

Universität Bielefeld
Fakultät für Geschichtswissenschaft, Philosophie und Theologie
Abteilung Philosophie

Dissertation

***Modularität und Plastizität in
biologischen Systemen –
Eine mechanistische Perspektive***

von Stephan Kopsieker

Betreut durch Prof. Dr. Martin Carrier (Universität Bielefeld) und
Prof. Dr. Maria Kronfeldner (CEU Budapest)

Vorgelegt im Juni 2016

Verteidigt im September 2016

Gedruckt auf alterungsbeständigem Papier DIN ISO 9706

Für Miriam

Danksagung

Was bedeutet es, wenn Biologen einen Organismus als modular oder plastisch beschreiben? Inwiefern kann die Modularität eines Organismus seine Plastizität erklären? Die vorliegende Arbeit ist das Ergebnis meiner Bemühungen eine philosophisch plausible und nachvollziehbare Deutung des Verhältnisses der biologischen Begriffe „Modularität“ und „Plastizität“ zu geben. Zahlreiche Menschen haben zum Gelingen dieses Projektes beigetragen und mich auf unterschiedlichste Art und Weise unterstützt. Hiermit möchte ich all diesen Menschen meinen Dank aussprechen:

An erster Stelle möchte ich meinen beiden Betreuern danken. Diese Arbeit hat sowohl einen Doktorvater als auch eine Doktormutter. Prof. Dr. Martin Carrier hat durch seine großzügige Förderung und Unterstützung diese Arbeit überhaupt erst möglich gemacht. Sein kritischer Scharfsinn hat mich dazu angetrieben, meine Gedanken klarer zu formulieren und besser zu begründen. Prof. Dr. Maria Kronfeldner hat ebenfalls viel zu meiner akademischen Erziehung beigetragen und meine Leidenschaft für die Philosophie der Biologie habe ich von ihr. Vielen Dank für die zahlreichen Diskussionen und die ermutigenden Worte, wenn es mal schleppend voran ging.

Ein anderer großer Stützpfiler für dieses Projekt war die Biosophy Diskussionsgruppe an der Universität Bielefeld. Ich bedanke mich bei allen Teilnehmern unserer Gruppe, für den interdisziplinären Austausch zur Philosophie und Geschichte der Biologie, für die vielen anregenden Diskussionen, für die Filmabende und für eine einfach tolle Zeit. Insbesondere geht mein Dank an Dan Brooks, Rebecca Mertens, Dana Mahr, Yuri Pascacio Montijo, Jessica Laimann und Johannes Westkamp, die viel zum akademischen und sozialen Leben unserer Gruppe beigetragen haben.

Mein Dank gilt auch allen lieben Kolleginnen und Kollegen in der Abteilung Philosophie an der Universität Bielefeld. Es war immer eine große Freude mit euch zu arbeiten. Besonderen Dank möchte ich Prof. Dr. Véronique Zanetti aussprechen, die immer ein offenes Ohr für mich hatte, wenn es um Fragen zum Thema Lehre ging.

Bedanken möchte ich mich auch beim Konrad Lorenz Institut für Evolutions- und Kognitionsforschung, wo ich mich im Rahmen eines Visiting Fellowships im Oktober 2013 die Gelegenheit hatte meine Arbeit zu präsentieren. Mein Dank geht insbesondere an Isabella Sarto-Jackson für viele konstruktive Hinweise und Literaturtipps und für die Hilfe bei der Organisation meines Aufenthaltes. Ich hatte zudem die große Freude noch mit Werner Callebaut arbeiten zu dürfen, der Inspiration für zentrale Ideen meiner Arbeit war und sich viel Zeit nahm, um diese mit mir zu diskutieren. Vielen Dank Werner.

Besonderer Dank geht an Silvia Caianiello, die ihr Wissen über die Geschichte des Begriffs der Modularität mit mir geteilt hat und mich mit vielen hilfreichen Literaturhinweisen versorgt hat.

Ich bedanke mich ganz herzlich bei Karima Lanius und Henning Brinckmann, die sich viel Zeit für Korrekturen und kritische Anmerkungen genommen haben. Vielen Dank auch an Andreas Joecks, der durch kritische Nachfragen und unsere Diskussionen mir geholfen hat, meine Gedanken und Ideen zu ordnen. Alle im Text verbliebenen Fehler oder Unklarheiten muss ich mir selbst anrechnen.

Meiner Familie, insbesondere meinen Eltern Heike und Gerd, sowie meiner Schwester Melanie, möchte ich für die moralische Unterstützung danken. Danke, dass ihr immer an mich glaubt und für mich da seid.

Bei meinen Freunden möchte ich mich für ihre Nachsicht und Geduld bedanken, wenn ich mal wieder wenig Zeit für sie hatte.

Schließlich möchte ich mich bei Miriam Weck bedanken, die mich während der Abschlussphase ertragen musste. Danke für einfach Alles!

Inhaltsverzeichnis

1 Einführung: Modularität und Plastizität als Eigenschaften von komplexen, biologischen Systemen.....	1
1.1 Modularität und Plastizität: Eine historische Annäherung	4
1.1.1 Module auf dem Weg in die Lebenswissenschaften	4
1.1.1.1 Modularität in den angewandten Wissenschaften: Computer- und Ingenieurwissenschaften.....	5
1.1.1.2 Psychologie und Kognitionswissenschaften.....	8
1.1.1.3 Module in der Biologie.....	11
1.1.2 Plastizität: Komplexität in der Interaktion von Organismus und Umwelt	13
1.1.2.1 Entwicklungspsychologie und Kognitionswissenschaften.....	14
1.1.2.2 Plastizität in der Biologie: Von der Reaktionsnorm zum Komplexitätsbezwinger	18
1.1.2.3 Plastizität als Schlüsselbegriff in der evolutionären Entwicklungsbiologie	20
1.1.3 Die Berührungspunkte in der Geschichte von Modularität und Plastizität	23
1.2 Das Verhältnis: Konflikt, Gegensatz oder Bedingung?.....	25
1.2.1 Das Problem: Die Debatte um die massive Modularität des Geistes	27
1.2.1.1 Evolutionäre Psychologie und massive Modularität	27
1.2.1.2 Plastizität als Problem für die Annahme der massiven Modularität?.....	29
1.2.2 Der Verweis auf die Biologie	31
1.2.3 Unklarheiten in der Beziehung der biologischen Begriffe	33
1.3 Der philosophische Kontext: Mechanismen und wissenschaftliche Begriffe	37
1.3.1 Die mechanistische Perspektive	38
1.3.2 Die Grenzen der mechanistischen Perspektive.....	42
1.4 Zusammenfassung und Ausblick.....	44
2 Modularität in biologischen Systemen	48
2.1 Was ist Modularität in der Biologie?.....	52
2.1.1 Evolution und Entwicklung: Zwei theoretische Perspektiven auf Modularität	53
2.1.1.1 Der Begriff des Entwicklungsmoduls	54
2.1.1.2 Modularität als Bedingung für adaptive Evolution	56
2.1.1.3 Modularität als evolviertes Merkmal.....	61
2.1.1.4 Modularität in Evo-Devo: Versuche der Integration.....	63
2.1.2 Die Pluralität von Modularitätsbegriffen in der Biologie.....	66
2.1.3 Module als Teile	71
2.2 Modularität aus mechanistischer Perspektive.....	74
2.2.1 Die Rolle von Modularität in mechanistischen Erklärungen.....	76
2.2.2 Interpretation der Kriterien für Module aus der mechanistischen Perspektive	79
2.2.3 Die Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität	84
2.2.3.1 Zwei Arten der Dekomposition	85
2.2.3.2 Komplexe Lokalisation: Das Verhältnis von Funktionen und Strukturen	88
2.2.3.3 Bemerkungen zur Unterscheidung von funktionaler und struktureller Modularität.....	91
2.3 Zusammenfassung: Module als Teile in einer mechanistischen Erklärung	93

