechanismen in kohärenten Konstruktionen. – In: W. Maier & T. Zoglauer (Hrsg.): Technomorphe Organismuskonzepte – Modellübertragungen zwischen Biologie und Technik. Frommann-Holzboog 128, pp 174-198
- (1994): Morphodynamik und Maschinentheorie: Die Grundlage einer kausalen Morphologie. – In: Gutmann, W. F., D. Mollenhauer & D. St. Peters: Morphologie & Evolution. – Frankfurt/M: W. Kramer, pp 177-199
- (1994): Neues Evolutionsdenken: Die Abkoppelung der Lebensentwicklung von der Erdgeschichte. – Archaeopteryx 12, pp 1-24
- (1994): Organismus und Evolution Naturphilosophische Grundlagen des Prozeßverständnisses. – In: Bien, G. & J. Wilke (Hrsg.): Natur im Umbruch – Zur Diskussion des Naturbegriffs in Philosophie, Naturwissenschaft und Kunsttheorie, Frommann-Holzboog: 109-140
- (2002): Organismus und Umwelt – Zur Entstehung des Lebens, zur Evolution und Erschließung der Lebensräume. – Frankfurt a. M. / Berlin / Bern / Bruxelles / New York / Oxford / Wien: P. Lang – Europ. Verlag der Wissenschaften
- Heikertinger, F. (1954): Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung, Eine kritische Darstellung des Werdens, des Wesens und der Widerlegung der Tiertrachthypothesen. – Jena: VEB Gustav Fischer Verl
- Kimura, M. (1983): The Neutral Theory of Molecular Evolution. – Cambridge: University Press
- Klötzli, F. (1983) Einführung in die Ökologie. – Herrsching: Pawlak Verlag

- Lovelock, J. (1991): *Das Gaia-Prinzip: die Biographie unseres Planeten.* – Zürich/München: Artemis & Winkler Scherz.
- Margulis, L. (1999): *Die andere Evolution.* Berlin/Heidelberg: Spektrum Akad. Verl.
- Margulis, L. & D. Sagan (1995): *What is Life?* – New York: Simon & Schuster
- Otto, S. (2011): *Eine vielschichtig verstandene Evolution. 24 Thesen zum systematischen und indirekten Verknüpfen von Evolutionstheorien.* – Creative Commons Lizenz CC-By-SA3.0
- Peters, D. S. & Peters, W. (1997): *Anpassung – Kernpunkt oder Mißverständnis der Evolutionstheorie?* – In: König, V. & H. Hohmann (Hgb.): *Bausteine der Evolution Symposium Übersee-Museum Bremen / Gelsenkirchen / Schwelm: Edition Archaea*, 73-82.
- Peters, D. S. (1997): *Anpassung – Kernpunkt oder Mißverständnis der Evolutionstheorie?* – In: Bremen, Ü.-M. [ed.]. *Bausteine der Evolution. Gelsenkirchen/Schwelm (Edition Archaea)*, 73-82
- Rauchfuß, H. (2005): *Chemische Evolution und der Ursprung des Lebens.* – Berlin / Heidelberg: Springer.
- Reichholf, J. (1992): *Der schöpferische Impuls. Eine neue Sicht der Evolution.* – Stuttgart: DVA.
- (1997): *Über den Ursprung des Neuen in der Evolution. Reicht die Darwinsche Selektionstheorie zur Erklärung des Selektionsprozesses?* In: König, V. & Hohmann, H. (Hgb.): *Bausteine der Evolution. Symposium Übersee-Museum Bremen / Gelsenkirchen / Schwelm: Edition Archaea*, pp 59-72
- (2004): *Ist die Darwinsche Anpassung nur das Oberflächengekräusel der Evolution?* – 118-141 in: Feigl, W., Fleck, H., & Edlinger, K. [ed.]. *Jenseits des Mainstreams. Alternative Ansätze in Biologie und Medizin.* pp., Frankfurt, Berlin, Bern, Bruxelles, New York, Oxford : P. Lang – Europ. Verlag der Wissenschaften
- Sapp, J. (1994): *Evolution by Association: A History of Symbiosis.* – New York: Oxford University Press
- Schlegel, M. & Schmidt, S.L. (2007): *Evolution und Stammesgeschichte der Eukaryoten.* – *Denisia*, 20, pp 155-164
- Schmidt SL, Ammermann D, Schlegel M & Bernhard, D (2006): *Stylonychia lemnae strains from a North American site differ in a single nucleotide within the small subunit rDNA from Eurasian strains.* – *J. Eukaryot. Microbiol.* 53, pp 308-309
- Schmidt S.L., Bernhard, D., Schlegel, M. & Foissner, W. (2007): *Phylogeny of the Stichotrichia (Ciliophora; Spirotrichea) reconstructed with nuclear small subunit rRNA gene sequences: discrepancies and accordances with morphological data.* – *J. Eukaryot. Microbiol.* 54, pp 201-209.

- Schmidt, S.L., Foissner W., Schlegel, M. & Bernhard, D. (2007): Phylogeny of the Heterotrichea (Ciliophora, Postciliodesmatophora) based on Small Lovelock, J. (1992): GAIA - Die Erde ist ein Lebewesen. – Bern/München/Wien: Subunit rRNA Gene Sequences. – J. Eukaryot. Microbiol., 54(4), pp 358-363
- Schroeder, R. (2011): Die Henne und das Ei – Auf der Suche nach dem Ursprung des Lebens. – St. Pölten / Salzburg: Residenz Verlag
- Uexküll, J. v. (1973): Theoretische Biologie. – Frankfurt/M: Suhrkamp
- Wahlert, G. v. & v. Wahlert, H. v. (1981): Was Darwin noch nicht wissen konnte. – München: Dtv
- Wahlert, G. v. (1996): Evolution als die Geschichte der belebten Erde: eine ergänzende Perspektive. – Jahrbuch f. Geschichte u. Theorie d. Biologie 3, pp 131-180
- Wallin, I.E. (1927): Symbiogenesis and the origin of species. - Baltimore: Williams & Wilkins Comp
- Wallner, F. (1991): Acht Vorlesungen über den Konstruktiven Realismus. – Wien: Wiener Universitätsverlag

Addresses for correspondence:

Mag. Dr. Karl Edlinger
Naturhistorisches Museum Wien
Abt. Archiv für Wissenschaftsgeschichte
Burgring 7
A-1010 Wien
Österreich.

Die Prozessphilosophie als Grundlage einer Theorie der Organismen³⁷

Gernot Falkner & Renate Falkner

Abstract. A theory of organisms can be derived from basic propositions of process philosophy, established predominantly by John Dewey and Alfred North Whitehead. This theory is based on the idea that the self-construction of organisms is related to their experience of environmental changes. Setting out from this idea, the following questions concerning the difference between the animate and the inanimate can be answered:

³⁷ Die Autoren danken Prof. Dr. Hans-Dieter Mutschler für kritische Anmerkungen und Anregungen zu dem hier präsentierten Text.

- (1) Which entities can be defined in physiological terms as parts of an organismic whole, such that a pervasive operative presence of the whole in the part and of the part in the whole constitutes sensitivity?
- (2) Is there a physiological basis for the psycho-physic dimension of living systems, reflected in an ontological difference between two manifestations of interrelated physiological events that share essential features with Whitehead's „actual entities“?
- (3) Which physiological processes are involved in information processing about environmental changes, resulting in a self-differentiation of an organism?
- (4) Is it possible to explain by process philosophy the anticipatory activity of organisms, revealed when an energetically favourable state is disturbed by an external influence and the organism modifies its environment in ways that react upon the organismic body, such that its characteristic pattern is restored by a new but different stationary state?
- (5) Is there any evidence for the regulatory influence of a cellular memory, acting upon the mutual adjustment of energy converting subsystems of a cell in order to attain an organism-specific stationary state of minimal entropy production under the prevailing environmental condition?
- (6) How can the historicity of evolutionary processes, revealed in the development of more complex organisms from less complex organisms, be explained by process philosophy?

The presented theory of organisms departs from conventional objectivist and neo-Darwinian explanations of biological processes. The validity of this theory is tested using an example from aquatic ecology.

Einleitung

Der Entwurf einer Organismustheorie, mit der alle Manifestationen von Lebewesen von wenigen Grundprinzipien hergeleitet werden können, konfrontiert den Schöpfer einer derartigen Theorie mit dem Problem, dass die Schaffung einer Organismustheorie ebenfalls eine Manifestation eines Lebewesens ist. Daher muss eine Organismustheorie auch ihre eigene Produktion beschreiben können, was zur Notwendigkeit führt, diese Theorie mit Selbstbezüglichkeit auszustatten. Damit ist jedoch nicht gemeint, dass Selbstbezüglichkeit als eine Eigenschaft des Selbstbewusstseins begriffen wird, die nur bei höher entwickelten Organismen zufällig entstanden ist und man sich damit begnügen kann, über den Selektionsvorteil zu

spekulieren, den die Entstehung von Selbstbewusstsein seinen Trägern verschafft. Selbstbezüglichkeit hat bei der Erstellung einer Organismustheorie eine weitergehende Bedeutung, die die Beziehung zwischen Erfahrung und Selbstkonstitution betrifft. Dies bedingt zum einen, dass eine derartige Theorie sich nicht nur auf Erfahrungen stützen darf, die Biologen mit anderen Organismen gemacht haben, sondern dass sie das gemeinsame Charakteristikum aller gegenseitigen Erfahrungen von Organismen zum Inhalt haben muss. Zu diesem Zweck wird allerdings ein verallgemeinerter Erfahrungsbegriff benötigt, von dem alles entfernt worden ist, was menschliches Bewusstsein voraussetzt, der es aber erlaubt, die kognitiven Leistungen höherer Organismen aus einer Weiterentwicklung der Erfahrungsfähigkeit einfacherer Organismen abzuleiten. Die Fundierung eines derartigen Erfahrungsbegriffs auf Selbstbezüglichkeit erfordert zum anderen, die Konstitutionsakte, mit denen sich die Organismen im Laufe ihrer Evolution von ihrer Umgebung abgegrenzt und eine körperliche Erscheinungsform gegeben haben, als Ergebnis von Erfahrungen zu

begreifen, die von Organismen und ihren Vorfahren über ihre Umwelt gemacht worden sind³⁸ (damit beschäftigt sich auch die Theorie der *Autopoiese* von Maturana und Varela (1980), sie berücksichtigt jedoch nicht ausreichend die kreative Dimension eines Erfahrungsprozesses). Auf diese Weise lassen sich alle Manifestationen von Organismen behandeln, mit denen sie sich selbst verwirklicht haben; sie erstrecken sich von einfachen zellulären Erfahrungen, die eine Abgrenzung von Einzellern von ihrer Umgebung begleiten, bis zur selbst-bezüglichen Informationsverarbeitung, die mit der Differenzierung komplexester Organismen einhergeht. Freilich kann dieser Ansatz nicht mit einem Substanzbegriff bewältigt werden, bei dem – wie in der klassischen Physik und Chemie – von allem abstrahiert wird, was mit der geistigen Dimension der Wirklichkeit zu tun hat. Eine auf der Beziehung zwischen Erfahrung und Selbstkonstitution aufbauende Organismustheorie benötigt eine Fundierung, mit der die Cartesianische Trennung der Wirklichkeit in eine ausgedehnte körperliche Substanz (bestehend aus unabhängig voneinander existierenden Dingen) und eine davon unterschiedene geistige Substanz aufgehoben wird. Außerdem muss die metaphysische Basis der klassischen Physik³⁹, an der sich die derzeitige gen-zentrierte *Mainstream-Biologie* noch immer weitgehend orientiert, aufgegeben werden. Eine theoretische Fundierung, die dies leistet, kann in der ‚organismischen Philosophie‘ des englischen Mathematikers, Physikers und Philosophen Alfred North Whitehead gefunden werden, der Ideen von Vorläufern wie John Dewey und Henri Bergson unter Einbeziehung der abendländischen philosophischen Tradition zu einer kohärenten Kosmologie

³⁸ Dieser Ansatz überwindet den Neo-Darwinismus, der auf einer gen-zentrierten und objektivistischen Biologie beruht und daher einer Organismustheorie entgegensteht, die die Subjektivität der Organismen berücksichtigt.

³⁹ Die klassische Physik beruht bekanntlich auf dem Postulat, dass unabhängig voneinander existierende Materieteilchen in einem absoluten Raum lokalisiert werden können und dass sich deren Bewegung mit Hilfe der absoluten Zeit vorhersagen lässt, wenn man die Kräfte kennt, die auf diese Materieteilchen einwirken.

verallgemeinert hat. Mit dem vorliegenden Beitrag soll der Versuch unternommen werden, einige Kategorien der ‚organismischen Philosophie‘ – zumindest in ersten Ansätzen – für eine Theorie der Organismen zu verwenden.

