

Karola Stotz

15 Die Entwicklungsnische als Integrationsrahmen erweiterter Vererbungssysteme

15.1 Zentrales Dogma oder Entwicklungssysteme?

Vererbare Veränderungen werden im Sinne der sogenannten Modernen Synthese (Mayr & Rovine, 1980) konventionell als notwendige Bedingung jedes evolutionären Prozesses verstanden. Darin inbegriffen ist, dass erstens nur genetische Veränderungen vererbbar sind, diese zweitens zufällig und unabhängig vom Ausleseeregime entstehen, und drittens, dass nicht die Produktion von neuen Veränderungen, sondern die natürliche Auslese die grundlegende kreative Kraft der Evolution bildet. Entwicklungsmechanismen gelten demgegenüber für die Dynamik der Evolution als weitgehend irrelevant, weil umweltbedingte Veränderungen und Neuerungen während der individuellen Entwicklung das genetische Material nicht antasten und folglich solche Veränderungen auch nicht vererbt würden. Die Zulänglichkeit dieser Theorie und die Notwendigkeit der impliziten Beschränkungen waren jedoch nie unumstritten, sowohl aufgrund unzureichender empirischer Daten als auch aufgrund theoretischer Überlegungen. Außerdem wurde insbesondere in den letzten Jahrzehnten eine Reihe von weiteren Mechanismen aufgefunden und erforscht, die sich mit hoher Wahrscheinlichkeit auf Vererbung auswirken.

Zugleich haben mehrere Entdeckungen auch Wege erschlossen, auf denen die Formbarkeit von Entwicklung und die ihr zugrunde liegenden Umweltbedingungen neuerlich untersucht werden können. Tatsächlich hat die postgenomische Biologie eine reichhaltigere genetische Komplexität offenbart, als zuvor für möglich gehalten wurde. Die Rolle der Gene als proteincodierende Schablonen, als einzigartige Träger der Sequenzspezifität für eindimensionale Genprodukte, war im zentralen Dogma der Molekulargenetik festgeschrieben. Ein halbes Jahrhundert nach diesem Dogma müssen Gene diese Rolle der informativen Spezifität für Genprodukte mit nicht-codierenden Gensequenzen, Genprodukten und Umweltfaktoren teilen. Diese anderen Faktoren tragen zu einer Spezifizierung linearer Genprodukte durch die spezifische *Aktivierung*, *Selektion* und sogar *Erschaffung* neuer genetischer Sequenzinformation bei (Stotz, 2006). Weder sind Genprodukte noch die phänotypischen Endprodukte vollständig durch den Genotyp determiniert. Viele Regulationsfaktoren, wie zum Beispiel Transkriptions- oder Splicingfaktoren, sind vielmehr hochgradig kontextempfindlich, was es ihnen erlaubt, Umweltinformation an ein ‚reaktives Genom‘ weiterzuvermitteln (Gilbert, 2003). Das Phänomen, dass der Entwicklungsausgang sogar auf der molekularen Ebene nicht vorbestimmt ist, sondern von Umweltbedingungen abhängt, wurde als „molekulare Epigenese“ interpretiert (Stotz, 2006).

Dieser Beitrag diskutiert eine Reihe von unterschiedlichen Forschungsrichtungen, die in den letzten zwei Jahrzehnten die immense Bedeutung von Entwicklungsplastizität für Evolution, Vererbung und das Entstehen von Gesundheits- und Krankheitszuständen betont haben. Jedes dieser Forschungsfelder hat dafür seine eigenen Begrifflichkeiten entwickelt. Um entlang von Entwicklungsprozessen erzeugte Phänomene und vererbare Veränderungen innerhalb eines erweiterten evolutionären Rahmens zu integrieren, wird hier der Begriff der ‚Entwicklungsnische‘ vorgeschlagen. Die Entwicklungsnische bildet einen Rahmen, der es ermöglicht, solche Veränderungen im Sinne einer stabilen, generationenübergreifenden Übertragung von Entwicklungsmitteln zu interpretieren, wobei deren Zusammenwirken dann die Entwicklungsnische für die nächste Generation rekonstruiert. Die Vererbung sowohl von Phänotypen als auch Entwicklungsnischen ist in der Biologie nicht als deren *Übergabe an*, sondern als deren *Rekonstruktion in* der nächsten Generation zu verstehen.