3	Plastizität in biologischen Systemen	95
3.1	Die verschiedenen Arten von Plastizität in der Biologie:	
	Eine Bestandsaufnahme	99
3.1.1	Definitionsversuche in Wörterbüchern und aus theoretischen Arbeiten.....	100
3.1.2	Verschiedene Arten von plastischen Systemen.....	104
3.1.3	Die verschiedenen Dimensionen von Plastizität:	
	Morphologie, Physiologie, Verhalten	109
3.2	Plastizität aus mechanistischer Perspektive	113
3.2.1	Die Unterscheidung zwischen Plastizität und Sensitivität	114
3.2.2	Arten von Plastizität	120
3.2.3	Epistemische Aspekte	126
3.3	Zusammenfassung: Plastizität als Herausforderung für die mechanistische Strategie	131
4	Modularität und Plastizität im Immunsystem	133
4.1	Das Immunsystem als Anwendungsfall für die biologischen Begriffe Modularität und Plastizität	136
4.1.1	Aufbau und Funktionsweise des Immunsystems	137
4.1.2	Eingrenzung der Analyse und Rechtfertigung des Vorgehens.....	146
4.1.2.1	Die Verwendung von Lehrbüchern	147
4.1.2.2	Der kompositionelle Stil in der Immunologie.....	149
4.1.2.3	Rechtfertigung der Rekonstruktion der humoralen Immunantwort als Mechanismus	151
4.2	Die humorale Immunantwort	154
4.2.1	Die Theorie der klonalen Selektion.....	154
4.2.2	Rekonstruktion der mechanistischen Erklärung.....	156
4.3	Analyse der mechanistischen Beschreibung	163
4.3.1	Die Plastizität der humoralen Immunantwort	163
4.3.2	Modularität im Immunsystem	165
4.4	Zusammenfassung: Variation und Selektion als Grundlagen für Plastizität.....	169
5	Die Modularität und Plastizität des Gehirns	173
5.1	Die massive Modularität des Geistes Redux.....	175
5.1.1	Die Massive Modularität des Geistes in der Evolutionären Psychologie	176
5.1.1.1	Das Programm der Evolutionären Psychologie	176
5.1.1.2	Der Fodor'sche Begriff von Modularität	180
5.1.1.3	Der Begriff der massiven Modularität	183
5.1.1.4	Argumente für massive Modularität	186
5.1.2	Massive Modularität als These über die funktionale Organisation des Gehirns.....	190
5.1.2.1	Der kompositionelle Stil in Kognitionswissenschaften und Psychologie	191
5.1.2.2	Die These der massiv modularen Organisation als Entwurf einer mechanistischen Erklärung	194
5.2	Plastizität als Einwand	197
5.2.1	Plastizität der Entwicklung.....	198
5.2.1.1	Plastizität als primäre Adaptation	199
5.2.1.2	Plastizität betont die Rolle von Umweltfaktoren bei der Entwicklung einer kognitiven Organisation	202

5.2.2 Plastizität des Verhaltens.....	205
5.2.2.1 Kontextabhängigkeit, Lernen und Kreativität als Problem für die These der massiven Modularität.....	206
5.2.2.2 Alternative kognitive Architekturen.....	210
5.2.3 Plastizität des Gehirns: Das Problem der Lokalisation	212
5.2.3.1 Das Gehirn als ein System, das ständigem Wandel unterworfen ist	213
5.2.3.2 Probleme einer rein funktionalen Dekomposition.....	216
5.2.4 Zwischenergebnis: Plastizität als Hinweis auf Holismus.....	220
5.3 Mechanismen für Plastizität im Fall des Gehirns.....	222
5.3.1 Auf der Suche nach Mechanismen im Gehirn.....	222
5.3.2 Rekombination und Selektion im Gehirn	227
5.4 Zusammenfassung: Der Gegensatz zwischen Modularität und Holismus	233
 6 Modularität und Plastizität: Bedingung und Herausforderung für die mechanistische Perspektive	235
6.1 Ergebnisse der begrifflichen Analysen.....	236
6.1.1 Modularität als Heuristik	237
6.1.2 Plastizität als epistemische Herausforderung	241
6.2 Vergleich der zwei Anwendungsfälle.....	244
6.3 Epistemische Konsequenzen des Holismus.....	248
6.4 Fazit und Ausblick.....	251
 Literaturverzeichnis	255

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Module der Selektion (eigene Darstellung nach Wagner und Altenberg 1996, S. 971)	59
Abbildung 2: Ablauf einer humoralen Immunantwort (eigene Darstellung)	160
Abbildung 3: Die Struktur eines Antikörpers (eigene Darstellung nach Schütt und Bröker 2011, S. 7)	161

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Gegenüberstellung von drei Einteilungen von Arten der Modularität in der Biologie	68
Tabelle 2: Die unterschiedlichen Arten von Sensitivität und Plastizität im Überblick	123