Das Verhältnis der Teile zum Ganzen eines Organismus

In seinem Buch „Erfahrung und Natur“ findet Dewey den Unterschied zwischen Lebewesen und nicht-lebendigen Dingen im zielgerichteten Verhalten von Organismen. Es lässt sich immer dann beobachten, wenn ein stationäres und energetisch günstiges Fließgleichgewicht, in dem die Energie- und Substanzflüsse eine bestimmte Form eines Lebewesens aufrechterhalten, durch einen externen Einfluss zerstört wird. In einem derartigen Fall sind nach Dewey „die Energien so ungleichmäßig verteilt, dass sich der Körper in einem unbehaglichen und unstablen Gleichgewicht befindet“ (Dewey, 1925/2007, S. 244). Dadurch kommt es zu einer innerorganismischen Spannung⁴⁰, die vom Organismus als das *Bedürfnis* empfunden wird, wieder zu einem spannungsfreien Fließgleichgewicht zurückzufinden. Es äußert sich in dem selbst-referentiellen *Verlangen*, die Umgebung des Organismus so zu ändern, dass die Rückwirkung der veränderten Umgebung auf den Körper ihn wieder in ein *neues* Fließgleichgewicht bringt. Das Erreichen dieses Ziels führt im Organismus zu einer *Befriedigung*. Sie tritt auf, wenn sich der Organismus mit der veränderten Umgebung so akkordiert hat, dass die für den Organismus „charakteristische Struktur seines aktiven Gleichgewichts“ (Dewey, 1925/2007, S. 244) in einer völlig neuen Anordnung wieder hergestellt wird. Dieser Vorgang führt zu einer abgestimmten Ausrichtung von gleichzeitig stattfindenden Stoffwechselprozessen auf einen im gegebenen Milieu potentiell sinnvollen gesamt-organismischen Endzustand. Die Einbettung von Bedürfnis-Verlangen-Befriedigung in einen Selbstkonstitutionsakt, den Dewey „psychophysisch“ nennt (Dewey, 1925/2007, S. 246), erfordert daher eine Art von Endursache. Sie verweist auf die geistige Dimension des Lebendigen und begründet nach Dewey die Empfindungsfähigkeit der Organismen. Dewey folgert: „Wann immer die Tätigkeit der Bestandteile einer organisierten Tätigkeitsstruktur derart ist, dass sie zur Erhaltung der strukturierten Tätigkeit beiträgt, dann ist die Basis für Empfindungsfähigkeit gegeben. Jeder >>Teil<< eines Organismus ist selbst organisiert, und dasselbe gilt für die >>Teile<< des Teils. Deshalb besteht eine selektive Tendenz in Interaktionen mit umgebenden Dingen, sich *selbst* und gleichzeitig das Ganze zu erhalten, von dem der Teil ein Teil ist. Die Wurzelspitzen einer Pflanze interagieren so mit den chemischen Eigenschaften des Bodens, dass sie der organisierten Lebensaktivität dienen; und so, dass sie vom Rest des Organismus ihren eigenen Anteil an der erforderlichen Nahrung verlangen. Diese

⁴⁰ Dewey spricht von einer „tensional distribution of energies such that the body is in a condition of uneasy or unstable equilibrium“.

durchgängige operative Präsenz des Ganzen in seinen Teilen und des Teils im Ganzen konstituiert Empfindungsfähigkeit – die Fähigkeit zu fühlen –, ob diese Möglichkeit im Pflanzen-Leben nun verwirklicht wird oder nicht... Die Fähigkeit der Empfindung wird dann als Gefühl verwirklicht“ (Dewey, 1925/2007, S. 247f). Wir haben diese Passage deshalb so ausführlich zitiert, weil sie die psychophysische Dimension des Lebendigen zu einem zentralen Problem der Physiologie macht. Sie behandelt die Chronologie von Bedürfnis, Verlangen und Befriedigung als Basis von irreversibel verlaufenden und zeitlich abgeschlossenen Prozessen, mit denen ein Organismus die von ihm erfahrene *Umwelt* und sich selbst ständig von neuem erzeugt.

Dewey's Analyse kann zum Ausgangspunkt für eine Organismustheorie verwendet werden, wenn die Frage beantwortet wird, in welchen Teilen das Ganze ‚operativ‘ in *physiologischen Anpassungsprozessen* präsent ist und in welcher Hinsicht ein Lebewesen als erfahrendes Subjekt aus einem Übergang von einem perturbierten in einen stationären Zustand eines Energieflusses neu hervorgeht. Zwischen den Teilen existiert eine *innere Beziehung*, die auf ein organismisches Ganzes verweist, das sich von seiner Umgebung abgrenzt. Daher können als Teile nicht Komponenten⁴¹ fungieren, die sowohl in einem Organismus als auch in seiner Umgebung nach den gleichen Gesetzen der Physik und Chemie interagieren, weil man mit diesen Wissenschaften die Komponenten nicht in zwei Gruppen unterteilen kann, von denen die eine als Organismen sich von der anderen als deren Umwelt unterscheiden.⁴² Aus diesem Grund lässt sich das Verhältnis der Teile zum Ganzen und des Organismus zu seiner Umwelt nicht mit einer Physiologie behandeln, die vom Theoriegebäude der Molekularbiologie bestimmt wird. Da dieses Metier von der klassischen Physik inspiriert ist, stehen der Molekularbiologie bei der Analyse biologischer Entwicklungen nur mechanistische Modelle zur Verfügung, in denen auch biologische Prozesse auf die Wirkung äußerer Kräfte auf Materiekonfigurationen zurückgeführt werden und bei denen die Ursache immer *vor* der Wirkung kommt. Mechanistische Modelle versagen jedoch bei allen Phänomenen, bei denen zwei oder mehrere Prozesse *gleichzeitig* auf einen für den Organismus sinnvollen Endzustand hin ausgerichtet werden. Ein derartiger Vorgang ist bei mechanistischen Erklärungen deshalb nicht vorgesehen, weil hier ein noch nicht existierender Endzustand eine regulierende Funktion bei vorher ablaufenden Prozessen ausüben würde und somit die Ursache erst nach der Wirkung käme. Da dies im Widerspruch zu den Erklärungsstrategien der klassischen Physik steht, hat man in der Biologie lange Zeit versucht, jede teleologische Erklärung zu vermeiden. Inzwischen ist jedoch mit dem durch die Quantenmechanik verur-

⁴¹ Unter Komponenten verstehen wir lokalisierbare Materiekonfigurationen, die in *äußeren Beziehungen* zueinander stehen, d.h. nur aufgrund äußerer Kräfte miteinander interagieren.

⁴² Schon bei einer einfachen Alge, die in einem Gewässer mit ihrer Umgebung in Wechselwirkung steht, lässt sich nicht angeben, welche Materiekonfigurationen zum Organismus und welche zur Umgebung gehören. Ab wann ist ein CO₂- oder Nährstoffmolekül, das einem Konzentrationsgradienten folgend in die wachsende Zelle fließt, schon ein Teil der Zelle und nicht mehr ein Teil der Umgebung?

sachten Zusammenbruch des von der klassischen Physik gestützten mechanistischen Weltbilds dieses Anathema obsolet geworden. Im 20. Jahrhundert hat sich bei Naturphilosophen und einigen Biologen wieder die Ansicht durchgesetzt, dass man biologische Prozesse nur versteht, wenn man neben wirkursächlichen Abläufen irgendeine Form *endursächlicher* Steuerung postuliert, die als *koordinierendes Prinzip* die Biosynthese organismischer Komponenten und deren Assemblierung steuert. Nur mit Hilfe einer dem Organismus innewohnenden Koordinationsfähigkeit lässt sich beispielsweise erklären, wie eine Pflanze eine bestimmte Form aufrechterhält, auch wenn eine Änderung ihrer Umgebung eine Modifikation des gesamten Stoffwechsels hervorruft. Eine auf der Beziehung zwischen Erfahrung und Selbstkonstitution beruhende Organismustheorie steht daher vor der Aufgabe, die Cartesianische Trennung zwischen einer geistigen Dimension von Lebewesen und deren körperlichen Manifestationen mit einer Kombination von Wirkursachen mit Endursachen zu überwinden (für eine Begründung der Notwendigkeit, Finalität in der Biologie zu berücksichtigen, siehe Mutschler, 2003).

Eine mögliche Lösung dieses Problems hat Dewey selbst vorgeschlagen, indem er den psychophysischen Aspekt des Lebendigen in einem Übergang des Energieflusses von einem stationären Zustand in einen anderen findet. Diese Vorstellung kann für die Physiologie brauchbar gemacht werden, wenn man postuliert, dass der Energiefluss, der Organismen mit ihrer Umgebung verbindet, zum Träger eines organismus-spezifischen psycho-physischen *Spannungsfeldes* wird. Es resultiert aus einer Differenz von nicht-stationären und stationären Zuständen der vielfältigen Verästelungen des Energieflusses und stellt seinerseits ein Regulativ bei der Erzeugung neuer stationärer Zustände dar, das es Organismen erlaubt, Änderungen ihrer Umgebung in Hinblick auf Selbst-Konstitutionsprozesse zu bewerten⁴³. Bei einer bloßen Außenbetrachtung erscheint das Spannungsfeld als ein ‚Phasenraum‘ mit ‚Attraktorbahnen‘, die eine Koordination gleichzeitig ablaufender Prozesse auf einen für den

Organismus potentiell sinnvollen Endzustand leiten. So gesehen eröffnet eine energetische Fundierung der Beziehung zwischen Erfahrung und Selbstkonstitution die Möglichkeit, bei einer Organismustheorie von Modellen der Selbst-Organisation dissipativer Strukturen auszugehen. Allerdings ist in diesen Modellen nicht vorgesehen, dass eine vom Organismus vorgenommene Interpretation von Spannungsfeldern den Verlauf der ‚Attraktorbahnen‘ bei darin auftretenden Bifurkationen bestimmt. Die Modelle müssen daher so erweitert werden, dass eine selbst-referentielle Informationsverarbeitung über Umweltänderungen

⁴³ Dies ist ein entscheidender Punkt der Beziehung zwischen Organismen und ihrer Umwelt: die erfahrenen Objekte entstehen erst im Erfahrungsakt, bei dem sich der Organismus gleichzeitig eine darauf abgestimmte Konstitution gibt. Dies ist schon bei einfachsten Organismen der Fall. So ist ein bewegliches Bakterium verschiedenen Attraktoren und Repellentem ausgesetzt und kann nur einem von ihnen folgen, wenn eine Bewertung über die bevorzugte Richtung stattfindet und dann die dafür nötigen Rezeptoren aktiviert und die anderen abgeschwächt werden. Auf diese Weise erzeugt es die von ihm erfahrene Umwelt und verleiht sich gleichzeitig eine Konstitution, die die erfahrene Umwelt widerspiegelt.

als intrinsische Eigenschaft von Organismen nicht ausgeschlossen wird (Koutroufinis and Wessel, 2012). Eine derartige Erweiterung eröffnet einerseits die Möglichkeit, die kreative Gestaltung der organismischen Umgebung zu berücksichtigen, andererseits verlieren diese Modelle ihre rein physikalische Natur, weil organismische Intentionen berücksichtigt werden⁴⁴. Im folgenden Abschnitt wird erläutert, wie dieser Übergang von der Physik in die Biologie erfolgen kann.

Die Informationsverarbeitung über Umweltänderungen durch Energie konvertierende Subsysteme

Der Energiefluss durch Organismen ermöglicht bekanntlich den Aufbau körpereigener Substanzen. Bei Tieren erfolgt dies so, dass die Energiedifferenz zwischen aufgenommen energiereichen organischen Verbindungen (Kohlehydrate, Fette, Proteine) und den ausgeschiedenen energieärmeren Komponenten für eine Vielzahl von Biosyntheseprozessen verwertet wird; bei Pflanzen werden die für diesen Zweck benötigten energiereichen organischen Verbindungen mit Hilfe des absorbierten Lichts aus anorganischen Substanzen hergestellt. Bei allen Lebewesen wird der Energiefluss im Stoffwechsel durch ein Netzwerk aufeinander abgestimmter Energie konvertierender Subsystemen katalysiert. Ein einfaches Beispiel für ein derartiges Subsystem ist die ATP-Synthase. Dieses Enzym, das mit Hilfe einer Protonenpotentialdifferenz, die vom respiratorischen oder photosynthetischen Elektronentransport stammt, den universellen zellulären Energieträger Adenosintriphosphat (ATP) aufbaut, kann bei Cyanobakterien mit Hilfe einer variablen H^+ /ATP-Stöchiometrie Umweltinformationen verarbeiten (Wagner and Falkner, 1992). ATP treibt dann alle möglichen Arten von Energie verbrauchenden biochemischen Reaktionen, die ihrerseits wieder auf der Aktivität von Energie konvertierenden Subsystemen beruhen. Komplexere Energiekonverter sind die Signalübertragungssysteme, die die Proteinbiosynthese steuern. Auch an der Biosynthese des Zytoskeletts sind Energie konvertierende Subsysteme beteiligt, deren Regulation unter anderem die Zellbewegung beeinflusst. Schließlich kann die gesamte Zelle als ein einziges Energie konvertierendes System betrachtet werden, das sich dann in einem stationären Zustand befindet, wenn alle Subsysteme auf diesen Zustand hin koordiniert worden sind. Bei dieser Koordination werden Energie konvertierende Teilprozesse, die den Energiefluss durch einen Organismus bewerkstelligen und von dem alle biochemischen Abläufe betroffen sind, in Hinblick auf eine effiziente Energieumsetzung aufeinander abgestimmt. Bei dieser Abstimmung wird eine innere Beziehung zwischen Teilprozessen hergestellt; dies kann über den Energiefluss erfolgen, weil bei einer bestimmten Inputenergie jede Veränderung der Energieumsetzung in einem Stoffwechselweg alle anderen

⁴⁴ Von den Gesetzmäßigkeiten sowohl der klassischen Physik als auch der Quantenmechanik lassen sich organismische Intentionen, die einen Erfahrungsprozess leiten, nicht herleiten.

Stoffwechselwege beeinflusst und daher auf diese Weise alle Teilprozesse in einer gewissen Verbindung stehen.