Der folgende Abschnitt (2.) führt in die Theorie der Entwicklungssysteme ein. Aus Sicht der Philosophie der Biologie stellt sich hier die Frage, wie Entwicklung und Evolution vor dem Hintergrund erweiterter Vererbungsformen ineinander zu integrieren sind. Entsprechend sind die vielfältigen Weisen zu beschreiben, wie Entwicklungsmechanismen den Prozess der Evolution beeinflussen können. Im Anschluss stellt der 3. Abschnitt unterschiedliche Ansätze vor, mit denen man gegenwärtig versucht, individuelle Entwicklung in eine evolutionäre Synthese einzuarbeiten. Für die Integration der diversen Ansätze wird ein begrifflicher Rahmen benötigt, der im nächsten Schritt entwickelt wird: Der 4. Abschnitt führt den Begriff der *Entwicklungsnische* ein. Diese bildet ein Informationszentrum, welches alle essentiellen Entwicklungsmittel jenseits von ‚purer‘ DNA zur Verfügung stellt und von Eltern- und Nachwuchsgenerationen kooperativ hervorgebracht wird. Die *Konstruktion von Entwicklungsnischen* konstituiert dabei einen erweiterten evolutionären Rahmen, in dem unterschiedlichste Phänomene entwicklungsbedingter Plastizität in ihrem Einfluss auf die nächste Generation erfasst werden können. Dieser Rahmen ermöglicht die generationenübergreifende Vermittlung von Entwicklungsfaktoren, die für die Entwicklung von lebenswichtiger Bedeutung sind. Der letzte Abschnitt (5.) untersucht schließlich die weiterreichende Bedeutung, die die Einführung des Begriffs der Entwicklungsnische für die Lebenswissenschaften haben könnte.

15.2 Die Theorie der Entwicklungssysteme und evolutionsrelevante Entwicklungsmechanismen

Seit zwei Jahrzehnten hat sich die Philosophie der Biologie, insbesondere die Theorie der Entwicklungssysteme (Developmental Systems Theory – DST), intensiv mit der Rolle befasst, die der Entwicklung und Entwicklungsumwelt in Evolution und Vererbung zukommt. Eine der wichtigsten begrifflichen Neuerungen auf diesem Gebiet

war die Einführung des ‚Entwicklungssystems‘. Diesem Konzept nach bildet das Organismus-Umwelt-System einerseits die zentrale Einheit der Evolution, andererseits umfasst es die ‚vererbten Entwicklungsmittel‘, die auch die Vererbung von nicht-genetischen Faktoren gestatten (Oyama, 1985/2000; Griffiths & Gray, 1994; Stotz, 2005a; Griffiths & Tabery, 2013). Wie signifikant das Organismus-Umwelt-System ist, tritt jedoch noch deutlicher hervor, wenn die Begriffe von ‚Umwelt‘ oder ‚Matrix der Entwicklungsmittel‘ durch den der ‚Entwicklungsnische‘ ersetzt werden, weil darin alle verlässlich *weitergegebenen* oder *reproduzierten* Faktoren der Entwicklung enthalten sind.

Entwicklungsmechanismen können auf vielfältige Weise den Prozess der Evolution beeinflussen. Sehr vorsichtige Forschungsansätze verstehen Evolution nur als eine Abfolge von Lebenszyklen statt als Veränderung von Gensequenzen. Entwicklungsmechanismen erklären diesem Verständnis nach kausal, wie genetische in phänotypische Veränderungen übersetzt werden. Andere Ansätze sehen die evolutionäre Relevanz von individuellem Verhalten in der Modifizierung der ökologischen oder kulturellen Umwelt, was wiederum den Selektionsdruck dieser Umwelt verändert.

Aber schon Piaget (1978: xi) identifizierte als das wesentliche Problem die Frage, ob die Umwelt durch ihren Einfluss auf Entwicklung und Verhalten auch selbst „a causal factor in the actual formation of morphological characteristics“ sei, da doch neue Variationen das Rohmaterial der Evolution darstellen. Umweltinduzierte oder entwicklungsregulierte Variationen müssten demnach neben der Auslese als ein zweiter kreativer Faktor der Evolution anerkannt werden. An verschiedene Mechanismen wäre hier zu denken: So könnten phänotypisch-plastische Reaktionen mittels epigenetischer Mechanismen verdeckte genetische Mutationen sichtbar machen oder die Auswahl geeigneter genetischer Veränderungen erleichtern. Auch könnten bestimmte Umweltbedingungen durch eine Reihe von Prozessen (wie z. B. reverse Transkription, mobile genetische Elemente, laterale Genübertragung, Symbiosis oder Hybridisierung) möglicherweise bevorzugte genetische Variationen verursachen (manchmal ‚Natürliche Gentechnik‘ benannt). Die radikalste Position formuliert: „the environment not only selects variation, it helps construct variation“ (Gilbert & Epel, 2009: 369). Solch umweltinduzierte Variationen in nicht-genetischen Entwicklungsfaktoren werden in der Nachwuchsgeneration entweder von Geschlechts- auf Geschlechtszelle, von Körperzelle auf Geschlechtszelle oder von Körper- auf Körperzelle übertragen (für eine reichhaltige Sammlung von Beiträgen zu diesem Thema vgl. Pigliucci & Müller, 2010; Gissis & Jablonka, 2011).