1 Einführung: Modularität und Plastizität als Eigenschaften von komplexen, biologischen Systemen

Der Mensch ist ein hochkomplexes, biologisches System. Wie andere komplexe, biologische Systeme kann der Mensch als Organismus mit sehr abstrakten biologischen Begriffen beschrieben werden. So lässt sich der menschliche Organismus wie andere Organismen als modular, als aus Einheiten bestehend, beschreiben. Wie „LEGO-Steine“ ergeben diese Einheiten zusammen ein komplexes Ganzes. Besonders prominent ist die Beschreibung des menschlichen Geistes als modular. Demnach soll der menschliche Geist aus einer Vielzahl von kognitiven Untersystemen bestehen, die als Anpassungen an Umweltbedingungen in der evolutionären Vergangenheit entstanden sind. Weiterhin wird der Mensch aber auch als Lebewesen beschrieben, das sich durch seine Plastizität auszeichnet, seine Formbarkeit und damit seine individuelle Anpassungsfähigkeit in Bezug auf Einflüsse aus der Umwelt. Um ein weiteres Beispiel aus dem Kinderzimmer zu verwenden, kann man hier an Knete denken, die sich durch äußere Einflüsse in neue Formen bringen lässt, die dann stabil bleiben bis äußere Faktoren wieder darauf einwirken. Auch der menschliche Geist wird unter mehreren Aspekten mit Plastizität in Verbindung gebracht. Der Mensch wird also als modular und als plastisch beschrieben, insbesondere im Hinblick auf seine geistigen Fähigkeiten. Doch gibt es einen Zusammenhang zwischen diesen verschiedenen Beschreibungen? Und wenn ja, wie lässt sich das Verhältnis von Modularität und Plastizität bestimmen?

Das Thema dieser Arbeit sind die biologischen Begriffe Modularität und Plastizität, sowie das Verhältnis dieser beiden Begriffe zueinander. Ausgangspunkt für die Beschäftigung mit diesen beiden Begriffen und der Frage nach deren Verhältnis waren zwei Beobachtungen, die ich im Verlauf dieses einleitenden Kapitels ausführen, erläutern und mit Material untermauern möchte:

1) In verschiedenen Kontexten entstehen Berührungspunkte zwischen diesen beiden Begriffen. Sie sind in verschiedenen biologischen Theorien und in philosophischen Debatten von Bedeutung, beispielsweise in Theorien zum Verhältnis von Evolution und Entwicklung oder wenn in der Philosophie des Geistes die Funktionsweise und der Aufbau des Geistes thematisiert werden. Auch in der Geschichte der beiden Begriffe gibt es Berührungspunkte. Schon bevor die beiden Begriffe zentrale „Schlüsselwörter“ in biologischen Disziplinen wie der evolutionären Entwicklungsbiologie wurden (Hall und Olson 2003), fanden sie in der Psychologie und den Kognitionswissenschaften Anwendung.

Das Verhältnis der beiden Begriffe zeichnet sich aber nicht nur dadurch aus, dass es in gewissen Debatten und historischen Kontexten Berührungspunkte gibt. Vielmehr lässt sich auch feststellen, dass Modularität und Plastizität einen gemeinsamen Gegenstandsbereich haben: komplexe, biologische Systeme. Zu den komplexen Systemen auf die diese Begriffe angewendet werden gehören z.B. Organismen und solche Systeme, die selbst als Teile eines Organismus angesehen werden, wie der menschliche Geist bzw. das Gehirn¹ und das Immunsystem. Insbesondere die Anwendung der Begriffe auf das Gehirn und das Immunsystem werden im weiteren Verlauf dieser Arbeit von Bedeutung sein.

2) Obwohl es historische Berührungspunkte und einen gemeinsamen Gegenstandsbereich gibt, ist das Verhältnis der beiden Begriffe Modularität und Plastizität in vielen Hinsichten unklar. Diese Unklarheiten beruhen zum Teil auf der großen Reichweite der beiden Begriffe und der uneinheitlichen Verwendung in der Literatur, aber auch auf unterschiedlichen Annahmen über das Verhältnis der beiden Begriffe, die implizit oder unhinterfragt bleiben.

Durch die inhaltlichen und historischen Berührungspunkte und den gemeinsamen Gegenstandsbereich sollte es Bedarf an einer Klärung des Verhältnisses von Modularität und Plastizität geben. Es ist allerdings das Verhältnis bisher wenig systematisch untersucht worden und es ist bisher nicht gelungen eine einheitliche und klare Definition dieses Verhältnisses zu geben. Dies scheint bei einer zweiten Betrachtung nicht besonders verwunderlich, wenn man bedenkt, dass beide Begriffe in vielen unterschiedlichen Disziplinen verwendet und auf viele unterschiedliche Systeme angewendet werden. Möglicherweise gibt es keine einheitliche Bedeutung dieser Begriffe, keinen begrifflichen Kern, durch den man das Verhältnis für alle Anwendungsfälle klären könnte. Möglicherweise deutet die uneinheitliche Verwendung der beiden Begriffe auf einen Begriffspluralismus hin.

Wäre dies der Fall, könnte das Verhältnis von Modularität und Plastizität nur jeweils im lokalen Anwendungsfall bestimmt werden und darüber hinaus ließe sich nichts sagen. Diese Arbeit problematisiert und thematisiert das Verhältnis der Begriffe Modularität und Plastizität unter der Annahme, dass es doch möglich ist, zumindest für einen spezifischen Kontext, jeweils einen begrifflichen Kern zu bestimmen und die Begriffe in Beziehung

¹ Im weiteren Verlauf dieser Arbeit werde ich „Gehirn“ und „Geist“ mehr oder weniger als Synonyme verwenden. Wenn die Begriffe auseinanderfallen, werde ich das an den entsprechenden Stellen deutlich hervorheben. Das Gehirn wird in der Literatur häufig als das Organ bzw. als das biologische System verstanden, welches Kognition hervorbringt, und eine Theorie des Geistes ist in der Regel, insofern man keinen Dualismus vertritt, auch eine Theorie über das Gehirn und dessen Arbeitsweise (z.B. in der weiter unten erwähnten Theorie über die Modularität des Geistes).