Schon ein einzelliger Mikroorganismus baut in einem ‚erfahrungsgeleiteten‘ Response auf eine Umweltänderung mit Hilfe seiner Energie konvertierenden Subsysteme eine Struktur auf, mit der er sich mit einer Abfolge von aufeinander abgestimmten Stoffwechselprozessen von seiner Umgebung abgrenzt. Diese Struktur bleibt dann allerdings nur solange erhalten, wie der Stoffwechsel sich in einem stationären Zustand befindet, in dem die vorhandene Energie von jedem der Energie konvertierenden Subsysteme mit optimaler Effizienz umgesetzt wird. Das ist jedoch nur der Fall, wenn die Eigenschaften der Subsysteme auf die jeweils vorhandenen Stoffflüsse in einer genau definierten Weise eingestellt werden (Kedem and Kaplan, 1965). Wird aufgrund einer Änderung der Umgebung die Funktionsharmonie von aufeinander abgestimmten Stoff- und Energieflüssen zerstört, dann führt dies zu einer Erhöhung der Entropieproduktion und damit zur strukturellen Deformation, von der das oben eingeführte Spannungsfeld der Zelle betroffen ist. Auch ein einzelliger Mikroorganismus trachtet dann danach, in einer Sequenz von *adaptiven Ereignissen* seine eigene Struktur und seine Umgebung so zu verändern, dass daraus ein neues stationäres Fließgleichgewicht resultiert. Eine Theorie der Organismen muss nun erklären, wie eine Gesellschaft von Energie konvertierenden Subsystemen in einer komplexen Informationsverarbeitung bei Änderungen ihrer Umgebung eine bestimmten Form aufrecht erhält (oder in sinnvoller Weise verändert), wobei unter Form eine strukturelle Manifestation verstanden wird, mit der ein Organismus auf seine Umgebung einwirkt und von anderen Organismen wahrgenommen wird. Im Folgenden soll der Versuch unternommen werden, dies mit den Kategorien der organismischen Philosophie von Alfred North Whitehead zu bewerkstelligen. Zu diesem Zweck ist es allerdings nötig, die verwendeten Kategorien so zu interpretieren, dass sie sich auf die bioenergetische Basis der Beziehung zwischen Erfahrung und Selbstkonstitution anwenden lassen.

Die ontologische Differenz zwischen zwei Manifestationen von adaptiven Ereignissen als Grundlage der Beziehung von Erfahrung und Selbstkonstitution

Whitehead hat eine Kosmologie entworfen, in der die letzten realen Entitäten, aus denen die Welt aufgebaut ist, nicht materielle Gegebenheiten sondern Prozesseinheiten sind, aus denen in einer Stufenfolge die Objekte der Quantenmechanik und darauf aufbauend immer komplexere organismische Manifestationen ständig von neuem hervorgehen (die unbelebten Dinge der Alltagswelt sind Anhäufungen von mikrokosmischen Prozesseinheiten). Whitehead nennt diese Prozesseinheiten ‚wirkliche Einzelwesen‘ oder auch ‚wirkliche Ereignisse‘. Dies sind ‚Akte des Werdens‘ (Whitehead, 1929/1987, S. 142), die nicht unabhängig voneinander existie-

ren, sondern in einem erfahrungsgeschichtlichen Zusammenhang stehen: „Die letzten Tatsachen sind ausnahmslos wirkliche Einzelwesen; und diese wirklichen Einzelwesen sind komplexe und ineinander greifende Erfahrungsströpfchen (Whitehead, 1929/1987, S. 58). Die Werdensakte gruppieren sich zu größeren organismischen Einheiten, bei denen die Erfahrung der Einflüsse der vorgegebenen Welt zur Emergenz eines empfindenden Subjekts führt, das mit einer kreativen Interpretation seiner ‚wirklichen Welt‘ sich selbst als Organismus konstituiert und für nachfolgende Werdensakte zu einem Datum der wirklichen Welt wird: „Die Wirkungsweise eines wirklichen Einzelwesens in der Selbsterschaffung eines anderen ist seine ‚Objektivierung‘ in diesem anderen“ (Whitehead, 1929/1987, S. 70). Die kreative Selbstkonstitution wird von einer individuell empfundenen Satisfaktion abgeschlossen, die sich nicht durch Universalien erschöpfend analysieren lässt. „Jedes wirkliche Einzelwesen wird als ein Erfahrungsakt interpretiert, der aus Daten hervorgeht. Es ist ein Prozess des ‚Empfindens‘ der vielen Daten, mit dem Ziel, sie in die Einheit der einen, individuellen ‚Erfüllung‘ zu absorbieren“ (Whitehead, 1929/1987, S. 93f). Die Selbsterzeugung von wirklichen Einzelwesen in Erfahrungsakten, die Whitehead als ‚Erfassen‘ bezeichnet (Whitehead, 1929/1978, S. 94; Whitehead verwendet dafür den Ausdruck ‚Prehension‘) beschreibt er mit der 22. Kategorie der Erklärung: „Dass ein wirkliches Einzelwesen, indem es mit Bezug auf sich selbst wirkt, in der Selbst-Gestaltung verschiedene Rollen spielt, ohne seine Identität zu verlieren. Es erschafft sich selbst; und in seinem Erschaffungsprozess transformiert es seine verschiedenen Rollen in eine kohärente Rolle. Daher ist ‚Werden‘ die Transformation von Inkohärenz in Kohärenz und endet in jedem Einzelfall mit Erreichen dieses Ziels“ (Whitehead, 1929/1987, S. 70). Der Ausdruck ‚Kohärenz‘ kann für eine Organismustheorie als physiologische Funktionsharmonie interpretiert werden, die ein Organismus als ‚Ideal seiner selbst‘ (Whitehead, 1929/1987, S. 170) bei seiner Selbstkonstitution zu verwirklichen trachtet. Es stellt ein *ideelles Regulativ* dar, das die gegenseitige Anpassung von Subsystemen, die auf immer wieder neue Weise bei jeder Umweltänderung vollzogen wird, endursächlich koordiniert. Das Ziel dieses Prozesses ist eine Intensivierung der Erfahrung der vorgegebenen Welt, ausgedrückt durch die 8. verbindlichen Kategorie der Subjektiven Intensität. Sie besagt: „Das subjektive Ziel, dem sich die Entstehung begrifflichen Empfindens verdankt, richtet sich auf die Intensität des Empfindens (α) im unmittelbaren Subjekt und (β) in der *relevanten* Zukunft“ (Whitehead, 1929/1987, S. 73). Eine Erhöhung der Intensität der Erfahrung bedarf einer bestimmten strukturellen Ordnung, in der „die Steigerung der Intensität aus der Ordnung hervorgeht, dergestalt, dass die Vielheit von Bestandteilen in dem Nexus als *Kontraste* in das eindeutige Empfinden eingehen können und nicht als *Umvereinbarkeit* in negativ erfasste Informationen abgewiesen werden“ (Whitehead, 1929/1987, S. 166; der Terminus ‚Nexus‘ bezieht sich in diesem Kontext auf eine organismische Einheit interdependenter physiologischer Anpassungsakte (siehe unten)).

Die Fundierung einer Organismustheorie auf der Whitehead'schen Prozessphilosophie, die keine strikte Trennung zwischen dem Lebendigen und Nichtlebendigen vorsieht, macht den Vorwurf des *Vitalismus* bei teleologischen Erklärungen biologischer Prozesse bedeutungslos und vermeidet die Schwierigkeiten, die bei einer unkritischen Anwendung der klassischen Physik auf biologische Prozesse auftreten. Allerdings erfordert eine Anwendung dieser Philosophie auf biologische Selbstorganisation, dass der Stoffwechsel einer Zelle in *adaptive Ereignisse* zerlegt wird, die – ähnlich wie die ‚wirklichen Einzelwesen‘ – mit einem Übergang von einer geistigen in eine körperliche Manifestation ausgestattet sind: in einer ersten kognitiven Anfangsphase, die als *adaptiver Operationsmodus* bezeichnet werden kann, wird zunächst in einer dialektischen Beziehung zwischen einer Zelle und ihrer Umgebung dasjenige Energie konvertierende Subsystem umgebaut, auf das sich die Änderung der Umgebung unmittelbar ausgewirkt hat. In einer zweiten, „terminalen“ Phase ist die Anpassung dieses Subsystems abgeschlossen und ein neuer Bestandteil des Organismus entstanden, der dann in einer neuen Umwelt in einem stationären *adaptierten Zustand* vorliegt. In einer Welle von weiteren Anpassungsschritten stellen sich dann alle anderen Subsysteme auf die Manifestationen des ersten Subsystems ein, das von diesem Vorgang auch wieder tangiert werden kann. Der gesamte Prozess, bei dem in einem organismischen Beziehungsgefüge immer größere Einheiten zum Zwecke einer kohärenten Funktionsweise in dem jeweiligen Milieu integriert werden, strebt nach der Hervorbringung eines Fließgleichgewichtes, in dem alle Energie konvertierenden Subsysteme mit optimaler Effizienz operieren. Ein optimal abgestimmter Zustand kann jedoch nur angenähert verwirklicht werden, da am Ende eines Koordinationsprozesses durch diesen Prozess die Umgebung des Organismus nicht mehr die gleiche ist.

Das Zusammenspiel aller adaptiven Ereignisse erzeugt im gemeinsamen Energiefluss das oben postulierte Spannungsfeld, das seinerseits die Initiierung und den Verlauf von adaptiven Ereignissen beeinflusst und die Konstitutionsakte der einzelnen Energie konvertierenden Subsystemen überdauert. Aus diesem Grund lässt sich mit einem Spannungsfeld ein zelluläres Gedächtnis begründen, das in adaptiven Ereignissen operativ präsent ist. Dabei werden im Sinne einer ‚starken Emergenz‘ neue Eigenschaften entwickelt, auf denen eine Intensivierung der Erfahrung beruht. Bei mehrzelligen Organismen überlagern sich nach diesem Postulat die Spannungsfelder der einzelnen Zellen, die über den Energiefluss durch den Organismus untereinander in Verbindung stehen, zu einem höheren Spannungsfeld, das dann die Koordinationstätigkeit der organismischen Ganzheit reguliert und dabei eine weitere Erhöhungen der Erfahrungsintensität hervorruft. Wenn diese Überlagerung von der gleichen selbst-referentiellen Dynamik bestimmt wird wie die gegenseitige Anpassung der Energie konvertierenden Subsysteme in einer einzelnen Zelle, dann stehen die verschiedenen Ebenen der Spannungsfelder untereinander in einer Wechselwirkung, bei der die operative Präsenz des Ganzen in seinen Teilen und des Teils im Ganzen sich dann auf den gesamten Organismus erstreckt, wie dies Dewey gefordert hat.

Pflanzen und Mikroorganismen stehen mit der Außenwelt direkt über Nährstoff- und Energieflüsse in Verbindung, die ebenfalls von Energie konvertierenden Subsystemen katalysiert werden. In einem derartigen Fall wird ein einmal eingestelltes Fließgleichgewicht von Änderung der externen Nährstoffkonzentration beeinflusst, was eine Umgestaltung der an den verschiedenen Stoffwechselwegen beteiligten Energiekonverter zur Folge hat und dazu führt, dass bei diesen (niederen) Organismen die Umwelterfahrung mit einem Umbau der gesamten Struktur einhergeht. Mit diesem kreativen Übergang von Inkohärenz in Kohärenz strebt der gesamte Organismus danach, ein einziger effizienter Energiekonverter zu werden. „Die vielen werden eins und werden um eins vermehrt.“ (Whitehead, 1929/1987, S. 63). Bei höheren Organismen beziehen sich die hier beschriebenen physiologischen Prozesse zunächst nur auf Selbstorganisationsprozesse des Nervensystems als einem „uneingeschränkt lebenden Nexus“ (Whitehead, 1929/1987, S. 201), für den der übrige Körper nur ein Teil seiner Umwelt ist: „Im Prinzip ist der tierische Körper nur der höher organisierte und unmittelbare Teil der allgemeinen Umgebung seines vorherrschenden wirklichen Ereignisses, nämlich des elementaren Wahrnehmungssubjekts“ (Whitehead, 1929/1987, S. 230). Die daraus resultierenden Ergebnisse wirken sich aber in der Folge auch auf andere Konstituenten des betreffenden Lebewesens so aus, dass das Spannungsfeld das organismische System und die von ihm erfahrenen Objekte seiner Umwelt permanent von neuem selbst hervorbringt.

Auf diese Weise ‚erbt‘ jedes adaptive Ereignis über das Spannungsfeld die Ergebnisse vorangegangener Anpassungsprozesse und die physiologische Anpassung gewinnt einen zeitlichen Vektorcharakter, der vorhergehende Ereignisse mit zukünftigen verbindet.

Der erfahrungsgeschichtliche Zusammenhang adaptiver Ereignisse rechtfertigt die von Dewey vorgeschlagene Gleichsetzung von Erfahrung und physiologischer Anpassung und ist in Einklang mit der Tatsache, dass neue Erfahrungen davon abhängen, was ein Organismus früher gelernt hat.

Man kann nun mit Hilfe der Whitehead’schen Kategorien den Zusammenhang zwischen Erfahrung und Selbstkonstitution dahingehend verallgemeinern, dass jede Struktur in gewisser Weise die Erfahrungen widerspiegelt, die bei der Hervorbringung dieser Strukturen im Verlauf der Evolution gemacht worden sind und bei denen es zu einer Erhöhung der Erfahrungsintensität gekommen ist. Dies soll am einfachen Beispiel der Evolution der eukaryontischen Zelle aus prokaryontischen Vorläufern erläutert werden. Eine Anwendung auf die Entstehung komplexerer Strukturen bleibt zukünftigen Studien vorbehalten.

Die Evolution der Arten begann bekanntlich damit, dass eine Gruppierung von chemischen Reaktionen anfing, sich selbst in einer distinkten organismischen Ganzheit, die sich in einer bestimmten Form äußert, von ihrer amorphen Umgebung abzugrenzen. Wie das vor sich ging, kann nicht im Rahmen der Biochemie beantwortet werden, weil die Gesetzmäßigkeiten der Chemie keine selbstreferentielle Beziehung zwischen chemischen Reaktionen vorsieht, die für eine in

Erfahrungsakten vollzogene Selbst-Abgrenzung benötigt wird. Dieses ‚Supervenienzproblem‘ muss von einer Organismustheorie gelöst werden, weil nur so beantwortet werden kann, wie eine organismische Ganzheit entstehen konnte, die ihre kontinuierliche Existenz der Fähigkeit verdankt, Änderungen in der Zufuhr energiereicher Substanzen, die ihr stationäres Fließgleichgewicht und damit ihre Form störten, mit dem Aufbau einer neuen Struktur zu kompensieren, mit der sie wieder in ähnlicher Form aus ihrer amorphen Umgebung hervorgeht. Das für diesen Prozess benötigte Spannungsfeld muss daher in der Evolution der Arten bei den ersten Organismen vorhanden gewesen sein. Es ermöglichte eine selbstreferentielle Bewertung von Milieuänderungen in Hinblick auf den Aufbau von darauf abgestimmten inneren Ordnungszuständen (dies wird in der 21. Kategorie der Erklärung ausgedrückt: „Ein Einzelwesen ist wirklich, wenn es für sich selbst Bedeutung hat“, Whitehead, 1929/1987, S. 69). Das Spannungsfeld fungierte darüber hinaus als ein ‚Gedächtnis‘ an die vorangegangene Formabgrenzung, indem es den Aufbau eines neuen Fließgleichgewichtes so reguliert, dass daraus wieder eine ähnliche Form hervorgeht.