15.3 Aktuelle Forschungsansätze

Mit den oben skizzierten Mechanismen befassen sich heute eine ganze Reihe wissenschaftlicher Disziplinen und Forschungsansätze, die im Folgenden kurz vorgestellt werden:

a) Evolutionäre Entwicklungsbiologie (Evo-Devo) ist eine weiterentwickelte Synthese aus Entwicklungs- und Evolutionsbiologie. Sie untersucht die grundlegende Bedeutung von Entwicklungsmechanismen im Rahmen evolutionärer Erklärungsansätze. Ihre Fragestellungen gelten der Entstehung von evolutionären Neuartigkeiten, der Beziehung zwischen Genotyp und Phänotyp sowie der Beschaffenheit von Genregulationsnetzwerken, die durch Entwicklungsprozesse bestimmt werden und die die Produktion von phänotypischen Variationen beeinflussen (vgl. Raff, 1996; Hall, 2000b; Stotz, 2005b). Die radikalere Ausprägung dieses Forschungsansatzes nennt sich Entwicklungsevolution (Developmental Evolution bzw. Devo-Evo; Hall, 2000a; Wagner, 2000; Müller & Newman, 2003) und untersucht, wie morphologische Formen überhaupt entstehen können. Besonders interessant ist die neuere ‚ökologische Entwicklungsbiologie‘ (Eco-Devo und Eco-Evo-Devo) in ihrem Versuch, evolutionäre Entwicklungsbiologie mit Medizin, Ökologie und Epigenetik zu verbinden (Gilbert & Epel, 2009).

b) Modelle von Gen-Kultur-Koevolution gehen von zwei verschiedenen Vererbungskanälen aus, die trotz ihrer Verschiedenheit die biologische und kulturelle Evolution durch Selektionsrückwirkungen miteinander verbinden (Cavalli-Sforza & Feldman, 1981; Boyd & Richerson, 1985).

c) Nischenkonstruktion ist ein weiterer Ansatz, der die Handlungsfähigkeit des individuellen Organismus in den Mittelpunkt der Evolutionstheorie zu stellen versucht. Statt die passive Adaptation einer Population an ihre Umwelt vorauszusetzen, geht man hier davon aus, dass eine Population ihre Umwelt auf aktive Weise konstruiert und modifiziert, wodurch sie auf die Evolutionsdynamik einwirkt: Nischenkonstruktion formt durch ökologische Vererbung den Selektionsdruck auf die nachfolgende Generationen mit entscheidenden Auswirkungen auf deren Fitness (Odling-Smee et al., 2003). Problematisch ist allerdings, dass die selektive Nische oft mit der hier vorgestellten Entwicklungsnische verwechselt wird (vgl. Sterelny, 2003; Wheeler & Clark, 2008). Obwohl verwandt, sind ~~aber~~ beide Phänomene sowohl konzeptuell als auch in ihrem Einfluss auf den Evolutionsprozess voneinander zu unterscheiden. Während die Selektionsnische die Veränderungen aus Lebenszyklen ausliest, ermöglicht die Entwicklungsnische die verlässliche Reproduktion von Lebenszyklen ~~sowie die Erschaffung vererbbarer Veränderungen~~. Mit anderen Worten: Die letzte wirkt konstruktiv auf Entwicklung ein, die erste bewertet ihren Ausgang. Allerdings spielen viele Nischenkonstruktionsprozesse sowohl in der Entwicklung als auch in der Beeinflussung des Selektionsdrucks eine Rolle (Stotz, 2010; Griffiths & Stotz; 2013: Kapitel 5).

d) Unter der Rubrik ‚phänotypische oder entwicklungsmäßige Plastizität‘ untersuchen Biologen, wie flexible Entwicklungsmechanismen die genetische Assimilation oder genetische Akkommodation von phänotypischen Veränderungen ermöglichen

oder erleichtern (Schlichting & Pigliucci, 1998; West-Eberhard, 2003; Pigliucci, 2001). Während diese Mechanismen nicht direkt als nicht-genetische Vererbung interpretiert werden können, spielen sie im Rahmen von individueller Entwicklung und ihrer Umwelt doch eine entscheidende Rolle bei der Entstehung und Selektion von erblichen phänotypischen Variationen.

e) Epigenetische Vererbung ist die wohl am weitesten bekannte und anerkannte Form von nicht-genetischer Vererbung. Dabei gilt es ein engeres und erweitertes Verständnis von Epigenetik zu berücksichtigen. Im engeren Sinne untersucht die Epigenetik die molekulare und zelluläre generationenübergreifende Übertragung von phänotypischer Variation, die nicht durch Unterschiede in der Gensequenz zu erklären ist (Jablonka & Lamb, 1995). Epigenetische Vererbung basiert auf der chemischen Modifikation der DNA oder der Histonproteine, um welche die DNA gewickelt ist. Auch bestimmte nicht-codierende RNA, die diese Modifikationen beeinflussen können, werden darunter behandelt (Mattick, 2004; Morris, 2012). Epigenetik im weiteren Sinne beschäftigt sich mit emergenten Eigenschaften des Entwicklungssystems und geht auf Conrad Hal Waddington zurück (Waddington, 1957; vgl. auch Jablonka & Lamb, 2005; Hallgrimsson & Hall, 2011). Jablonka und Lamb (2005) haben eine nützliche Klassifikation von erweiterten Vererbungsmechanismen vorgelegt. Sie unterscheiden zwischen genetischen, epigenetischen, verhaltensbedingten (inklusive kulturellen und ökologischen) sowie symbolischen ‚Dimensionen‘ der Vererbung.