zueinander zu bringen. Die große Reichweite der beiden Begriffe, die vor allem durch die unterschiedlichen und vielfältigen Phänomene, auf welche diese Begriffe angewendet werden, zum Ausdruck kommt, macht die Klärung des Verhältnisses zu einer Herausforderung. Dennoch ist diese Klärung nötig, da die Verwendung der Begriffe in vielen Fällen problematisch ist und so zu weiteren Missverständnissen und Unklarheiten führt. Es ist allerdings zunächst erforderlich einen Kontext zu finden und zu spezifizieren, in dem das Verhältnis dieser sehr breiten Begriffe bestimmbar wird. Der Gegenstandsbereich, der für diesen Kontext in Frage kommt, sind biologische Systeme, wie Organismen und Teile von Organismen. Darüber hinaus muss aber auch die philosophische Perspektive auf diesen Gegenstandsbereich genauer bestimmt werden. Für den Zweck dieser Arbeit, das Verhältnis von Modularität und Plastizität in biologischen Systemen zu bestimmen, wird die philosophische Theorie mechanistischer Erklärungen als geeigneter Kontext entwickelt, welcher es ermöglicht, die Begriffe in Verhältnis zueinander zu setzen. Im Rahmen der mechanistischen Theorie wird sich vor allem in Hinblick auf den Begriff der Modularität eine sehr fruchtbare Perspektive ergeben, die es auch erlaubt ein Verhältnis zum Begriff der Plastizität herzustellen.

Im weiteren Verlauf dieses Kapitels soll in einem ersten Schritt durch den Bezug zur Begriffsgeschichte eine vorläufige Begriffsbestimmung gefunden werden und die Beziehung der beiden Begriffe als Problem entwickelt werden. Dazu werde ich zunächst wichtige Aspekte in der jüngsten Geschichte der beiden Begriffe skizzieren und zeigen, inwiefern sich Berührungspunkte ergeben (Abschnitt 1.1). Die Betrachtung der Geschichte soll aber nicht nur eine erste Annäherung an die Begriffe bieten, sondern auch noch einmal die Breite und Vielfalt der Anwendungen verdeutlichen. Anschließend werde ich die Debatte um die so genannte „massive Modularität des Geistes“ vorstellen. Diese Debatte wird im Verlauf dieser Arbeit eine zentrale Rolle spielen. Zunächst lässt sich anhand der Debatte um die massive Modularität verdeutlichen, dass das Verhältnis der Begriffe Modularität und Plastizität ein problematisches Verhältnis ist, welches von begrifflichen und theoretischen Unklarheiten begleitet ist (Abschnitt 1.2). Diese Unklarheiten können auch durch den Verweis auf die biologische Bedeutung der Begriffe nicht einfach ausgeräumt werden. Später wird sich zeigen, dass diese Debatte durch eine genauere Bestimmung der Begriffe Modularität und Plastizität und deren Verhältnis geordnet und nachvollziehbar gemacht werden kann.

Nachdem die Problemstellung der Arbeit aufgezeigt wurde, soll im Anschluss die philosophische Theorie mechanistischer Erklärungen vorgestellt werden, welche genutzt

werden soll, um einen Kontext zu schaffen, in dem die beiden Begriffe analysiert und in Beziehung zu einander gesetzt werden können (Abschnitt 1.3). Die mechanistische Perspektive, die hier entwickelt werden soll, kann in gewisser Weise als „epistemische Perspektive“ bezeichnet werden, da sie die Möglichkeit bietet auch die epistemische Rolle von wissenschaftlichen Begriffen in die Begriffsanalyse einzubeziehen.

1.1 Modularität und Plastizität: Eine historische Annäherung

Beide Begriffe haben in der Biologie in ihrer jüngsten Vergangenheit große Aufmerksamkeit erfahren, besonders in relativ jungen Disziplinen wie der evolutionären Entwicklungsbiologie. Dort gehören sowohl Modularität als auch Plastizität mittlerweile zu den zentralen, theoretischen Schlüsselbegriffen (vgl. z.B. Hall und Olson 2003 und West-Eberhard 2003). Die Erwartungen an diese Begriffe sind groß: Sie sollen die Kluft zwischen Entwicklung und Evolution überbrücken und zu einem gemeinsamen theoretischen Rahmen beitragen (z.B. West-Eberhard 2003 und Schlosser und Wagner 2004).

Bevor die beiden Begriffe in der Literatur der evolutionären Entwicklungsbiologie prominent wurden, gibt es eine sehr interessante Geschichte, die zeigt, dass beide Begriffe historische Berührungspunkte haben. Es werden zunächst skizzenhaft wichtige historische Schritte in der Entwicklung des Modularitätsbegriffs von einem technischen zu einem biologischen Begriff dargestellt. Dies ermöglicht auch eine erste Annäherung an diesen sehr abstrakten und vielfältigen Begriff. Anschließend werde ich wichtige Aspekte in der Geschichte des Begriffs der Plastizität darstellen, der schon vor seiner großen Bedeutung in der Biologie in der Psychologie Verwendung fand, um Eigenschaften und Fähigkeiten des Gehirns zu erklären (z.B. wie neue Verhaltensweisen erlernt werden). In einem weiteren Schritt werden die historischen Berührungspunkte der beiden Begriffe noch einmal zusammengefasst.

1.1.1 Module auf dem Weg in die Lebenswissenschaften

Begriffsgeschichtlich ist der Weg bzw. die Entwicklung des Modularitätsbegriffs höchst spannend. Obwohl es wenig Literatur zur Geschichte des Begriffs gibt, lassen sich Hinweise darauf finden, woher und auf welchen Wegen dieser ursprünglich nicht-

biologische Begriff in die Biologie gekommen ist. An dieser Stelle kann nicht der Anspruch auf eine vollständige historische Darstellung erhoben werden. Stattdessen möchte ich interessante Aspekte der begrifflichen Entwicklung herausstellen. Dazu gehört, dass Modularität schon immer als ein Begriff zur Beschreibung von Teil-Ganzes-Beziehungen diente. Dabei wurde der Begriff zunächst in den Computer- bzw. Ingenieurwissenschaften verwendet. Weiterhin fand er früh Anwendung im Gebiet der Kognitionswissenschaften und der Psychologie bevor er auch in der Biologie anschlussfähig und prominent wurde.

Anhand der skizzenhaften, historischen Einblicke möchte ich weiterhin zeigen, dass der Modularitätsbegriff sich schon immer zwischen einer strukturellen und funktionalen Bedeutung bewegt hat und unter bestimmten Perspektiven die eine oder die andere Bedeutung hervorgehoben wurde. Der begriffliche Unterschied zwischen struktureller und funktionaler Modularität wird bei der späteren Analyse eine wichtige Rolle spielen. Die Spuren dieser Unterscheidung lassen sich schon in der Begriffsgeschichte finden, bleiben aber oft implizit oder unterentwickelt. Diese Unterscheidung wird noch ausführlich zu formulieren sein, da sie auch im Rahmen der mechanistischen Perspektive von großer Bedeutung ist.