Die Zufuhr von energiereichen Substanzen, die für die Aufrechterhaltung eines bestimmten Fließgleichgewichtes benötigt wurde, verursachte ein Wachstum der betreffenden Ganzheit, das sich solange fortsetzte, wie es möglich war, bestehende Funktionsharmonien an die Vergrößerung der Form anzupassen. Es ist nun vorstellbar, dass dies ab einer bestimmten Größe immer mehr Zeit erforderte, sodass in kleineren Ganzheiten eine Koordination adaptiver Ereignisse mit darauf abgestimmten Umwelten rascher vor sich ging, als die Fortführung des bisherigen Wachstumsprozesses. Dies führte schließlich zu einer Teilung der ursprünglichen Ganzheit. Während dieses Prozesses, bei dem diese Ganzheit sich nicht nur von der gegebenen Umwelt, sondern auch *von sich selbst unterscheidend* abgrenzte, sorgte die vom organismus-spezifischen Spannungsfeld geleitete gegenseitigen Anpassung der adaptiven Ereignisse dafür, dass die charakteristische Struktur nach einer Zellteilung wieder erhalten blieb. Auf der Populationsebene ermöglichten dann die adaptiven Eigenschaften der einzelnen Zellen das Entstehen von multizellulären Einheiten, bei denen sich die Zellen in einem konstitutive Bezogensein⁴⁵ in kohärenter Weise aufeinander abstimmen. Dabei passt sich jede einzelne Zelle an diejenigen Milieuänderungen an, die von der Population als Ganzem hervorgerufen wurde⁴⁶.

⁴⁵ Diese Formulierung berücksichtigt die Organismusdefinition von Fetzel (1981, S. 79): „Ein ‚Organismus‘ ist eine individuelle Einheit, die konstitutiv auf andere solche Einheiten bezogen ist.“

⁴⁶ Die Zellteilung, bei der die Aufspaltung einer ursprünglichen Ganzheit in zwei Entitäten so vor sich geht, dass diese in Beziehung zu *sich selbst* als einem *anderen* treten, mag Freunde des Deutschen Idealismus in gewisser Weise an das Herr-Knecht Verhältnis bei Hegel als wichtigen Schritt zur Selbsterfahrung erinnern. Das darauf folgende Verschmelzen der einzelnen Zellen ähnlicher Phänotypen zu größeren Populationseinheiten kann als Aufhebung der gegenseitigen Objektivierungen interpretiert werden.

Als die weitere Differenzierung der Erfahrung von Umweltänderungen mit einer Verwertung der vorhandenen Energie durch gänzlich verschiedene Stoffwechselwege (Gärung, Chemolithotrophie, Photosynthese) einherging, entstanden symbiotische Assoziationen, die wie multizelluläre Organismen operieren und deren Umwelterfahrung einen weiteren Bereich externer Faktoren umfasst als die Erfahrung einzelner Organismen (Shapiro, 1998). Damit konnten die vorhandenen Nährstoffe in einem Biotop in einer kooperativen Weise ausgenutzt werden, indem der Stoffwechsel von unterschiedlich spezialisierten Zellen (z.B. über einen Interspezies-Wasserstofftransfer, (Zehnder, 1988)) miteinander verknüpft wurde. Bei der Konkurrenz um einen einzigen Nährstoff (die sich streng nur unter artifizialen Bedingungen im Laboratorium verwirklichen lässt) ist das Spektrum möglicher Erfahrungen sehr eingeschränkt, da die Organismen ihren Stoffwechsel nur auf Änderungen der Zufuhr dieses einen Nährstoffs einstellen. Im Gegensatz dazu ermöglichen symbiotische Gemeinschaften ‚strukturelle Kopplungen‘ und ‚Interpenetrationen‘ (Luhmann, 1984). Dies führt zu ‚Erfahrungen zweiter Ordnung‘, bei denen jeder Organismus die Operationen seines Partners beobachtet, der selbst andere Umwelten erfährt. So liefert eine symbiotische Assoziation eines beweglichen heterotrophen Bakteriums mit einem unbeweglichen, autotrophen, photosynthetischen Organismus eine Erweiterung des Aktionsspektrums, bei dem die Erfahrung von Änderungen der Lichtintensität mit der Verfügbarkeit von nützlichen organischen Substanzen verknüpft wird. Gemäß der fünften kategorialen Bedingung der Whitehead'schen Prozessphilosophie führt die Ausbildung einer symbiotischen Gemeinschaft zu einer ‚begrifflichen Reversion‘ der Erfahrungen der vorher nicht-symbiotischen Organismen; in diesem Fall sind die neuen Erfahrungsinhalte nur mehr zum Teil mit den Erfahrungsinhalten der isoliert lebenden Organismen identisch, teils von ihnen aber verschieden, wobei die Verschiedenheit sich nach dem ‚subjektiven Ziel‘ einer Abstimmung auf die symbiotischen Partner richtet (Whitehead, 1929/1987, S. 68).

In dieser Situation ergab sich nach der sechsten kategorialen Bedingung der Whitehead'schen Philosophie die Möglichkeit zu einer weiteren Intensivierung der Erfahrung. Sie wird in der Kategorie der Umwandlung beschrieben und erfordert die Integration eines symbiotischen Konsortiums in einen ‚Nexus‘, in dem die vielen ‚einfacheren physischen Fühlungen‘ der früheren symbiotischen Partner durch eine einzige ‚komplexere physische Fühlung‘ ersetzt wurden. Aus einer Situation, in der jede der beteiligten Zellen die Umwelt der anderen Zellen war, entstand damit eine für die neue organismische Ganzheit verbindliche Umwelt, zu der auch eine gemeinsame DNA-Umwelt für alle früheren Partner gehört. Bei diesem Prozess verschwanden aber nicht die Strukturen der Individuen, die vormals eine eigenständige Existenz führten. Sie blieben (gemäß der ‚Kategorie der objektiven Verschiedenheit‘; Whitehead, 1929/1987, S. 71) als Organellen (Mitochondrien und Chloroplasten) weiter bestehen, weil nur so der Kontrast zwischen den Prehensionen des früheren Konsortiums aufrecht erhalten bleibt und die Basis für eine einheitliche, aber intensivere Erfahrung bildet (gemäß den Katego-

rien der subjektiven Einheit, der ‚Kategorie der objektiven Identität‘ und der subjektiven Harmonie; Whitehead, 1929/1987, S. 71, 72). Damit war der Weg frei für die Evolution eukaryontischer Organismen, bei der die Notwendigkeit der Koordination einer größeren Zahl externer Faktoren zu einer viel größeren Zahl von Konstitutionsentwürfen führte und eine zunehmende Differenzierung in vielzellige Gebilde ermöglichte. Dies sollte nach prozessphilosophischen Kategorien mit einer stetigen Intensivierung der Erfahrung einhergegangen sein, aus der schließlich höhere kognitive Leistungen resultierten. Sie erlaubten, zwischen den Elementen der erfahrenen Umwelt auf der Basis einer kollektiven sprachlichen Reflexivität symbolische Beziehungen herzustellen, mit denen Organismen sich ihrer Intentionen bewusst wurden.

Experimentelle Untersuchung der Informationsverarbeitung durch Energie konvertierende Subsysteme

Die oben beschriebene Interpretation des Energieflusses mit Hilfe von Kategorien der organismischen Philosophie kann nur dann zur Grundlage für eine Organismustheorie verwendet werden, wenn der Nachweis erbracht wird, dass schon einfache Zellen auf der Basis der gegenseitige Anpassung von Energie konvertierenden Subsystemen in der Lage sind, unterschiedliche Muster bei Fluktuationen von Umweltfaktoren zu erkennen. Eine ‚Erinnerung‘ an das erfahrene Muster sollte dann nachfolgende Anpassungsprozesse in distinkter Weise beeinflussen. Im folgenden Abschnitt wird dies mit dem adaptiven Response von Cyanobakterien auf Änderungen in der Phosphatzufuhr gezeigt. Die präsentierten Experimente beruhen auf einer ökologisch orientierten Untersuchungsstrategie, bei der die Interaktionen zwischen dem Organismus und seiner Umwelt in Selbstorganisationsschritte zerlegt werden, die distinkten Erfahrungsakten entsprechen. Auf diese Weise kann untersucht werden, ob bei Mikroorganismen eine mögliche Immanenz adaptiver Ereignisse als Voraussetzung für ein Zellgedächtnis auftritt. Dies macht eine kurze Einführung in die natürliche Lebenssituation von Algen erforderlich.

In einem nährstoffarmen (oligotrophen) Gewässer sinkt die Phosphatkonzentration meist auf so niedrige Werte ab, dass eine Inkorporation dieses essentiellen Nährstoffes in die Zelle aus energetischen Gründen nicht mehr möglich ist. Das pflanzliche Plankton überlebt in dieser Situation nur deshalb, weil die Phosphatkonzentration im Wasser (nach Exkretion durch Zooplankton, Fische, etc.) kurzzeitig über einen bestimmten *Schwellenwert* in einen Bereich ansteigt, in dem eine Inkorporation aus energetischen Gründen möglich ist. Das Phosphat wird dann mit hoher Geschwindigkeit inkorporiert und in Form von Polyphosphatgranula gespeichert. Gleichzeitig sinkt die externe Konzentration wieder auf den Schwellenwert ab. Das für das Wachstum benötigte Phosphat wird von den Polyphosphatgranula geliefert. Da in diesem Szenario gelegentliche Erhöhungen der

Phosphatkonzentration von Perioden ohne Phosphatzufuhr unterbrochen werden, werden Fluktuationen der ambienten Phosphatkonzentration von den Zellen als *Pulse* erfahren.

Diese Überlebensstrategie schafft jedoch ein regulatorisches Problem: Polyphosphatgranula dürfen nicht zu klein bleiben, weil sonst der kontinuierliche Wachstumsprozess unterbrochen wird. Sie dürfen aber auch nicht zu groß werden, weil dies zur Zerstörung zellulärer Strukturen führen würde. Bakterien und Algen müssen daher in der Lage sein, die Größe der Polyphosphatgranula und die Phosphataufnahme mit der antizipierten Wachstumsrate zu akkordieren. Eine direkte Wirkung der Granula auf das Phosphattransportsystem in der Zellmembran ist nicht möglich, weil diese im Inneren der Zelle lokalisiert und osmotisch inaktiv sind. Es ist daher zu erwarten, dass die Mikroorganismen ein gewisses ‚Erinnerungsvermögen‘ für die in vorangegangenen Pulsen inkorporierte Phosphatmenge haben und dass dieses ‚Gedächtnis‘ die Aktivität der Phosphataufnahme so reguliert, dass die dabei gespeicherte Menge für eine antizipierte Wachstumsrate ausreicht, die dann ihrerseits von der gespeicherten Menge abhängt.

Die Erinnerung an erfahrene Phosphatpulse lässt sich nicht mit einer Versuchsanordnung nachweisen, bei der man die Phosphataufnahme bei konstanten externen Konzentrationen studiert. Sie zeigt sich jedoch, wenn man zwei Vergleichsproben mit ein und derselben Algenpopulation zunächst unterschiedlichen Mustern von Phosphatpulsen aussetzt und nach dieser Vorbehandlung das Aufnahmeverhalten beider Populationen bei einem Puls vergleicht, bei dem die gleiche Phosphatmenge verabreicht wird. Auf diese Weise offenbart sich der distinkte Einfluss unterschiedlicher früherer Expositionen auf nachfolgende Anpassungen. Das Aufnahmeverhalten lässt sich an Hand einer graphischen Darstellung erkennen, bei der man die zu einem gewissen Zeitpunkt nach Zusatz des Phosphates im Medium noch vorhandene Phosphatmenge gegen die Zeit aufträgt. Je rascher die externe Konzentration nach Zugabe wieder auf den Schwellenwert absinkt, desto effizienter operiert das Aufnahmesystem. Damit lässt sich analysieren, wie Fluktuationen der externen Phosphatkonzentrationen als Informationsinhalt verarbeitet werden (Falkner et al., 2006). Als kleinste Einheit der Information wird hier die kleinste Differenz (in der Umwelt) verstanden, die eine Differenz (im physiologischen Verhalten) hervorruft (Bateson, 1972, S. 315).