f) Als elterliche Effekte (parental effects) werden phänomenologisch beobachtbare Beziehungen zwischen den Phänotypen von Eltern und ihrem Nachwuchs bezeichnet, die nicht durch genetische Ausstattung oder elternunabhängige Umweltbedingungen bedingt sind. Biologen verschiedenster Unterdisziplinen untersuchen heute eine Reihe von Mechanismen, die mütterliche und väterliche Effekte erklären (Mousseau & Fox, 1998; Maestriperi & Mateo, 2009; Badyaev & Uller, 2009). Sie können z. B. durch die Übertragung mütterlicher Genprodukte durch die Eizelle, durch die Ernährung über den Mutterkuchen oder das Ei, durch elterliche Verhaltenseinflüsse auf den Nachwuchs (z. B. Fürsorge) oder durch die von den Eltern modifizierte Umwelt entstehen.

g) Zunehmend häufen sich Befunde, die auf die Rolle von Entwicklungsplastizität, Epigenetik und elterlichen Effekten in der ‚entwicklungsbedingten Verursachung von Gesundheit und Krankheit‘ hinweisen (‚developmental origin of health and disease‘, Gluckman & Hanson, 2005a; 2005b). Der Fetus reagiert auf umweltbedingte, durch die Plazenta vermittelte Signale mit Stoffwechsel- und Gefäßveränderungen sowie mit endokrinen Modifikationen. Diese bereiten die Entwicklungsbahn auf erwartete Umweltbedingungen vor. Man nimmt an, dass die beobachtete Flexibilität der Entwicklungsbahn durch die veränderte Expression von zentralen Regulationsgenen während der frühen Entwicklung ermöglicht wird. Dieses neue Forschungsfeld wird

auch als ‚Umweltepigenetik‘ oder ‚Umweltepigenomik‘ bezeichnet, da epigenetische Mechanismen in ihrer Reaktion auf Ernährung, Stress oder Giftstoffe die Genexpression langfristig regulieren (Bollati & Baccarelli, 2010; Dolinoy & Jirtle, 2008).

15.4 Die Entwicklungsnische als Integrationsrahmen

Der Begriff der Entwicklungsnische und ihrer Konstruktion thematisiert die für die Vererbung grundlegende Frage, wie Eltern die physiologischen und psychologischen Eigenschaften ihres Nachwuchses verlässlich beeinflussen können. Dadurch erweitert er die These der molekularen Epigenese, die auf der Unterdeterminiertheit des Phänotyps durch das genetische Vererbungssystem beruht (Stotz, 2006; Griffiths & Stotz, 2013). Aber entgegen den Annahmen der Modernen Synthese sind Organismen keineswegs nur auf den Zufall angewiesen, um die Ressourcen zu finden, die für die korrekte Expression des Genoms und ihre weitere Entwicklung notwendig sind. Die Entwicklungsnische hält den Organismen bereits alle zellulären, ökologischen, soziokulturellen und kognitiv-epistemischen Elemente bereit. Insgesamt bilden diese die stabilen Entwicklungsmittel, mit deren Hilfe der Phänotyp rekonstruiert wird. Bereits in den 1980er Jahren haben die Entwicklungspsychobiologen Meredith West und Andrew King die ontogenetische Nische eingeführt, um der Idee der ‚exogenetischen‘ Vererbung einen formalen Namen zu geben. Allerdings hat dieser Begriff außerhalb dieses Kontexts zunächst keinen Anklang gefunden. Wie dieser Beitrag jedoch zu zeigen versucht, ist dessen Einführung in die Wissenschaftsphilosophie und andere Felder der Lebenswissenschaften gewinnbringend, weil er die gegenwärtig vorliegenden diversen Ansätze zur Integration von Entwicklung, Vererbung und Evolution vereinheitlichen kann. Denn solange die verschiedenen Ansätze ihre Forschungsanstrengungen nicht verbinden, wird ihr Einfluss auf die Hauptrichtungen in den Lebens-, Kognitions-, Medizin- und Sozialwissenschaften notwendig beschränkt bleiben.

Das ist nicht nur von erkenntnistheoretischer Bedeutung. Dass nicht-genetische Entwicklungsfaktoren dauerhaft und generationsübergreifend fortbestehen, ist zum Beispiel in der zukünftigen Ausrichtung der medizinischen Gesundheitsforschung zu berücksichtigen. Hier hat sich über die letzten Jahre die Annahme verhärtet, dass eine Verbindung zwischen mütterlichen Umwelt- und Lebensbedingungen und dem kindlichen Risiko besteht, nichtübertragbare Krankheiten wie Diabetes oder Depression zu entwickeln (Gluckman & Hanson, 2005a). Der hier entwickelte Rahmen würde es getrennten Forschungsansätzen mit unterschiedlichen Zielrichtungen, Techniken und Erklärungsstrategien erlauben, in ihren Ansätzen von einer gemeinsamen Hypothese auszugehen. Sie bestünde darin, dass die erforschten Mechanismen trotz ihrer Diversität im Wesentlichen einer Funktion dienen – der Weitergabe von erbrelevanten Informationen, die es Eltern erlaubt, die Entwicklung ihrer Nachkommen so stark und zuverlässig wie möglich zu beeinflussen. Mit einer solchen Integration wäre auch

ein notwendiger erster Schritt getan, um die Gemeinsamkeiten und Unterschiede von Entwicklungsmechanismen mit evolutionärer Relevanz zu analysieren.