1.1.1.1 Modularität in den angewandten Wissenschaften: Computer- und Ingenieurwissenschaften

Obwohl es nicht einfach ist einen Ursprung für die mit dem Wort „Modularität“ bezeichnete Idee zu bestimmen, lässt sich sagen, dass lange bevor der Begriff der Modularität für die Biologie interessant wurde, er weite Verbreitung in anwendungsorientierten Wissenschaften wie der Architektur und dem Ingenieurwesen hatte (vgl. Schlosser und Wagner 2004, S. 2). Konstruktionen, welche sich als „modular“ beschreiben lassen, finden sich in allen Bereichen der menschlichen Technik. So basiert laut Krohs (2009, S. 259) die gesamte elektrotechnische Industrie auf der Idee, bestimmte Teile als Gruppe zu integrieren und diese integrierten Module wiederum als Bauteile von größeren Systemen zu verwenden. Das modulare Design zeigt sich beispielsweise in Waschmaschinen, Autos und noch offensichtlicher bei Stereoanlagen, die in physisch separaten Einheiten geliefert werden (z.B. ein Radioempfänger, ein CD-Spieler und mehrere Lautsprecher).

Die Redeweise von „Modulen“ hat ihren Ursprung allerdings laut Silvia Caianiello in den Computer- und Informatikwissenschaften, genauer in der Software-Entwicklung.² Die Begriffe Modularität und Modul wurde in den 1960er Jahren eingeführt, um die „Architektur“ von immer komplexer werdenden Programmen zu beschreiben (vgl. Caianiello 2011, S. 228). Dabei wird der Begriff Modul auf so genannte „geschlossene Subroutinen“ (*closed subroutines*) bezogen. Programme, die komplexe Prozesse darstellen, werden aus Unterprozessen bzw. Untereinheiten aufgebaut, die zum Gesamtprozess beitragen. So wird ein Programm, welches z.B. eine Liste alphabetisch sortieren soll, in Untereinheiten gegliedert, welche die verschiedenen Teilaufgaben übernehmen, wie das Einlesen der vorhandenen Items aus einer Liste, das Vergleichen, das Sortieren, die Ausgabe in eine neue Liste, etc. Mit der Einteilung in Einheiten war eine Standardisierung der Untereinheiten, den Modulen, in Bezug auf ihre spezifische Aufgabe verbunden. Die klassische Idee ist, dass jede Aufgabe in einem Programm als eigenständiges Modul programmiert werden sollte, dessen Input und Output wohldefiniert sind (vgl. Gauthier und Ponto 1970), d.h., zwischen den einzelnen Modulen werden Daten nur durch klar definierte und eingegrenzte Schnittstellen ausgetauscht. Im Zusammenhang mit der Entwicklung von Software werden Module über ihre Funktion innerhalb des größeren Programms definiert. Die Rolle eines Moduls im gesamten Programmablauf bestimmt, zu welcher Art von Modul es gehört. Die Standardisierung von Modulen ermöglichte dann eine größere Komplexität und schnellere Programmierung. Einmal programmiert, können Module für neue Programme unabhängig vom Ursprungsprogramm wieder verwendet, umgruppiert oder modifiziert werden.

David Parnas trug mit seinen Arbeiten wesentlich dazu bei, dem Begriff Modularität im Bereich der Computerwissenschaften und Informatik eine theoretische Grundlage zu geben. Parnas (1972) thematisiert, nach welchen Kriterien ein System (in diesem Zusammenhang ist eine Software gemeint) in Module zerlegt werden sollte. Die Einteilung eines komplexen Programmes in Module nennt Parnas „Dekomposition“. Er unterscheidet

² Man kann die moderne Geschichte des Begriffs laut Silvia Caianiello (persönliche Mitteilung), genau genommen, bis in die Mitte des 20. Jahrhunderts zurückverfolgen. So verwendete beispielsweise der Architekt Le Corbusier (1956) den Begriff zur Beschreibung eines standardisierten Proportionssystems. Nach diesem System, dessen Grundlage die Standardgröße des menschlichen Körpers sein soll, können die Maße von standardisierten Teilen bestimmt werden, die wiederum als „Bausteine“ für die Architektur dienen. Modularität ist hier als eine Eigenschaft des Einheitensystems zu verstehen und ist stark mit der Idee der Standardisierung von Teilen verbunden. Allerdings ist nicht so klar, wie sich dieser Gebrauch in die hier skizzierte Begriffsgeschichte einordnen lässt, wo die Rede von Modularität in der Regel auch die Rede von Modulen einschließt, d.h., in der Regel wird ein modulares System als ein aus Modulen bestehendes System gedacht. Der Sprachgebrauch von Le Corbusier scheint davon abzuweichen.

und vergleicht die klassische Dekomposition von Systemen nach Aufgaben (wichtige Schritte im Programmverlauf) mit einer Dekomposition nach dem Kriterium der „Informationsverheimlichung“ (*information hiding*). Letzteres Kriterium bietet laut Parnas eine zuverlässigere Möglichkeit der Dekomposition und macht das Verständnis eines Systems leichter. Module, die nach dem Kriterium der Informationsverheimlichung eingeteilt werden, zeichnen sich dadurch aus, dass die Design-Entscheidungen, die den inneren Aufbau eines Moduls betreffen, vor dem System verborgen bleiben (vgl. Parnas 1972, S. 1056). Damit soll eine größtmögliche Unabhängigkeit einzelner Module gewährleistet werden. Jedes Modul soll bezüglich seiner inneren Funktions- und Arbeitsweise unabhängig von den Ressourcen des Gesamtsystems sein und auch unabhängig davon verstanden und bearbeitet werden können. Das Kriterium der Informationsverheimlichung kann laut Parnas aber nicht das alleinige Kriterium für das Gesamtdesign eines Systems sein: Man muss es mit den Vorteilen eines hierarchischen Aufbaus abwägen. Eine Hierarchie in diesem Zusammenhang entsteht, wenn mehrere Module die gleichen Ressourcen benutzen, z.B. wenn ein Input-Modul mehrere Verarbeitungsmodule bedient. Änderungen an einem Modul der tieferen Ebene (am Input-Modul) machen Änderungen in den oberen Ebenen nötig (an allen Modulen, die diesen Input verwenden). Andersherum kann man aber die oberen Ebenen abtrennen, ohne dass auf der unteren Ebene etwas geändert werden muss. Die „saubere“ Dekomposition eines Systems in Module und die hierarchische Architektur sind für Parnas demnach zwei unabhängige Eigenschaften einer Software, die beim Design berücksichtigt werden sollten (vgl. Parnas 1972, 1058).