Im folgenden Beispiel wurde die Phosphataufnahme von zwei identischen Populationen des Cyanobakteriums *Anabaena variabilis* verfolgt, denen die gleiche Phosphatmenge, nämlich zehn Mikromol⁴⁷ pro Liter, verteilt auf mehrere unterschiedlich dimensionierte Pulse, zugesetzt wurde. Die eine Population erhielt diese Menge jedoch, indem sie zuerst fünf aufeinander folgenden Pulsen von je einem Mikromol Phosphat pro Liter und dann noch einmal einem einzigen Puls von fünf Mikromol pro Liter exponiert wurde; bei der anderen war die Reihenfolge umgekehrt; hier kam zuerst ein Einzelpuls von fünf Mikromol Phosphat pro Liter und

⁴⁷ Ein Mikromol Phosphat enthält 31 Mikrogramm Phosphor

danach die Serie fünf kleiner Pulse von je einem Mikromol pro Liter. Nachdem nach dieser Vorexposition die externe Phosphatkonzentration im Versuchsmedium auf den Schwellenwert abgesunken war, wurde untersucht, wie sich die beiden unterschiedlichen Pulsmuster auf das zukünftige Aufnahmeverhalten der beiden Populationen auswirken. Zu diesem Zweck wurde beiden Proben 150 Minuten nach Beginn des Experiments gleichzeitig ein Testpuls von 4,5 Mikromol Phosphat pro Liter verabreicht. (Abb. 1). Bei dem geschilderten Experiment zeigte sich nun in der Reaktion auf diesen identischen Testpuls, dass sich in ein und derselben Population durch eine Vorexposition an zwei verschiedene Phosphatpulsmuster zwei Aufnahmesysteme mit völlig verschiedenen Eigenschaften entwickelt hatten. Diejenige Population, die zuerst eine Serie kleiner Pulse und dann den großen Puls erfahren hatte, desaktivierte ihr Aufnahmesystem weit weniger als die Vergleichspopulation: bei ihr war 100 Minuten nach Zusatz des Testpulses die externe Phosphatkonzentration wieder auf den Schwellenwert abgesunken, während zu diesem Zeitpunkt in der Suspension, die zuerst den hohen Puls erfahren hatte, noch mehr als ein Mikromol Phosphat pro Liter im Medium nachweisbar war und überhaupt ein höherer Schwellenwert angestrebt wurde. Ganz offensichtlich entstand in der oben gezeigten Sequenz von Pulsen nach jedem dieser Pulse ein neuer adaptierter Zustand, der die Anpassung im folgenden Puls in einer davon abhängigen Weise beeinflusste.

Wenn die beiden Pulsmuster, denen die beiden Proben derselben Population ausgesetzt worden sind, große Unterschiede aufweisen, dann kann man ein distinktes adaptives Verhalten sogar nach mehreren Zellteilungen nachweisen. Das konnte mit einem Experiment illustriert werden, in dem wieder zwei identische Suspensionen des Cyanobakteriums *Anabaena variabilis* in einem Inkubationsmedium mit einer diskontinuierlichen Phosphatzufuhr in zwei unterschiedlichen Zugabemodi konfrontiert worden waren: Eine Suspension erhielt 10 Mikromol pro Liter in einer einzigen Zugabe, während der anderen Suspension die gleiche Menge in 10 Portionen zu je einem Mikromol pro Liter gegeben wurde. Nachdem beide Kulturen die zugeführten Mengen inkorporiert hatten, wurden sie 24 Stunden lang auf Kosten des gespeicherten Phosphats weiter gezüchtet. Dabei erhöhte sich der Chlorophyllgehalt von 0.13 auf 0.33 bzw. 0.31 Mikrogramm pro Liter, was etwa einer Verdreifachung der Zellzahl entspricht und darauf hinweist, dass sich jede Zelle mindestens einmal geteilt hatte. Ein Test des Aufnahmeverhaltens dieser beiden Zelltypen zeigte dann bei drei identischen Pulsen signifikante Unterschiede: in der Suspension mit den Zellen, deren Vorfahren einmal der hohen Phosphatkonzentration ausgesetzt worden waren, kam die Aufnahme im dritten Puls schon fast zum Erliegen (Abb. 2, strichlierte Linien). Im Gegensatz dazu inkorporierten die Zellen, deren Vorfahren am Vortag keine derartig hohe Phosphatkonzentration erfahren hatten in der gleichen Zeit fast die doppelte Phosphatmenge (Abb. 2, ausgezogene Linien).

Die unterschiedliche Propagation adaptiver Ereignisse in einer Abfolge von Pulsen lässt sich mit den oben dargestellten Eigenschaften adaptiver Netzwerke erklä-

ren: demnach sollte die zu einer Intensivierung des Spannungsfeldes führende Perturbation von vorhandenen stationären Zuständen umso größer sein, je stärker der plötzliche Anstieg der externen Phosphatkonzentration zu Beginn eines Pulses ist. In einem solchen Fall besitzen die Zellen, die zu Beginn des Experiments einer erhöhten Konzentration ausgesetzt worden waren, ein stärkeres Spannungsfeld; es bewirkt dann bei diesen Zellen, dass bei den Testpulsen die Anpassung rascher vor sich geht und daher bei höheren Konzentrationen erfolgt als bei den Vergleichszellen, die vorher nur niedrige Konzentrationen erfahren haben. Da aber nach den Gesetzen der Nicht-Gleichgewichtsthermodynamik eine Anpassung an höhere Konzentrationen eine stärkere Desaktivierung des Aufnahmesystems zur Folge hat (Falkner et al., 1989, 1994), verringert sich bei den Testpulsen die Aktivität der Zellen, die vor der Zellteilung der hohen Konzentration exponiert worden sind, rascher als die der Vergleichszellen, die die gleiche Phosphatmenge in niedrigen Dosen erhalten haben. In diesem Fall erhalten die Zellen bei nachfolgenden Pulsen allerdings nur dann genügend Phosphat für ihr Wachstum, wenn die externe Konzentration – wie in der Vergangenheit – auch weiterhin auf hohe Werte ansteigt. Dies erweckt den Anschein, als würden die Zellen, die einmal einer hohen Phosphatkonzentration ausgesetzt worden waren, eine Fortführung der Zufuhr größerer Phosphatmengen erwarten, die natürlich nicht garantiert ist und bei einem Ausbleiben sich negativ auf die Population auswirkt. Auf diese Weise verleiht das Spannungsfeld dem Aufnahmesystem ein antizipatorisches Verhalten, das auf vergangenen Erfahrungen beruht und als erworbene Eigenschaft an die Tochtergeneration weitergegeben wird.

Diese Schlussfolgerung kann man dahingehend verallgemeinern, dass das Zusammenspiel adaptiver Ereignisse die Interpretationen vergangener Einflüsse durch die Zelle widerspiegelt und mit Hilfe eines Spannungsfeldes nachfolgende Anpassungen in positiver oder negativer Hinsicht beeinflusst werden. Dies kann unter bestimmten ökologischen Bedingungen sinnvoll sein, eröffnet aber auch die Möglichkeit für Fehlentscheidungen, die zu pathologischen Manifestationen und einem Scheitern einer Überlebensstrategie führen können. In gewisser Weise findet dann eine Selektion von Organismen statt, bei denen die antizipatorischen Eigenschaften ihres Spannungsfeldes zu sinnvolleren Strategien führen.

Die physiologische Basis der Mustererkennung in Fluktuationen der externen Phosphatkonzentration

Die Inkorporation von externem Phosphat in den internen Polyphosphatspeicher vollzieht sich in drei Stoffwechselschritten (Falkner and Falkner, 2011). Im ersten Schritt wird das Phosphat mit Hilfe eines speziellen Aufnahmesystems durch die Zellmembran in das Zellinnere transportiert. Im zweiten Schritt wird das aufgenommene Phosphat mit Adenosindiphosphat (ADP) verknüpft. Das dabei gebildete Adenosintriphosphat (ATP) gibt dann im dritten Schritt das Phosphatmolekül an die Polyphosphatkette ab, die dabei um ein Glied verlängert wird.

Die so katalysierte Umwandlung von externem Phosphat in die Polyphosphatketten geht nicht ohne Energiezufuhr vor sich. Bei niedrigen externen Konzentrationen erfolgt der Transport von Phosphat durch die Zellmembran gegen einen Konzentrationsgradienten. Die dafür benötigte Energie wird bei dem Cyanobakterium *Anacystis nidulans* von einem Protein (einer sogenannten ATPase) in der Zellmembran geliefert, das Protonen vom Zellinneren nach außen pumpt (Wagner and Falkner, 1992). Dadurch entsteht an der Zellmembran eine elektrochemische Potentialdifferenz, deren Gefälle einen Rückfluss von Protonen erzwingt, der in variablem Ausmaß mit dem Transport von Phosphat in die Zelle gekoppelt wird. Die Energie für den zweiten Schritt stammt ebenfalls von einer Protonenpotentialdifferenz, der sogenannten ‚proton motive force‘ an der Thylakoidmembran. Sie wird in Photosynthese oder Atmung aufgebaut und liefert die Energie für die Synthese von ATP aus ADP und dem cytoplasmatischen Phosphat. Diese Synthese wird von einem Enzym katalysiert (einer ATP-Synthase), die einen von der Protonenpotentialdifferenz getriebenen Protonenfluss durch die Thylakoidmembran in variabler Stöchiometrie mit der Bildung von ATP koppelt (Wagner and Falkner, 1992). Nur der Transfer eines Phosphatmoleküls von ATP an die Polyphosphatketten geht ohne Energiezufuhr vor sich.

Während einer physiologischen Anpassung an die oben beschriebenen Phosphatpulse kommt es zu einer komplexen Wechselwirkung zwischen dem Phosphattransportsystem und der ATP-Synthase, bei der in einem ersten Schritt die Kopplung des Phosphattransports mit der ATPase-Aktivität in der Zellmembran so auf die erhöhte externe Phosphatkonzentration eingestellt wird, dass dieser Vorgang mit optimaler Effizienz vor sich geht. Hier hängt es von der vom Spannungsfeld bestimmten Geschwindigkeit des adaptiven Responses ab, ob und bei welcher externen Konzentration diese Einstellung erfolgt. Je höher die externe Konzentration ist, an die sich das System anpasst, desto stärker wird dessen Aktivität verringert. Eine Desaktivierung des Transportsystems verringert die Geschwindigkeit des Phosphateinstroms in die Zelle und die ATP-Synthase an der Thylakoidmembran gewinnt Zeit, ihre Effizienz an die während eines Pulses erhöhte cytoplasmatische Phosphatkonzentration anzupassen. Dies verändert die H^+ /ATP Stöchiometrie und beeinflusst die Aktivität der ATP-Synthase, die die Energie für den Wachstumsprozess liefert. In der Zwischenzeit hat sich jedoch die

externe Phosphatkonzentration durch die Aufnahmeaktivität des Transportsystems weiter verringert, was eine neuerliche Anpassung der Effizienz dieses Systems an den nunmehr vorliegenden Gradienten zwischen der externen und internen Phosphatkonzentration erforderlich macht. In diesem Prozess stellt sich abwechselnd jedes der beiden Subsysteme auf die Manifestationen des jeweils anderen ein und es kommt zu einer distinkten Abfolge von adaptiven Ereignissen, bei denen jede neue Anpassung in einer vom Spannungsfeld bestimmten Weise vom Muster der vorher erfahrenen Umweltänderungen bestimmt wird. Der gesamte Prozess kommt an einem Schwellenwert zu Ende, bei dem die Eigenschaften des Transportsystems und der ATP-Synthase so aufeinander und auf die externe Phosphatkonzentration eingestellt sind, dass die Entropieproduktion einen Minimalwert annimmt. In diesem Fall verschmelzen beide Energie konvertierenden Subsysteme zu einer Einheit, deren Eigenschaften auf eine Schwellenwertkonzentration optimal abgestimmt sind, die ihrerseits von diesen Eigenschaften bestimmt wird. Durch diese Interdependenz zwischen der externen Konzentration und den daran angepassten Eigenschaften des gesamten Inkorporationssystems gewinnt dieses eine gewisse Stabilität; seine Eigenschaften bleiben in einer nachfolgenden Periode ohne Phosphatzufuhr längere Zeit erhalten und repräsentieren in gewisser Weise ein Gedächtnis über die vorherige Expositionsgeschichte. Fluktuationen der externen Konzentration dieses Nährstoffs um den Schwellenwert werden dann mit optimaler Effizienz verwertet werden, zumindest solange das Gesamtsystem nicht von neuem durch größere Phosphatpulse perturbiert wird. Ein Computermodell dieses komplexen Aufnahmeverhaltens stimmt nur dann mit den beobachteten Daten überein, wenn das Programm in der Lage ist, seine Parameter in einem Response auf seine eigene Simulation so zu verändern, dass die jeweils errechneten Daten den experimentell ermittelten Kinetiken entsprechen (Plaetzer et al., 2005). Dies muss allerdings auf der Basis von Reaktionszeiten erfolgen, die der Modellierer in einem aufwändigen Verfahren nur durch Versuch und Irrtum herausfinden kann. Auf diese indirekte Weise lässt sich das zelluläre Spannungsfeld erschließen.

Durch die oben beschriebenen adaptiven Prozesse wird das Phosphataufnahmesystem wie ein Sensor auf Änderungen der externen Phosphatkonzentration eingestellt (Falkner et al., 1993, 1994), die für das Wachstumsverhalten der Population potentiell relevant sind. Da von diesen Prozessen die Energiekonversion der gesamten Zelle betroffen ist, führt jede Neuanpassung des Aufnahmesystems zu einem Umbau der Zelle, die dann meist auch mit einer anderen Geschwindigkeit wächst. Dieser Prozess gehorcht nur partiell den Gesetzen der Nicht-Gleichgewichtsthermodynamik. Diese verlangen, dass Selbst-Organisationsprozesse weit weg vom thermodynamischen Gleichgewicht ablaufen und sich mit nicht-linearen Fluss-Kraft Beziehungen beschreiben lassen. Dies ist jedoch nur in den adaptiven Operationsmodi der Fall. Im Gegensatz dazu folgt in adaptierten Zuständen auch in großer Entfernung vom Gleichgewicht die Abhängigkeit der Phosphataufnahmerate von der externen Konzentration einer proportionalen

Beziehung zwischen dem Aufnahmefluss und der Triebkraft dieses Prozesses (Falkner et al., 1993). Mathematisch nimmt diese proportionale Abhängigkeit die Form des Weber-Fechner'schen Gesetzes $J_P = L_P(\log[P_e] - \log[P_e]_A)$ an (Thellier, 1970); hier entspricht die Geschwindigkeit der Aufnahme von externem Phosphat J_P dem Response und die externe Phosphatkonzentration $[P_e]$ dem Stimulus. $[P_e]_A$ ist der Schwellenwert und L_P repräsentiert einen Proportionalitätsfaktor, der die maximale Aktivität des Aufnahmeprozesses widerspiegelt. Offensichtlich folgt bei Cyanobakterien in adaptierten Zuständen die Beziehung zwischen Stimulus und Response der gleichen logischen Struktur wie die sensorische Perzeption in höheren Organismen. Der weite Gültigkeitsbereich dieser Beziehung, die nicht mit den Gesetzmäßigkeiten der Nicht-Gleichgewichtsthermodynamik in Einklang steht, konnte durch eine funktionelle Integration hoch- und nieder-affiner Ensembles von Translokatorproteinen und Protonenpumpen erklärt werden (Falkner et al., 1995, Wagner et al., 1995).