Mit Bezug auf die Theorie der Vererbungssysteme kann das Konzept der Konstruktion von Entwicklungsnischen einige Probleme der Evolutionstheorie klären:

- a) Die Entstehung von neuen Eigenschaften (evolutionary novelties): Die Entwicklungsnische fungiert als Quelle neuer nicht-genetischer Variationen.
- b) Die Ausbreitung neuer Eigenschaften: unter anderem durch die Konstruktion von selektiven Nischen mit verändertem Selektionsdruck.
- c) Die Veränderung von Eigenschaften: durch umweltinduzierte, elterliche Effekte auf die Entwicklung dieser Eigenschaften.
- d) Die verlässliche Reproduktion von Eigenschaften: Die Entwicklungsnische stellt der Nachkommenschaft nicht-genetische Entwicklungsfaktoren verlässlich zur Verfügung (Stotz, 2010; Pigliucci & Kaplan, 2006: 128).

Dabei erhellt die Entwicklungsnische nicht nur die „ultimate dependence“ der Generationen untereinander, sondern auch deren „proximate dependence“, indem sie Mechanismen herausstellt, welche die „orderly transitions in species-typical development for both adult and young“ fördern (West et al., 1988: 47). Jeff Alberts' (2008) Erforschung von Entwicklungsprozessen bei Ratten ist dafür ein anschauliches Beispiel. Rattenjunge durchlaufen vier aufeinander folgende Entwicklungsnischen: den Uterus, danach die unmittelbare Nähe zum Körper der Mutter und mütterliche Sorge im Nestlingsstadium nach der Geburt, dann das Stadium der Geschwistergruppe im Wurfneest und schließlich, als heranwachsende Geschwister, die Sozialisation in der erweiterten Kohorte mit Peers und adulten Ratten. Jede dieser Entwicklungsnischen versorgt den sich entwickelnden Nachwuchs mit Nahrung, Wärme, Schutz und Pflege sowie mit der sozialen Stimulanz, die erforderlich ist, um lebensnotwendige Erfahrungen zu sammeln. Hier wird reguliert, zu welchem Zeitpunkt und auf welche Art der Nachwuchs welchen spezifischen Erfahrungen ausgesetzt ist. Die früheste Entwicklung wird hauptsächlich von olfaktorischen und taktilen Reizen dirigiert, die von den jeweiligen Nischen geliefert werden. Olfaktorische Reize locken die Jungen an die mütterlichen Zitzen. Deren Geruch lernen sie im Uterus kennen, und die Ausbreitung der amniotischen Flüssigkeit auf die Zitzen während der Geburt überbrückt die ersten beiden Nischen. An der Zitze lernt das Junge den Geruch seiner Geschwister kennen, was wiederum wichtige Voraussetzung für die nächste Entwicklungsnische bildet, in der hauptsächlich die Geschwister als Wärmequelle dienen. Zudem wirkt die taktile Stimulanz der urogenitalen Region durch die Mutter auch wesentlich auf die neurale Entwicklung der Jungen ein. Umgekehrt ist der Urin der Jungen für die Mutter überlebensnotwendig, weil er sie mit Flüssigkeit versorgt (Alberts, 2008). Außerdem wird die mütterliche Fürsorge auf quantitative und qualitative Weise durch die Erfahrungen bestimmt, die die Mutter vor und während dieser Zeit macht. Eine gestresste Mutter kann ihrem Wurf weniger fürsorgliche Stimulanz zuwenden, was sich bei ihrem Nachwuchs auf die langfristige Expression vieler für die Hirnentwicklung wichtiger

Gene auswirkt (Meaney, 2001; 2004). In anderen Arten führen elterliche Erfahrungen zu anderen elterlichen ‚Effekten‘, sie können zum Beispiel beeinflussen, wie viel Nahrung die Mutter dem Ei beigibt, wo und in welcher Reihenfolge die Eier abgelegt werden oder welche Genprodukte dem Ei beigegeben werden. Der Nachwuchs ist elterlichen Effekten also während ganz unterschiedlicher Entwicklungsstufen ausgesetzt (Badyaev & Uller, 2009). Kurz gesagt, die Entwicklungsnische bildet einen hoch differenzierten Schauplatz für die effektive Weitergabe von elterlichen Erfahrungen an den Nachwuchs.

Vor diesem Hintergrund ist die Entwicklungsnische als eine evolutionäre Schlüsselstelle zu begreifen, an der alle für die Reproduktion des Lebenszyklus wichtigen nichtgenetischen Entwicklungsressourcen zugleich verlässlich und flexibel übermittle werden. Sie gestattet es einem stabilen Entwicklungssystem, so ökologisch offen wie möglich zu sein. Mit diesen Eigenschaften bildet die Entwicklungsnische aber auch einen exzellenten erkenntnistheoretischen Integrationsrahmen für die verschiedenen Disziplinen, die heute untersuchen, wie individuelle Entwicklung erbrelevante Information produziert.