In der Softwareentwicklung setzte sich eine theoretisch fundierte Redeweise von Modularität durch, die Module über ihre Rolle definiert und individuiert und bestimmte Kriterien für die Zerlegung eines Systems in Module einführt, welche diese aus ökonomischer Sicht besonders effektiv machen sollen. Der Begriff von Modularität in den Computerwissenschaften ist also vor allem funktional. Auch wenn der Begriff dazu genutzt wurde, um die „Architektur“ von Programmen zu beschreiben, so ist damit aber in erster Linie die funktionale Einteilung einer Aufgabe in Unteraufgaben gemeint, ein Vorgang den Parnas „Dekomposition“ nennt.

Die Informatik und Ingenieurwissenschaften spielen auch eine große Rolle, wenn es darum geht, intelligente Maschinen zu bauen oder die Möglichkeit von künstlicher Intelligenz zu erforschen. Diese Projekte wiederum spielten bereits früh eine große Rolle für die Entwicklung der Kognitionswissenschaften, wo sich die Redeweise von

Modularität erst in den 1980er Jahren etablierte (vgl. Caianiello 2011, S. 228). Eine Entwicklung, die nun als nächstes betrachtet werden soll.

1.1.1.2 Psychologie und Kognitionswissenschaften

Bekanntermaßen wird mit „Kognitionswissenschaften“ nicht eine einzelne Disziplin, sondern eine Vielfalt unterschiedlicher Disziplinen und Teildisziplinen bezeichnet, die sich durch einen gemeinsamen Forschungsbereich auszeichnen. Es handelt sich um die multidisziplinäre Erforschung von Kognition und der Rolle von Kognition bei der Fähigkeit intelligente Handlungen hervorzubringen: „Cognitive science is the multidisciplinary scientific study of cognition and its role in intelligent agency. It examines what cognition is, what it does, and how it works“ (Bechtel, Abrahamsen und Graham 1998, S. 3). Zu den beteiligten Disziplinen gehören Psychologie, Linguistik, Neurowissenschaften, Anthropologie, Philosophie und Computerwissenschaften (vgl. Bechtel, Abrahamsen und Graham 1998, S. 70, Abbildung I.10). Die Computerwissenschaften und auch die Informatik und Ingenieurwissenschaften spielten eine wichtige Rolle bei der Etablierung und Institutionalisierung der Kognitionswissenschaften. Der Versuch intelligente Maschinen zu entwerfen, brachte die Forschungsbereiche der Kybernetik, der künstlichen, neuronalen Netzwerke und der künstlichen Intelligenz (AI) zusammen.³ Diese Forschungsbereiche lieferten für die Kognitionswissenschaften Ideen und das Vokabular, um zu beschreiben, was Kognition sei und was im Kopf einer Person vorgeht (vgl. Bechtel, Abrahamsen und Graham 1998, S. 6-7). Die Vorgänge im Gehirn und Geist konnten so mit dem Vokabular der Computerwissenschaften beschrieben werden, als Prozesse der Informationsverarbeitung und Symbolmanipulation, die das kognitive System vornimmt, um so auf einen bestimmten Input einen bestimmten Output zu produzieren.

Die Idee, dass Kognition in der Manipulation von Symbolen besteht, ist die Grundlage für die sogenannte „computationale Theorie des Geistes“⁴, die besonders durch

³ Herbert Simon und Allen Newell legten mit ihrer Arbeit Grundlagen für die Erforschung und Konstruktion künstlicher Intelligenz. Eine wichtige Idee in ihrer Arbeit war die Übertragung der Architektur von Computerprogrammen auf kognitive Vorgänge: komplexe Prozesse werden durch die Interaktion von einfachen Unterprozessen hervorgebracht (Bechtel, Abrahamsen und Graham 1998, S. 11).

⁴ Die Theorie von Fodor wird häufig auch als repräsentationale Theorie des Geistes bezeichnet. Hier ist vor allem die Beschreibung des Denkens bzw. von kognitiven Prozessen als computationale Prozesse interessant, da es zeigt, wie hier zusammen mit der Computer-Analogie sich auch leicht der Begriff des Moduls bzw. der Modularität auf kognitive Systeme übertragen lässt.

die Arbeiten von Jerry Fodor bekannt und in der Philosophie des Geistes populär wurde. Die computationale Theorie des Geistes wurde auch bekannt durch den metaphorischen Vergleich von menschlicher Kognition mit der Informationsverarbeitung von Computern. Diesem Vergleich zufolge verhalten sich Geist und Gehirn zueinander wie Software und Hardware bei Computern (z.B. Beckermann 2001, S. 156). Fodor (1983) etablierte die Redeweise von der „Modularität des Geistes“. Laut Fodor zeigt die Architektur des Geistes einen modularen Aufbau in den peripheren Bereichen. Unter peripheren Bereichen versteht Fodor alle kognitiven Aktivitäten, die Informationen und Daten als Input für die weitere Verarbeitung bereitstellen. So sind nach Fodor beispielsweise kognitive Input-Systeme wie Hören und Sehen modular. Neben dem modularen Bereich, in dem selbstständige Subsysteme arbeiten, gibt es laut Fodor aber auch einen zentralen Bereich, in dem kognitive Prozesse holistisch verstanden werden müssen. Metaphorisch wird häufig vom „Zentralrechner“ gesprochen. Dort laufen vor allem die bewussten kognitiven Prozesse ab, wie z.B. das Treffen von Entscheidungen.