Konklusion

In einer Verallgemeinerung der Beziehung zwischen Erfahrung und Selbstkonstitution werden stabile Strukturen als Ergebnis vorangegangener Erfahrungen mit Umweltänderungen begriffen und stellen eine Art von ‚Gedächtnis‘ an Anpassungs- und Lernvorgänge dar. Die Idee, dass die Struktur der Organismen ein Gedächtnis phylogenetischer Erfahrungen widerspiegelt, ist nicht neu; sie wurde schon von Ewald Hering unter dem Titel: „Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie“ am 30. Mai 1870 vor der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien vorgestellt und 1912 in Oswald's Klassiker der exakten Wissenschaften publiziert. Diese Idee ist aber nach dem Auftreten der irrigen Ansicht, dass ‚Gene‘ die Form eines Individuums bestimmen, in Vergessenheit geraten. Inzwischen beginnt man jedoch zu erkennen, dass die Genetik keine Aussagen über die Vererbung *identischer* Formen machen kann, weil sie nicht einmal die Selbsterzeugung der Organismen zu erklären imstande ist, bei der ein Lebewesen ständig von Neuem seine Formidentität erhält oder in biologisch sinnvoller Weise verändert. Der vorliegende Beitrag ist ein Versuch, auf bioenergetischer Basis zu einer Lösung dieses Problems beizutragen, das für eine Organismustheorie von fundamentaler Bedeutung ist. Dabei wird (1) die Selbstkonstitution der Organismen bei ihrer Erfahrung von Umweltänderungen, (2) die Informationsverarbeitung bei der gegenseitigen Anpassung Energie konvertierender Subsysteme und (3) der geschichtliche Aspekt physiologischer Prozesse in das Zentrum der Betrachtung gerückt. Eine Behandlung dieser Themen führt zu folgenden naturphilosophischen Fragen:

1. Warum erzeugt eine *natura naturans* immer neue und komplexere Funktionsharmonien?
2. Wie lässt sich der teleologische Aspekt energetischer Prozesse als Träger einer Erinnerung an einmal erfundene Funktionsharmonien erklären und wie lässt sich ein organismisches Spannungsfeld von einem koordinierenden Prinzip herleiten, das im Energiefluss wirksam wird?
3. Wie geht die Zunahme der Komplexität von Strukturen, die schließlich zu höheren kognitiven Leistungen und dem menschlichen Bewusstsein führten, mit einer Erhöhung der Erfahrungsintensität einher?

Die Beantwortung dieser Fragen mit Hilfe physikalischer Gesetze allein ist nicht möglich, denn dem Leben wohnt eine geistige Dimension inne, die sich im organismischen Streben nach Selbstkonstitution äußert und die vom Theoriegebäude der Physik nicht erfasst wird.

Literatur:

- Bateson, G. (1972) Steps to an Ecology of Mind. The University of Chicago Press, Chicago.
- Dewey, J. (1925/2007) Erfahrung und Natur. Suhrkamp Verlag, Frankfurt.
- Falkner, G., Falkner, R., Wagner, F. (1993) Adaptive phosphate uptake behaviour of the cyanobacterium *Anacystis nidulans*: analysis by a proportional flow-force relation. C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life sciences. 316, pp. 784-787.
- Falkner, G., Wagner, F., Falkner R. (1994) On the relation between phosphate uptake and growth of the cyanobacterium *Anacystis nidulans*. C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life sciences. 317, pp. 535-541.
- Falkner, G., Wagner, F., Small, J. V., Falkner R. (1995) Influence of fluctuating phosphate supply on the regulation of phosphate uptake by the blue-green alga *Anacystis nidulans*. J. Phycol. 31, pp. 745-753.
- Falkner, G., Falkner, R., Schwab, A.J. (1989) Bioenergetic characterization of transient state phosphate uptake by the cyanobacterium *Anacystis nidulans*. Theoretical and experimental basis for a sensory mechanism adapting to varying environmental phosphate levels. Arch. Microbiol. 152, pp. 353-361.
- Falkner, R., Priewasser, M., Falkner, G. (2006) Information processing by cyanobacteria during adaptation to environmental phosphate fluctuations. Plant Signaling and Behaviour. 1, pp. 212-220.

- Falkner, G., Falkner, R. (2011) The complex regulation of the phosphate uptake system of Cyanobacteria. In: Bioenergetic Processes of Cyanobacteria (Peschek, G.A., Obinger, C., Renger, G., eds.) Springer, Dordrecht, Heidelberg, pp. 109-130.
- Fetz, R.L. (1981) Whitehead: Prozessdenken und Substanzmetaphysik. Karl Alber, Freiburg, München.
- Hering, E. (1912) Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie. Oswalds Klassiker der exakten Wissenschaften. 148, Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Kedem, O., Kaplan, S.R. (1965) Degree of coupling and its relation to efficiency of energy conversion. Trans. Faraday Soc. 61, pp. 1897-1911.
- Koutroufinis, S., Wessel, A. (2012) Toward a Post-Physicalistic Concept of the Organism. Dieser Band.
- Luhmann, N. (1984) Soziale Systeme. Suhrkamp, Frankfurt.
- Maturana, H., Varela, F. (1980) Autopoiesis and cognition: the realization of the living. Reidel, Boston.
- Mutschler, H.-D. (2003) Gibt es Finalität in der Natur? In: Die andere Seite der Biologie (Kummer, Chr., ed.) Norderstedt, Books on Demand GmbH, München, pp. 25-45.
- Plaetzer, K., Thomas, S.R., Falkner, R., Falkner, G. (2005) The microbial experience of environmental phosphate fluctuations. An essay on the possibility of putting intentions into cell biochemistry. Journal of Theoretical Biology. 235, pp. 540-554.
- Shapiro, J.A. (1989) Thinking about bacterial populations as multicellular organisms. Ann. Rev. Microbiol. 52, pp. 81-104.
- Thellier, M. (1970) An electrokinetic interpretation of the functioning of biological systems and its application to the study of mineral salts absorption. Ann. Bot. 34, pp. 983-1009.
- Wagner, F., Falkner, G. (1992) Concomitant changes in phosphate uptake and photophosphorylation in the blue-green alga *Anacystis nidulans* during adaptation to phosphate deficiency. J. Plant Physiol. 140, pp. 163-167
- Wagner, F., Falkner, R., Falkner, G. (1995) Information about previous phosphate fluctuations is stored via an adaptive response of the high-affinity phosphate uptake system of the cyanobacterium *Anacystis nidulans*. Planta. 197, pp. 147-155.
- Whitehead, A.N. (1929/1987) Prozess and Realität. Suhrkamp, Frankfurt.
- Zehnder, J.B.A. (1988) Biology of Anaerobic Microorganisms. John Wiley and Sons, New York.

Legende:

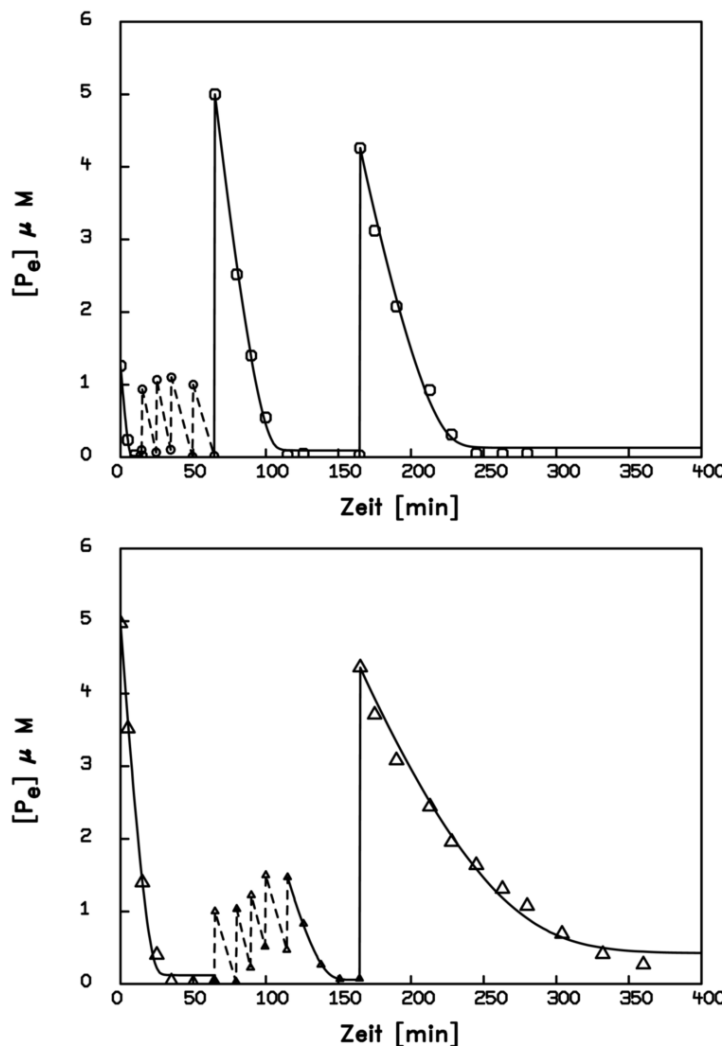


Abb. 1: Zeitlicher Verlauf der Abnahme der externen Phosphatkonzentration auf Grund der Aufnahmeaktivität von zwei identischen Zellsuspensionen des Cyanobakteriums *Anabaena variabilis*, die zunächst zwei verschiedenen Mustern von Phosphatpulsen ausgesetzt worden waren, bevor sie 150 Minuten nach Beginn des Experiments die gleiche Menge von 4,5 $\mu\text{Mol/L}$ erhielten. Das Muster im oberen Kurvenbild bestand aus einer Abfolge von fünf Pulsen von 1 $\mu\text{Mol/L}$ und einem Puls von 5 $\mu\text{Mol/L}$, im unteren Kurvenbild aus einer Abfolge von einem Puls von 5 $\mu\text{Mol/L}$ und fünf Pulsen von 1 $\mu\text{Mol/L}$. Bei den kleinen Pulsen wurden in der Darstellung nur die Konzentrationen vor und nach dem Aufnahmeprozess berücksichtigt. Für die experimentellen Bedingungen, siehe: Falkner et al., 2006.

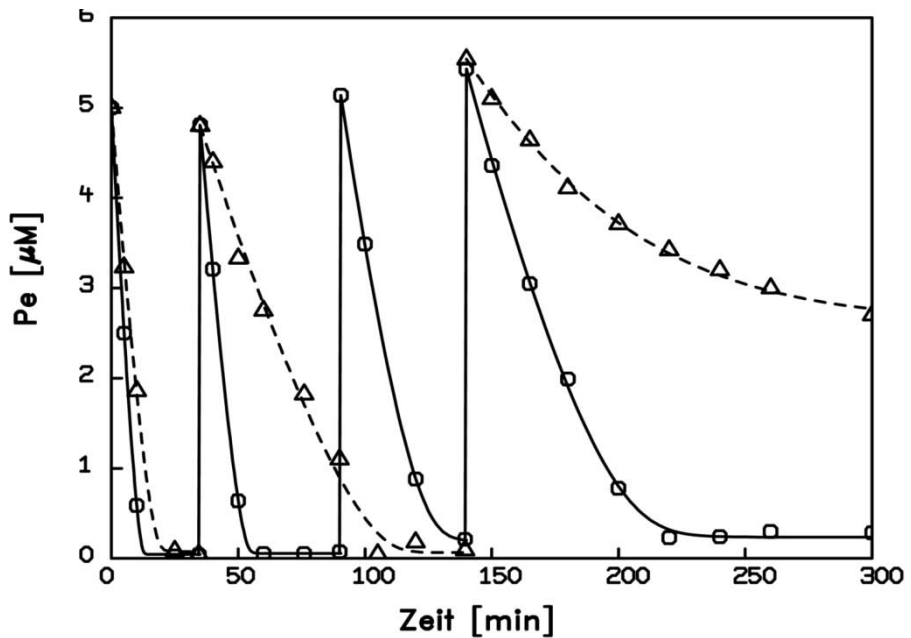


Abb. 2: Zeitlicher Verlauf der Abnahme der externen Phosphatkonzentration auf Grund der Aufnahmeaktivität von zwei identischen Zellsuspensionen des Cyanobakteriums *Anabaena variabilis*, die vor der Zellteilung $10 \mu\text{Mol/L}$ Phosphat, aber in zwei verschiedenen Zugabemodi erhalten hatte. Die ausgezogene Kurve beschreibt das Aufnahmeverhalten der Cyanobakterien, denen diese Menge in 10 Portionen von je $1 \mu\text{Mol/l}$ zugesetzt worden war, die strichlierte Kurve zeigt das Aufnahmeverhalten der Vergleichssuspension, der diese Menge in einer einzigen Portion gegeben worden war.