15.5 Heuristische Konsequenzen der Entwicklungsnische

Das Konzept der Entwicklungsnische hat Konsequenzen für eine Reihe von Fragen, die in der aktuellen Forschung drängen und bislang nicht zufrieden stellend beantwortet sind.

a) Eine der vernachlässigten Fragen der Modernen Synthese ist, wie neue Formen entstehen. Die Lösung wurde aus der vollständigen Erforschung der Beziehung zwischen Genotyp und Phänotyp erwartet (Pigliucci & Müller, 2010). Jedoch enthält der Genotyp mitnichten alle Informationen für den Phänotyp. Erst die Konstruktion der Entwicklungsnische hält die ebenso notwendigen nicht-genetischen Entwicklungsmittel bereit. Das Entwicklungssystem besteht nur insofern aus dem Organismus mit seinen genetischen Anlagen, als auch dieser beständig in seine jeweilige Entwicklungsnische integriert ist. Die Modifikation der Nische kann im gleichen Maße zu erblichen Veränderungen führen wie eine genetische Mutation.

b) Im Gegensatz zur Theorie der Nischenkonstruktion berücksichtigt die Theorie von der Konstruktion der Entwicklungsnische zwei Aspekte: Die Entwicklungsnische beeinflusst nicht die Selektion von Individuen, sondern induziert neue Variationen, die dann von der Selektionsnische ausgelesen werden. Mitunter jedoch überschneiden sich die Selektions- und Entwicklungsnische. Beispielsweise versorgt das Nest die sich entwickelnden Rattenwelpen mit Wärme und Schutz, es bietet aber gleichzeitig auch eine Umwelt für neue Parasiten, die weniger robuste Welpen bedrohen. Eine solche Überschneidung steht im Widerspruch zur gängigen Evolutionstheorie. Die

Konstruktion der Entwicklungsnische beeinflusst aktiv die angeborenen Eigenschaften des Organismus und erlaubt es dem Entwicklungssystem, einen größeren konstruktiven Einfluss auf das Evolutionsgeschehen zu nehmen.

c) Bislang zögert die Psychologie, die neuen Erkenntnisse von mütterlichen Effekten auf den Menschen anzuwenden, um sich nicht dem Vorwurf auszusetzen, die Verantwortung für das gesamte Wohlergehen des Kindes der Mutter aufzubürden. Dieser latente Vorwurf hat die Forschung in diesem Bereich stark beeinträchtigt. Die Einsicht in die Mechanismen, durch die die Entwicklungsnische konstruiert wird, situiert diese jedoch auf allen Ebenen, von der Zelle bis zur Kultur. Maßgeblich hängen das Entstehen sowie der Fortbestand der Entwicklungsnische von der Interaktion zwischen Eltern- und Nachwuchsgeneration ab (siehe v. a. West & King, 1987, und Alberts, 2008). Diese Einsicht sollte es erleichtern, auch in diesem Bereich die Forschung voranzutreiben. Michael Meaney und seine Mitarbeiter erforschen seit mehr als einem Jahrzehnt den Zusammenhang zwischen mütterlicher Fürsorge während der ersten Lebenswoche bei Ratten. Darin inbegriffen sind epigenetische Einflüsse auf die Genexpression im Gehirn ebenso wie die Weitergabe von Reaktionsfähigkeit bezüglich Stress (Meaney, 2004). Sie haben auch begonnen, diese Ergebnisse auf die generationenübergreifende Entwicklung von Depression in Menschen anzuwenden (Szyf et al., 2008). Längst weisen Forschungsarbeiten wie Peter Gluckmans *The Fetal Matrix* auf die Notwendigkeit hin, das Wissen um mütterliche Effekte in die Forschung zu Fettleibigkeit und Diabetes einzubeziehen, wenn diese Krankheiten langfristig bekämpft werden sollen (Gluckman & Hanson, 2005a; 2005b).

d) Besser als jedes andere Konzept könnte die Entwicklungsnische auch mit Bezug auf den Anlage-Umwelt- bzw. Natur-Kultur-Diskurs zu einer produktiven Wendung führen, weil sie die zugrundeliegenden Begriffe als *Entwicklungsprodukt* und *Entwicklungsprozess* neu konzeptualisiert. Dieser Vorschlag Susan Oyamas ließe sich unschwer in das Konzept der Entwicklungsnische integrieren (vgl. Oyama, 2002; Stotz, 2008; Stotz, 2010; Stotz & Allen, 2012). Wenn Evelyn Fox Kellers jüngstes Buch hier als Hinweis gelten kann (Keller, 2010; Stotz, 2012), ist dies jedoch bislang nicht auf fruchtbaren Boden gefallen. Vielleicht hat die Wissenschaft erst jetzt genügend Belege für die Existenz von nicht-genetischen Vererbungsformen zusammengetragen, wie sie durch Umwelt und Entwicklung induziert werden. Zumindest sollten diese Belege die Forschung ermutigen, verstärkt die evolvierte Rolle von nicht-genetischen Erbfaktoren in der Evolution vieler Eigenschaften zu berücksichtigen.

e) Die Entwicklungsnische umschließt sowohl den Bereich des Verhaltens als auch die soziokulturellen und epistemisch-kognitiven Bereiche. Damit bildet sie ein integratives Konzept nicht-genetischer Vererbung, in dem die genetischen, physiologischen, psychologischen und soziokulturellen Faktoren miteinander verbunden werden können. Dies erweitert bereits vorliegende Integrationsansätze, die sich in ersten

Veröffentlichungen wie *The encultured brain* im Bereich der Neuroanthropologie abzuzeichnen beginnen (Downey & Lende, 2012). Und abschließend bildet die kognitive Nischenkonstruktion einen wichtigen Bestandteil in der Entwicklung und Evolution vieler Lebewesen, der aber besonders relevant für unser Verständnis von den kognitiven Fähigkeiten des Menschen wird (Griffiths & Stotz, 2000; Sterelny, 2003; 2012; Wheeler & Clark, 2008; Stotz, 2010).