Zur Definition von Modulen schlug Fodor eine Checkliste vor, die keine eindeutigen Kriterien für Module enthielt (im Sinne von notwendigen und hinreichenden Bedingungen für Module), sondern Anhaltspunkte zur Identifikation und Individuation von Modulen (Fodor 1983). Zu den wichtigsten von Fodor angeführten Kriterien gehört die Domänenspezifität (*domain specificity*), die sich darin ausdrückt, dass Module nur für bestimmte Formen von Input empfänglich sind. Ein weiteres zentrales Kriterium ist die Datenkapselung (*information encapsulation*), welche besagt, dass Module keinen Zugriff auf die Informationen, Daten oder Prozesse in anderen Modulen haben. Ein anderes Kriterium ist für Fodor die festgelegte neuronale Lokalisation (*fixed neural localisation*), wodurch Module in einem bestimmten Gehirnbereich lokalisiert werden können. Die aus diesen Kriterien folgende Definition von Modul ließ sich leicht operationalisieren und dieser Modulbegriff war lange sehr einflussreich.⁵

Die Nähe des Fodor'schen Modulbegriffs zum Modulbegriff, der in den Computerwissenschaften verwendet wird, verdeutlicht Fodors Kriterium der Datenkapselung (*information encapsulation*). Dieses zeigt eine gewisse Verwandtschaft zu Parnas Kriterium der Informationsverheimlichung, welches verlangt, dass Module in ihrer inneren Funktionsweise unabhängig von den Ressourcen des Gesamtsystems und damit auch von den Ressourcen anderer Module sind. Beide Kriterien verlangen, dass ein Modul

⁵ Der von Fodor und der in der Evolutionären Psychologie verwendete Modulbegriff wird im fünften Kapitel dieser Arbeit genauer untersucht und gegenübergestellt. Dort findet sich ebenfalls eine vollständige Liste der von Fodor genannten Kriterien (siehe Abschnitt 5.1.1.2).

ohne den Zugriff auf die Daten anderer Module arbeitet bzw., dass auf die Daten möglichst weniger Module zugegriffen werden muss, da es natürlich Module geben könnte, deren Funktion es ist Input für andere Module bereitzustellen.

Während der 1980er Jahre wurde der Begriff Modularität in den Kognitionswissenschaften etabliert (vgl. Caianiello 2011, 228), wobei die Arbeit von Fodor wesentlich dazu beitrug, den Begriff populär zu machen. Zwar ist die metaphorische Kraft des Modularitätsbegriffs auch für andere Disziplinen und Bereiche anziehend, aber die computationale Theorie des Geistes bietet beinahe einen natürlichen Übergang von der Beschreibung von Programmen in den Computer- und Informationswissenschaften zu einer Beschreibung der Arbeitsweise des Geistes.

Fodors Idee von Modulen wurde später im Forschungsprogramm der so genannten „Evolutionären Psychologie“ aufgenommen und erweitert. Die daraus resultierende Idee von der massiven Modularität des Geistes wird uns weiter unten (Abschnitt 1.2) noch ausführlicher beschäftigen, da in den Debatten um dieses Forschungsprogramm nicht nur die Begriffe Modularität und Plastizität zusammen gebraucht werden, sondern weil auch häufig der Bezug zur biologischen Verwendung dieser Begriffe gesucht wird. Doch der Versuch die Beziehung der Begriffe durch den Verweis auf die Biologie als unproblematisch darzustellen, stellt sich bei genauerer Betrachtung als schwierig heraus. Wie ich noch zeigen werde, ist selbst innerhalb der Biologie das Verhältnis der beiden Begriffe keineswegs so unproblematisch, wie manche Autoren vermuten.

An dieser Stelle kann noch eine weitere für das Thema dieser Arbeit interessante Entwicklung in der Geschichte des Modularitätsbegriffs erwähnt werden. Als eine der zentralen Disziplinen trugen auch die Neurowissenschaften zur Entwicklung der Kognitionswissenschaften bei. Damit wurden auch bestimmte Methoden und Ideen in das gemeinsame Forschungsprogramm eingebracht, die in den Neurowissenschaften bereits weit verbreitet waren. So ist die Idee, das Gehirn in Komponenten oder in Untersysteme zu zerlegen, deren Funktionen es dann zu ergründen gilt, schon in den Neurowissenschaften vorhanden, bevor Autoren wie Fodor die Redeweise von Modulen prägten. Die Heuristik der Zerlegung (oder Dekomposition) hat eine lange Tradition in den Neurowissenschaften und wurde über deren Beitrag in die Kognitionswissenschaften übernommen (vgl. Bechtel, Abrahamsen und Graham 1998, S. 24 ff.).⁶ In den Kognitionswissenschaften wird also die heuristische Strategie der Dekomposition mit dem Begriff der Modularität

⁶ Die Idee und der Begriff der Dekomposition fanden sich auch schon in den Computerwissenschaften, wie sich oben gezeigt hat. Parnas (1972) nutzte diesen Begriff, um die Zerlegung einer Aufgabe bei der Planung und Entwicklung von Programmen in Unteraufgaben zu bezeichnen.

zusammengebracht. Module, die zunächst als funktionale Einheiten definiert werden, sollen aber auch im Gehirn verortet werden. Die rein funktionale Definition von Modulen, die aus der Informatik und den Computerwissenschaften kommt, trifft hier auf die Anforderung aus den Neurowissenschaften, Funktionen in strukturellen Einheiten zu lokalisieren. Wie ich später noch zeigen werde (siehe Kapitel 2), besteht in der Biologie ebenfalls ein enger Zusammenhang zwischen den Heuristiken der Dekomposition und Lokalisation und dem Begriff der Modularität.

1.1.1.3 Module in der Biologie

In der Biologie hat es bis zu den 1990er Jahren gedauert bis der Begriff „Modularität“ größere Aufmerksamkeit erhielt. Dennoch findet sich eine frühe Verwendung des Begriffs im Zusammenhang mit der Morphologie von Organismen. So wurde der Begriff „Modul“ seit den 1970er Jahren zur Bezeichnung von architektonischen Einheiten von Pflanzen verwendet. Dabei wurde Modul zunächst als räumlich-morphologische Einheit aufgefasst (Teilstücke von Pflanzen, wie z.B. ein Blatt oder ein Spross) und dann um eine dynamisch-physiologische Dimension erweitert. Module werden unter diesem erweiterten Verständnis als architektonische Einheiten von Pflanzen aufgefasst, die sich innerhalb einer Pflanze wiederholen. Die „modulare Konstruktion“ einer Pflanze bezeichnet also deren Zusammensetzung aus morphologischen Einheiten, die bestimmte physiologische Aufgaben übernehmen und sich (zumindest potenziell) unendlich wiederholen können. Typischerweise werden Triebe von Pflanzen als Module angesehen, welche sich beispielsweise zu Blättern, Blüten, Dornen oder Ranken entwickeln können (vgl. Toepfer 2011, S. 647). Der morphologische Modulbegriff erfuhr in den 1990er Jahren eine entwicklungsbiologische Umdeutung (vgl. Toepfer 2011, ebd.) und wurde in der Evolutionsbiologie erfolgreich mit schon vorhandenen Ideen verknüpft.