Address for correspondence:

Gernot Falkner
Universität Salzburg
Abteilung Pflanzenphysiologie
Hellbrunnerstr. 34, 5020 Salzburg, Austria
Email: gernot.falkner@sbg.ac.at
Tel. Nr.: +43 (0)662 8044 5550
Fax Nr.: +43 (0)662 8044 619E

Emergence

Josef Honerkamp

Abstract. The concept of ‘emergence’ is discussed from a physical point of view. Examples are presented in which the properties of a complex system can be explained by the interactions of much simpler constituents – not only in a qualitative and purely descriptive way but using the language of mathematics. Thus concepts, phenomena and natural laws on the level of the system can strictly be related to those of the level of its constituents. The freezing of a fluid or the formation of patterns in a fluid of dynamic equilibrium finds an explanation in this manner as well as the fact that classical systems do not exhibit such weird properties as its constituent quanta.

With such examples from physics in mind, one would not be surprised if, some day, the phenomenon of self-consciousness could be understood by the interplay of neurons.

In discussions on complex systems, scientists and philosophers often use the concept of ‘emergence’. There are many interpretations of this idea. Wikipedia defines emergence as ‘the development of new properties or structures at the level of a system due to the interaction of its elements’. In Metzler’s *Philosophical Encyclopaedia*, one finds the statement that emergence is ‘characterized by novelty and derivability from deeper layers of reality’. Furthermore, in the competition between American solid-state physicists for public attention and money, emergence has been proclaimed as the predominant principle in physics (Laughlin, 2009).

Particularly relevant today is the concept of emergence in the philosophy of mind, in particular, in discussions about the ‘mystery’ of our consciousness. Will we be able, someday, to explain our experience of being a distinctive ‘someone’ purely from the interaction of neurons in our brain? George Henry Lewes in 1875 believed this to be true, and today many brain scientists and philosophers regard as reasonable the hypothesis that ‘to be aware of myself’ is an emergent property of a sufficiently complex brain. In light of evolution, this hypothesis is plausible because our brain and our cognitive skills have been developed over the course of time. Paleoanthropologists talk about different levels of consciousness in the animal kingdom, and the fact that some people maintain a personal relationship with their pets supports this idea. However, this hypothesis is still far from being confirmed and many philosophers consider it to be a reductionist approach and regard the underlying naturalism as an ideology.

In fact, today one cannot quite imagine that our inner world, i.e. our sense of meaning, arises only through the interaction of neurons. Moreover, many associate the notion of emergence just with a principal impossibility of an explanation of the abilities at the macro level by properties of the constituents. Thus, the concept of emergence is highly diverse, and it therefore leads to considerable confusion in many discussions.

I will not try to give a definition of emergence here. Instead, I will simply report a few examples from physics in which the properties of a complex system can be explained by the interactions of much simpler constituents – and this not only in a qualitative and purely descriptive way but using the language of mathematics. In these examples, the processes at the macro level are often so complex that one may be astonished that they can be understood purely from simple laws at the micro level.

Thus, instead of giving a verbal definition, I will discuss some phenomena for which ‘emergence’ seems to be an appropriate characterization. I want to make it clear that the emergence in this sense is a ‘natural’ phenomenon. One expects it in all complex systems, and, in fact, in all systems.

An example: A gas as a system of many molecules.

The first system I would like to consider is a commonly cited example of emergence, and that is a gas, which contains many atoms or molecules, e.g. the air around us. The particles have a mass, a position, and a velocity, and they exert forces on each other because of their electric charges, which determine their interplay. This is all that the system comprises. However, the gas exhibits a wealth of properties and phenomena. One may ascribe to it a temperature, a pressure, and several states of aggregation—these are all properties that refer only to the gas as a system. Individual atoms do not possess a temperature or a pressure and they do not exist in different phases—all these properties emerge through the interplay between many atoms or molecules.

Daniel Bernoulli made an issue of this when in 1738, he discovered a relation between the pressure of the gas and the mean square of the velocities of the constituent atoms. Using this, he could explain the system property ‘pressure’ by a property of the constituent atoms, i.e. by their ‘velocity’. He may not have been aware that he opens up here a prominent theme: What happens in going from ‘One’ to ‘Many’? Something new can emerge, e.g. new properties and new processes that are inconceivable for the individual constituents.

Thus, Bernoulli was the founder of the branch of physics we now call ‘statistical mechanics’. It aims to explain the properties of complex systems by the interaction of the constituents. Thus, statistical mechanics is a prime example of a successful reduction.

This reduction is not formulated only in terms of pictorial associations. Of course, these do exist, e.g. the pressure on the walls of a container arises from the collisions of the moving atoms with the wall. The temperature is simply a measure of the mean square of the velocity of the atoms, therefore, at higher temperatures, the velocities are higher and more energy can be exchanged. However, these are only qualitative statements. In an exact science, one expects quantitative arguments, such as that which Bernoulli delivered, in mathematical form, which is the language of physics.

As the name statistical mechanics already suggests, this field involves ideas and methods from mathematical probability theory and statistics. Random variables and probability distributions are central ideas. The exact positions and velocities of the individual atoms at a given time are no longer relevant on the level of the gas, only their mean or other statistical characteristics are of interest.

Before discussing statistical mechanics in further detail, I would like to clarify some concepts that would be useful in this context.

Systems, emergent concepts, phenomena and natural laws on different levels

The background for any discourse about emergence is the notion of a system. Intuitively, we know what is meant by a system: an aggregation of entities that are related and interact with each other in such a way that they act in a unified manner in a given environment. Sometime during the early evolution of the cosmos, matter began to clump, and bound systems such as nuclei, atoms, molecules, and larger systems were formed. Today, we observe systems on all kinds of scales. Natural science research can be understood as the identification of systems and their analysis. All objects that we can comprehend through our senses are systems of atoms and molecules; cells consist of molecules and organisms consist of cells. After all, one may consider societies as systems consisting of human beings.

A system always exhibits properties that are new with respect to the level of the constituents, because these properties arise only through the interplay between the constituents. This emergence of new properties is not a surprise, and one can observe it in any system. The system does not even need to be extraordinarily complex, for example, even a hydrogen atom exhibits properties and phenomena that a proton or an electron alone does not.

Now, the concepts of temperature and pressure of a gas are constructions of the human mind; these are particularly helpful and measurable, but are properties that we attach to a system such as a gas to quantitatively assess its behaviour. There are also phenomena that are independent of human beings. For example, a gas may condense to a fluid and a fluid may freeze or evaporate, and the behaviour of the system in these different phases is decidedly different. This occurs whether or not human beings exist. Thus, there are emergent phenomena as well as emergent concepts, i.e. emergence is a phenomenon on the ontic level as well as on the epistemic one.

There is a further aspect of which one should be aware. In such a context, we always speak of two different levels of nature. On each of these levels, we observe rules that can be formulated in terms of natural laws. On the level of the gaseous system we know, for example, the laws of classical thermodynamics such as the relationship between the pressure p , the temperature T , and the volume V of an ideal gas, i.e. $p = NkT/V$, where k is the fundamental Boltzmann constant. This law was derived before gases were studied as systems of molecules. Classical thermodynamics does not utilize the system-character of a gas, and this relationship was independently developed. The laws of the lower level of molecules are quite different. There are only a few properties of the molecules and interactions between them.

Thus, one can recognize emergent properties, emergent laws, and emergent phenomena on the level of the system. Properties and laws are formulated by us, and phenomena can be observed by us but occur independently of us.

A sketch of statistical mechanics

The system 'gas' is always referred to in connection with the notion of emergence because here the properties and laws on the higher level can be derived explicitly from the properties of the constituents on the lower level. In addition, emergent phenomena such as freezing or boiling can be understood, even quantitatively, in terms of the properties of the constituents. As already mentioned, statistical mechanics is the field in which this is studied.

The keys to such relations between the two levels are the concepts of „microstate“, „macrostate“, „thermodynamical equilibrium state“, and „entropy“. The microstate is determined by the positions and momenta of the constituents, and as such, it is a concept related to the lower level.

The macrostate is described by properties of the gas such as the temperature, pressure, volume, and energy. Obviously, there are many microstates that contribute to the same macrostate.

A gas in a macrostate, characterized by its energy, volume, and particle number, that is isolated from the environment and left to its own devices, will not change its internal structure after a certain amount of time, i.e. all local variations in density or temperature will be smoothed out. We call this the thermodynamical equilibrium state of the gas.

This specific macrostate can also be realized by many microstates. There is no preferred microstate, so that the probability that at a definite time, a specific microstate is realized is the same as that for all the other microstates. One can find a mathematical expression for this probability that also accounts for the interaction between the constituents. This probability is the link between the two levels from which all concepts of the higher level and the relations based on these concepts can be derived. In terms of this probability a measure for the number of microstates, given a macrostate, can be formulated. This leads to the concept of entropy.

From entropy one is led to some more mathematical expressions, which turn out to be definitions of temperature and pressure. Thus, we can directly observe how the concepts of temperature and pressure emerge, and the thermodynamical laws are provided inclusively by this. Analyzing these laws one also discovers the emergent phenomena, e.g. a system of H_2O molecules at a pressure of 1 atm and a temperature of 100 °C experiences an enlargement of its volume, i.e. water evaporates.

Thus, from a single expression for the probability of a microstate in a given macrostate all thermodynamical laws can be derived, whereby the form of these laws is dependent on the interaction of the constituents in a given substance. Therefore, if one changes this interaction between the constituents, then the laws at the system level also change, e.g. the temperature at which the gas condenses. The phenomenon of condensation may even disappear for certain interactions,

e.g. if there is no interaction at all. Thus, the connection between the properties and phenomena at different levels becomes entirely transparent. Of course, in explicit calculations, one may encounter mathematical difficulties so that one has to resort to approximations, but nobody questions the principal functioning of this reduction.

This is just one common example of emergence, and in physics, one may find other examples of many-body systems in which the same program of reduction works, which may not so elaborated yet.

One may think that it is obvious that a system of constituents exhibits properties beyond those of the constituents themselves and that the interplay between constituents has, of course, a considerable impact. From this perspective, i.e. 'from bottom to top', the concept of emergence seems to be superfluous. When considered from the top, i.e. from the level of the system gas, however, this example of emergence teaches us a lesson, i.e. that highly complicated behaviours such as the condensation or freezing of a fluid can be explained with a simple lower level theory even though, initially, one would not expect this. The phenomena that may follow from the interplay of many constituents cannot always be anticipated.

With this example in mind, one would not be surprised if other phenomena such as our self-consciousness could someday be understood as a mere consequence of the interplay of the many neurons in our brain. Of course, I do not expect that this understanding will be so explicit and mathematically expressible as in the above-mentioned example of a gas. It would be enough if one could formulate some regularities on the higher level, i.e. mental level, and explain these with properties on the physiological level.

The gas as a system of constituents is an example for which the phenomenon of emergence can be exemplified precisely. It also shows that classical thermodynamics can be reduced to statistical mechanics and demonstrates the character of such a reduction. By no means, however, has classical thermodynamics become dispensable or superfluous. All scientific discussions on the level of the gas can be and should be formulated in terms of the concepts on this level. Classical thermodynamics can be used as a stand-alone science in most cases. The saying that 'a gas is nothing else but a plenty of molecules' is not accurate because the interplay between these many molecules is what determines the system's behaviour, and this deserves scientific scrutiny.

Such a limited understanding of reduction in terms of 'nothing else but' is also out of place if one discusses the relationship between chemistry or biology and physics. Nobody would deny today that these are autonomous and highly respectable fields of science even though all of the objects that are studied in these disciplines consist of molecules or atoms in the end. These sciences are all devoted to the question of which emerged phenomenon can be observed, how they are related, and which new concepts are useful for describing these regularities. That this attitude of "nothing else but" falls short of any explanation becomes clear if one were to consider the analogy of arguing that a soccer team is nothing more than a

clique of eleven young men, or that the financial world is nothing more than a crowd of capitalists. Here, it is obvious that the interplay makes just the point.

Emergent phenomena in multi-agent systems

If one considers constituents to be ‘agents’ instead of atoms or molecules, i.e. objects that make decisions based on some strategy, one would consider a society of agents a system. The analogy to thermodynamics would be sociology where the behaviour of societies is analyzed only in terms of sociological notions. A corresponding ‘statistical mechanics’ would explain the behaviour of societies only in terms of the strategies of the agents. Game theory uses such an approach and in this field, one can show that the simple strategies of agents may lead to the overall multi-agent system exhibiting extraordinarily complex behaviours. It is again the interplay between the agents that gives rise to such a phenomenon. Further details of this are discussed elsewhere (Johnson, 2001).

Pattern formation as an emergent phenomenon

Equilibrium thermodynamics and its comprehension in the context of statistical mechanics made a strong impression on scientists in the first half of the 20th century. It provided the key to understanding irreversible behaviours and could explain the trend of systems towards the equilibrium state. In such an equilibrium state, however, there is no structure or pattern and there are no processes. On the other hand, all systems that are ‘living’ in some sense, i.e. in which structure and order is maintained, have to exist in a non-equilibrium state or pass all the time through such states. In those macrostates, the microstates no longer exist with the same probability. As an example, a certain degree of order in my office means that a book lies on my desk and the probability that it lies in any other place is different. Thus, our world is an enormous collection of non-equilibrium systems that all have the tendency to lose their patterns or order in tending towards equilibrium, i.e. as time goes on they get old and disaggregate.

The formation of patterns and the capability of maintaining them is an emergent effect of non-equilibrium systems. This can also be shown with mathematical rigor, though this is much more difficult as when one studies equilibrium thermodynamics. There are some prominent experiments that show pattern formations, including their onset, which have been thoroughly analyzed. One of these is the famous Rayleigh-Bénard experiment which I will briefly describe here. The system to be considered here is a thin layer of fluid. A small box that contains the fluid is heated from below and cooled from above so that a constant temperature difference is maintained between the upper and lower edges of the box. As long as this difference remains sufficiently small, there is no macroscopic

motion within the fluid; the energy that flows from bottom to top through the fluid will be transferred through the collisions of the molecules. A constant vertical temperature gradient in the fluid arises, which interpolates smoothly between the lower and upper boundary temperatures. This phenomenon is called heat conduction or diffusion. If, however, the temperature difference is increased over a certain limit, which depends on the fluid, a macroscopic flow of fluid begins. Areas of fluid heated from the lower side of the box expand and decrease in density, so that, due to their increased buoyancy, they flow upwards. Near the upper edge they cool down and drop again. This results in the establishment of a number of convection cells, each of which has a rising and falling flow (see fig.1).