Literatur

- Alberts, J.R. (2008). The nature of nurturant niches in ontogeny. *Philosophical Psychology* 21(3): 295–303.
- Badyaev, A.V. & Uller, T. (2009). Parental effects in ecology and evolution. Mechanisms, processes, and implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364(1520): 1169–1177.
- Bollati, V. & Baccarelli, A. (2010). Environmental epigenetics. *Heredity* 105(1): 105–112.
- Boyd, R. & Richerson, P.J. (1985). *Culture and the evolutionary process* (Chicago, IL: University of Chicago Press).
- Cavalli-Sforza, L.L. & Feldman, M.W. (1981). *Cultural transmission and evolution. A quantitative approach* (Princeton, NJ: Princeton University Press).
- Crick, F.H.C. (1958). On protein synthesis. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 12: 138–163.
- Crick, F.H.C. (1970). Central dogma of molecular biology. *Nature* 227(5258): 561–563.
- Dolinoy, D.C. & Jirtle, R.L. (2008). Environmental epigenomics in human health and disease. *Environmental and Molecular Mutagenesis* 49(1): 4–8.
- Downey, G. & Lende, D.H. (2012). Neuroanthropology and the encultured brain. In: *The encultured brain. An introduction to neuroanthropology*, D.H. Lende & G. Downey, Hg. (Cambridge, MA: The MIT Press), S. 23–66.
- Gilbert, S.F. (2003). The reactive genome. In: *Origination of organismal form. Beyond the gene in developmental and evolutionary biology*, G.B. Müller & S.A. Newman, Hg. (Cambridge, MA: The MIT Press), S. 87–101.
- Gilbert, S.F. & Epel, D. (2009). *Ecological developmental biology. Integrating epigenetics, medicine, and evolution* (Sunderland, MA: Sinauer Associates).
- Gissis, S.B. & Jablonka E., Hg. (2011). *Transformations of Lamarckism. From subtle fluids to molecular biology*, The Vienna Series in Theoretical Biology (Cambridge, MA: The MIT Press).
- Gluckman, P.D. & Hanson, M.A. (2005a). *The fetal matrix. Evolution, development and disease* (Cambridge, UK: Cambridge University Press).
- Gluckman, P.D. & Hanson, M.A., Hg. (2005b). *Developmental origin of health and disease* (Cambridge, UK: Cambridge University Press).
- Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (1994). Developmental systems and evolutionary explanation. *Journal of Philosophy* 91(6): 277–304.
- Griffiths, P.E. & Tabery, J.G. (2013). Developmental systems theory. What does it explain, and how does it explain it? *Advances in Child Development and Behavior* 45: 65–94.
- Griffiths, P.E. & Stotz, K. (2000). How the mind grows. A developmental perspective on the biology of cognition. *Synthese* 122(1–2): 29–51.
- Griffiths, P.E. & Stotz, K. (2013). *Genetics and philosophy. An introduction*, Cambridge Introductions to Philosophy and Biology, M. Ruse, Hg. (Cambridge, MA: Cambridge University Press).
- Hall, B.K. (2000a). Evo-devo or devo-evo – does it matter? *Evolution & Development* 2(4): 177–178.