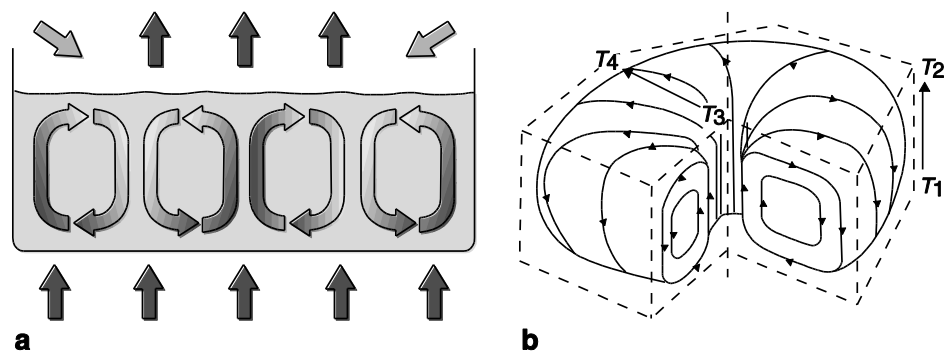


Fig.1: Pattern formation in a Rayleigh-Bénard experiment. If the temperature difference between the lower and upper edges of a fluid layer becomes large enough, areas of fluid begin to circulate. (a) Schematic sketch and (b) a three-dimensional illustration.

Hence, a macroscopic pattern emerges, which is due to the interplay between the constituents as well as the arrangement of the surroundings. Moreover, the surroundings have a twofold influence: both the temperature difference and the gravity field of the earth contribute to the buoyancy. Hence, this emergent phenomenon is not only due to a multitude of constituents. There is also feedback on the interplay of these constituents by the arrangement at the macroscopic level. Thus, with respect to the hierarchy of levels, there is a downward causation.

The transition from one type of behaviour to another one at a specific value of a control parameter is known as bifurcation. Furthermore, if one increases this control parameter (which in the above example, is the temperature difference) a cascade of bifurcations can be observed until finally a turbulent flow sets in (Libchaber, 1987). Emergence is an abundant phenomenon in open non-equilibrium systems.

The mathematical analysis of this experiment is highly involved. However, theoreticians soon discovered that the appropriate equation can be simplified without losing its ability to describe such transitions. In 1962, Edward Lorenz led such studies to develop a mathematical equation that describes the behaviour of a system that is, in principle deterministic, but in practice, extremely unpredictable

in that the smallest changes in the initial conditions may lead to large modifications of the process. Such equations are called chaotic. Other physical systems were soon found that could also be described by such types of equations and which exhibited chaotic behaviour.

The sun-earth system closely resembles the Rayleigh-Bénard experiment. The earth is heated from one side by the sun and cooled on the other side by outer space. Thus, patterns also emerge in the atmosphere, and we observe them as wind and weather (Fig.2).

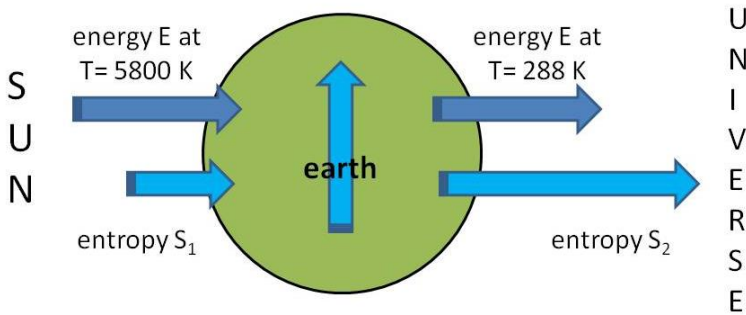


Fig.2: The earth between the sun and space as a non-equilibrium system

Furthermore, all biological systems, i.e. living systems, can be understood as open non-equilibrium systems in terms of energy and entropy balances (Fig.3).

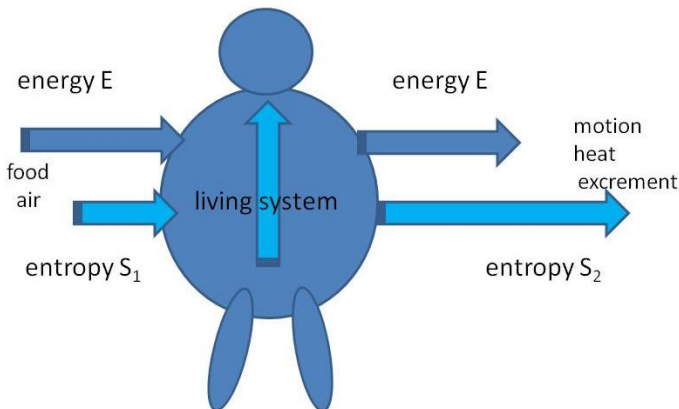


Fig.3: A human as a non-equilibrium system

More frequently, however, one finds oscillations in nature. Plenty of chemical reactions and cycles of reactions show oscillatory behaviour, and even electronic circuits can be seen as open non-equilibrium systems driven by an external voltage. The Colpitts circuit transforms a direct current into an alternating current, it is an example of the emergence of oscillatory behaviour due to specific feedback.

Classical reality as an emergent phenomenon

There is another example of emergence that has not yet been so elaborated on but is more spectacular. It has to do with that what we call reality in our world of human dimensions. If we regard an object as existing 'in reality', we feel certain that it exhibits its properties independently of any situation. For example, a particle always has a definite position and momentum. The value of these may change or may be unknown, but we are still certain that it has a position and a momentum. This is not true for a quantum object, which is an object from the world of microscopic dimensions. Only in certain situations can we ascribe a definite position to a quantum object. Position and momentum are moreover complementary to each other, as is stated in the Heisenberg uncertainty relation.

This feature of quantum mechanics has given rise to long and painful discussions, and it has been argued that this feature demonstrates only that quantum mechanics is not a complete theory. However, an experiment was suggested, the so-called Einstein-Rosen-Podolsky experiment, that demonstrated that our classical view cannot be re-established on the atomic scale. The classical view, which seems self-evident, would lead to a result for this experiment that is not observed, whereas the predictions of quantum mechanics turn out to be correct. Thus, nature behaves remarkably differently depending on the scale — different behaviours are observed on the microscopic scale than on the mesoscopic resp. human scale. We have to realize that our imaginations and ideas are limited and restricted to the world we have experienced as a species during our evolution.

It seems, therefore, that we have to deal with quite different theories depending on the scale of objects and processes. This contradicts our sense of the unity of nature and leads us to wonder on what scale will be the borderline. But, there can only be a gradual transition and indeed, quantum characteristics become less observable for larger and more complex objects.

Reality in this sense is the most prominent property that we do not find on the microscopic level, but there are other properties such as softness and stiffness, which we can observe and measure on the mesoscopic level but which we cannot ascribe to quanta. Everybody readily accepts this today. Thus, the nature on our human scale is an area of emergent phenomena.

Emergence everywhere?

Are these examples from physics now the best guide to the notion of emergence? If this is true, it would mean that emergence appears whenever one deals with a system and if one examines it on at least two levels. Thus, almost all ideas and phenomena at higher levels should be taken as emergent properties, and for the present, the level of atoms and molecules would be taken as the lowest level and their interplay would determine all properties and phenomena at the higher levels. Thus, is it legitimate to speak about a house of science in which physics is on the ground floor with chemistry, biology, and other fields on the floors above, in which more and more emergent concepts are composed to describe more and more complex phenomena? Are the neuroscientists working in the upper floors by studying the interplay of neurons in the brain system?

This may be a neat picture, but to discuss whether it is justified, let me summarize what we can infer from the examples I have given so far.

First, one learns to discriminate between emergent properties, laws, and phenomena. Here the phenomena are of particular importance because they are the object of scientific concern and they occur in nature independent of us. Nobody doubts that these phenomena also occurred before the human race evolved. Our concepts of properties and natural laws are, however, constructions of our mind that are more or less adequate. Thus, emergence is an ontic phenomenon as well as an epistemic one.

Furthermore, in discussing emergence, two levels are always distinguished. One may decrease the 'distance' between these levels, e.g. by lowering the number of constituents of a gas. However, in doing this, the concepts of temperature and pressure will, at some point, begin to lose their meaning and the different aggregates will no longer be well defined. If, on the other hand, one envisages a process in which a gas is formed by continually adding more molecules to a cluster one will notice that each step is unspectacular. But that in the end, this leads to emergent phenomena. Thus, the identification of the different levels is an epistemic process guided by nature. The levels are well chosen if new phenomena can be well defined and if suitable properties and laws can be formulated then easily.

In the literature on philosophy, one finds many other views of the concept of emergence. Some only include emergent phenomena and thus consider emergence purely as an ontic concept (Bunge, 2004). For others, emergence is not only related to systems but also to categorical distinctions (Janich, 2011). Following on from this, one may even argue that an explanation of an emergent phenomenon is impossible in principle. However, those constructions that rely only on logical considerations are not appealing for an effort aimed at understanding nature.

For a natural scientist who only philosophizes to ensure a consistent view and to survey the concepts relating to his science, the idea of emergence may seem to be dispensable. The view of emergence given here is only helpful when one likes

to explain that the often complex behaviour of a system can be explained by the interplay of relatively simple objects. With examples from physics in mind, one would not be surprised if, some day, the phenomenon of self-consciousness could be understood by the interplay of neurons. This would mean that regularities and laws on the mental level could be explained by the laws of neurons and their interaction.

Of course, a multi-neuron system is much more complex than a multi-agent or a multi-quantum system so that one should not be too optimistic about the pace of progress and the adequateness of the analogy. However, over time, more and more emergent processes and behaviour patterns will be discovered, and perhaps, these will include one that resembles our consciousness.

Literature:

- Bunge, M., Mahner, M. (2004) *Die Natur der Dinge*, Hirzel
- Janich, Peter (2011) *Emergenz - Lückenbüßergottheit für Natur- und Geisteswissenschaften*, Franz-Steiner Verlag Stuttgart
- Johnson, Steven (2011) *emergence*, The Penguin Press
- Laughlin, Robert B. (2009) *Abschied von der Weltformel: Die Neuerfindung der Physik*, Piper Taschenbuch
- Libchaber, Albert J. (1987) *From Chaos to Turbulence in Bénard convection*, *Proceedings of the Royal Society A*, Bd. 413, p. 63

Prof. em. Dr. Josef Honerkamp

Fakultät für Mathematik und Physik, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg

An der Rothalde 21
79312 Emmendingen
Email: hon@physik.uni-freiburg.de
Fax: 07641 9123340

Contents

Editorial

Jürgen Bereiter-Hahn & Mathias Gutman
Individuals in nature – how to know what biology is actually about.
Editorial to the contributions on
“Fundamental terms of a theory of organisms”3

1 Thomas Khurana
Selbstorganisation und Selbstgesetzgebung, Form und Grenze einer Analogie
in der Philosophie Kants und Hegels.....9

2 Spyridon Koutroufinis & Andreas Wessel
Toward a Post-Physicalistic Concept of the Organism..... 29

3 Georg Toepfer
Leben: Integrationsbegriff einer Disziplin, Randbegriff
vieler Disziplinen und Begriff für das Vertrauteste vor allen Begriffen.....51

4 Manfred Drack
Towards the System Heuristics of Paul Weiss.....69

5 Mathias Gutmann
Life, Organism or System? Some methodological
reconstruction concerning biological individuals.....81

6 Peter Janich
Organismen – Individuen zwischen universellen Naturgesetzen
und speziellen Kontexten.....97

7 Jürgen Bereiter-Hahn
Is the term “individual” universal for organisms?..... 113

8 Peter Nick
Autonomy versus rhythm – what is needed to build a
plant organism 131

9 Paul G. Layer
„Life“ shaped by genetic constancy and environmental variability.
Individual life directed by genes that depend on their surrounds.....155

10 Bernd Rosslenbroich
Patterns and processes in macroevolution171

11 Karl Edlinger
Evolution als Kollektivprozess185

12 Gernot Falkner
Die Prozessphilosophie als Grundlage einer Theorie
der Organismen.....209

13 Josef Honerkamp
Emergence235



The name DGGTB (Deutsche Gesellschaft für Geschichte und Theorie der Biologie; German Society for the History and Philosophy of Biology) reflects recent history as well as German tradition. The Society is a relatively late addition to a series of German societies of science and medicine that began with the „Deutsche Gesellschaft für Geschichte der Medizin und der Naturwissenschaften“, founded in 1910 by Leipzig University’s Karl Sudhoff (1853–1938), who wrote: „We want to establish a ‚German‘ society in order to gather German-speaking historians together in our special disciplines so that they form the core of an international society...“. Yet Sudhoff, at this time of burgeoning academic internationalism, was „quite willing“ to accommodate the wishes of a number of founding members and „drop the word German in the title of the Society and have it merge with an international society“. The founding and naming of the Society at that time derived from a specific set of historical circumstances, and the same was true some 80 years later when in 1991, in the wake of German reunification, the „Deutsche Gesellschaft für Geschichte und Theorie der Biologie“ was founded. From the start, the Society has been committed to bringing studies in the history and philosophy of biology to a wide audience, using for this purpose its *Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie*. Parallel to the *Jahrbuch*, the *Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie* has become the by now traditional medium for the publication of papers delivered at the Society’s annual meetings. In 2005 the *Jahrbuch* was renamed *Annals of the History and Philosophy of Biology*, reflecting the Society’s internationalist aspirations in addressing comparative biology as a subject of historical and philosophical studies.