- Hall, B.K. (2000b). *Evolutionary Developmental Biology*, 2nd ed. (New York, NY: Chapman and Hall).
- Hallgrímsson, B. & Hall, B.K. (2011). Introduction. In: *Epigenetics. Linking genotype and phenotype in development and evolution*, B. Hallgrímsson & B.K. Hall, Hg. (Berkeley, CA: University of California Press), S. 1–5.
- Jablonka, E. & Lamb, M.J. (1995). *Epigenetic inheritance and evolution. The Lamarckian dimension* (Oxford, UK: Oxford University Press).
- Jablonka, E. & Lamb, M.J. (2005). *Evolution in four dimensions. Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life* (Cambridge, MA: The MIT Press).
- Laland, K.N., Sterelny, K., Odling-Smee, J., Hoppitt, W. & Uller, T. (2011). Cause and effect in biology revisited. Is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful? *Science* 334(6062): 1512–1516.
- Keller, F.E (2010). *The mirage of space between nature and nurture* (Durham, NC: Duke University Press).
- Maestriperi, D. & Mateo, J.M., Hg. (2009). *Maternal effects in mammals* (Chicago, IL: The University of Chicago Press).
- Mattick, J.S (2004). RNA regulation: a new genetics? *Nature Reviews Genetics* 5(4): 316–323.
- Mayr, E. & Provine, W.B. (1980). *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology* (Cambridge, MA: Harvard University Press).
- Meaney, M.J. (2001). Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations. *Annual Review of Neuroscience* 24: 1161–1192.
- Meaney, M.J. (2004). The nature of nurture. Maternal effect and chromatin modelling. In: *Essays in social neuroscience*, J.T. Cacioppo & G.G. Berntson, Hg. (Cambridge, MA: The MIT Press), S. 1–14.
- Morris, K.V., Hg. (2012). *Non-coding RNAs and epigenetic regulation of gene expression: Drivers of natural selection* (Norfolk: Caister Academic Press)
- Mousseau, T.A. & Fox, C.W., Hg. (1998). *Maternal effects as adaptations* (Oxford, UK: Oxford University Press).
- Müller, G.B. & Newman, S.A. (2003). *Origination of organismal form, The Vienna Series in Theoretical Biology* (Cambridge, MA: The MIT Press).
- Odling-Smee, F.J., Laland, K.N. & Feldman, M.W. (2003). *Niche construction. The neglected process in evolution* (Princeton, NJ: Princeton University Press).
- Oyama, S. (1985/2000). *The ontogeny of information. Developmental systems and evolution*, 2nd (revised and expanded) ed. (Durham, NC: Duke University Press).
- Oyama, S. (2002). The nurturing of natures. In: *On human nature. Anthropological, biological and philosophical foundations*, A. Grunwald, M. Gutmann & E.M. Neumann-Held, Hg. (Berlin: Springer), S. 163–170.
- Piaget, J. (1978). *Behavior and evolution*. D. Nicholson-Smith, Übers. (New York, NY: Pantheon Books).
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic plasticity. Beyond nature and nurture, Syntheses in Ecology and Evolution* (Baltimore, MD: The Johns Hopkins University Press).
- Pigliucci, M. & Kaplan, J.M. (2006). *Making sense of evolution: The conceptual foundations of evolutionary theory* (Chicago: University of Chicago Press).
- Pigliucci, M. & Müller, G.B. (2010). *Evolution – The extended synthesis* (Cambridge, MA: The MIT Press).
- Raff, R. (1996). *The shape of life. Genes, development and the evolution of animal form* (Chicago, IL: University of Chicago Press).
- Schlichting, C.D. & Pigliucci, M. (1998). *Phenotypic evolution: A reaction norm perspective* (Sunderland, MA: Sinauer).
- Sterelny, K. (2003). *Thought in a hostile world. The evolution of human cognition* (Oxford, UK: Blackwell).

- Sterelny, K. (2012). The evolved apprentice: How evolution made humans unique. The Jean Nicord Lectures, F. Recanati, Hg. (Cambridge, MA: MIT Press).
- Stotz, K. (2005a). Organismen als Entwicklungssysteme. In: Die Philosophie der Biologie. Eine Einführung, U. Krohs & G. Toepfer, Hg. (Frankfurt a. M.: Suhrkamp), S. 125–143.
- Stotz, K. (2005b) Geschichte und Positionen der evolutionären Entwicklungsbiologie. In: Die Philosophie der Biologie. Eine Einführung, U. Krohs & G. Toepfer, Hg. (Frankfurt a. M.: Suhrkamp), S. 338–358.
- Stotz, K. (2006). Molecular epigenesis. Distributed specificity as a break in the Central Dogma. *History and Philosophy of the Life Sciences* 28(4): 527–544.
- Stotz, K. (2010). Human nature and cognitive-developmental niche construction. *Phenomenology and the Cognitive Sciences* 9(4): 483–501.
- Stotz, K. (2012). Murder on the development express. Who killed nature/nurture? *Biology & Philosophy* 27(9): 919–929.
- Stotz, K. & Allen, C. (2012). From cell-surface receptors to higher learning. A whole world of experience. In: *Philosophy of behavioural biology*, Boston Studies in the Philosophy of Science, K. Plaisance & T. Reydon, Hg. (Boston, MA: Springer).
- Szyf, M., McGowan, P.O. & Meaney, M.J. (2008). The social environment and the epigenome. *Environmental and Molecular Mutagenesis* 49(1): 46–60.
- Waddington, C.H. (1957). *The strategy of the genes: A discussion of some aspects of theoretical biology* (London, UK: George Allen & Unwin).
- Wagner, G.P. (2000). What is the promise of developmental evolution? Part I: Why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovation? *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 288(2): 95–98.
- West, M.J. & King, A.P. (1987). Settling nature and nurture into an ontogenetic niche. *Developmental Psychobiology* 20(5): 549–562.
- West, M.J., King, A.P. & Arberg, A.A. (1988). The inheritance of niches. In: *Handbook of Behavioral Neurobiology*, E.M. Blass, Hg. (New York, NY: Plenum Press), S. 41–62.
- West-Eberhard, M.J. (2003). *Developmental plasticity and evolution* (Oxford, UK: Oxford University Press).
- Wheeler, M. & Clark, A. (2008). Culture, embodiment and genes. *Unravelling the triple helix. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 363(1509): 3563–3575.