In beiden Disziplinen wurde der Begriff Modularität genutzt, um die Einteilung eines biologischen Systems in relativ unabhängige und hierarchisch organisierte Untereinheiten zu bezeichnen. Während der Entwicklung, so die Annahme, wirken verschiedene „Entwicklungsmodule“ zusammen, um zuverlässig einen Organismus hervorzubringen. In der Entwicklungsbiologie war die Eigenschaft von sich entwickelnden Organismen, in Untereinheiten zerteilbar zu sein, bereits unter dem Begriff der Dissoziation (*dissociation*) bekannt. Statt eines einheitlichen Prozesses, handelt es sich beim Entwicklungsprozess

demnach vielmehr um eine Vielzahl von relativ unabhängigen und zum Teil parallel ablaufenden Prozessen (vgl. Raff 1996, S. 334).

In der Evolutionsbiologie wird die Modularität des adulten, also fertig entwickelten, Phänotyps, als eine Voraussetzung für das Wirken von natürlicher Selektion und das Entstehen von Adaptationen gesehen; eine Idee, die bereits als Quasi-Unabhängigkeit (*quasi-independence*) bekannt war (vgl. Lewontin 1978). Evolutionäre Module sind dann Einheiten des Phänotyps, auf denen Selektion wirken kann, ohne dass der Phänotyp als Ganzes geändert wird. Modularität wird in der Evolutionsbiologie aber nicht nur als eine Voraussetzung für das Wirken der natürlichen Selektion diskutiert, sondern es werden auch Fragen zur Herkunft von Modularität gestellt. Modularität selbst wird dann als Merkmal betrachtet, welches möglicherweise auf das Wirken der natürlichen Selektion zurückgeht (z.B. Wagner, Mezey und Calabretta 2005 oder Wagner, Pavlicev und Cheverud 2007). Die Verwendung des Begriffs Modularität in der Evolutions- und Entwicklungsbiologie wird im zweiten Kapitel noch einmal detaillierter betrachtet werden.

Einige Autoren betonen, dass der Begriff der Modularität durch seine Prominenz in beiden Disziplinen das Potential hat, zu einer Synthese der beiden Bereiche beizutragen (z.B. Bolker 2000 und Gass und Bolker 2003). Doch obwohl zwar oft das vereinheitlichende Potential des Begriffs betont wird, zeigt sich bei genauerer Betrachtung, dass in beiden Disziplinen unterschiedliche Begriffe verwendet werden. Selbst innerhalb einer Disziplin gibt es keine einheitliche Verwendung des Begriffs. Der Begriff der Modularität ist in der Biologie, wie ich noch zeigen werde, durch seine Pluralität, seine Verwendungsvielfalt, ausgezeichnet. Der Begriff wird auf eine Vielzahl von biologischen Systeme und Teilsysteme angewendet, wie Organismen, Organe, oder Organsysteme (wie beispielsweise das Immunsystem oder das Gehirn), wobei der Zusammenhang zwischen diesen verschiedenen Ebenen der biologischen Organisation nicht immer ganz klar ist. Weiterhin kann man beobachten, dass die Zerlegung eines Systems aus der Sicht von unterschiedlichen biologischen Disziplinen zu unterschiedlichen Ergebnissen führen kann (vgl. Winther 2001). Es bleibt dann zu fragen, ob sich hinter dieser augenscheinlichen Pluralität ein begrifflicher Kern finden lässt, der die unterschiedlichen Verwendungen erfassen kann.

Hilfreich für die Suche nach solch einem begrifflichen Kern ist ein Hinweis von Caianiello (2011), die hervorhebt, dass der Begriff des Moduls nach seinem Einzug in die Biologie schließlich in einem umfassenden theoretischen Rahmen eingebettet wurde, wodurch ein neuer Begriff für Teile in der Biologie geprägt wurde. Dabei wurde laut

Caianiello der Ansatz zur Analyse der Architektur von komplexen Systemen von Herbert Simon (1962, 1996) mit einer Theorie von standardisierten Teilen, wie sie von Rupert Riedl (1975) vertreten wurde, zusammengebracht (vgl. Caianiello 2011). Hier wird sich die Fruchtbarkeit der mechanistischen Perspektive zeigen: Das Verständnis von Modulen als Teile eines Mechanismus, so werde ich im zweiten Kapitel dieser Arbeit zeigen, bietet den Schlüssel zu einer Bestimmung eines begrifflichen Kerns (zumindest für einen bestimmten Bereich der Biologie). Im nächsten Abschnitt werden wichtige historische Aspekte des Begriffs der Plastizität betrachtet.

1.1.2 Plastizität: Komplexität in der Interaktion von Organismus und Umwelt

Plastizität ist wie Modularität in den letzten Jahrzehnten zu einem zentralen Begriff in der Evolutions- und Entwicklungsbiologie geworden. Besonders an den Schnittstellen dieser beiden großen Bereiche und der evolutionären Entwicklungsbiologie (kurz: Evo-Devo) wurde der theoretischen und empirischen Arbeit zu Plastizität eine wichtige Rolle zugesprochen. Mittlerweile ist Plastizität neben Modularität zu einem der zentralen Schlüsselbegriffe in der Evo-Devo Literatur geworden (vgl. Gilbert und Burian 2003).

Neben der Rolle in Evolutions- und Entwicklungsbiologie und der Bedeutung des Begriffs für die interdisziplinäre Zusammenarbeit in diesem Bereich, hat und hatte Plastizität aber auch in anderen Disziplinen eine Bedeutung, wobei vor allem die Kognitionswissenschaften und die Entwicklungspsychologie mit Hinsicht auf das Thema dieser Arbeit zu nennen sind. In der Geschichte des Plastizitätsbegriffs werde ich im Folgenden drei Aspekte herausarbeiten und der Reihe nach behandeln:

(1) In der Entwicklungspsychologie und den Kognitionswissenschaften spielte der Begriff der Plastizität schon früh eine Rolle bei der Betrachtung der Gehirnentwicklung und Veränderungen im Nervensystem wurden mit Begriffen wie „neuronalen Plastizität“ oder „Plastizität des Gehirns“ beschrieben.

(2) Dagegen wurde in der Biologie unter dem Label „phänotypische Plastizität“ die Variabilität von Organismen in Hinsicht auf Umweltfaktoren thematisiert. Diese Variabilität erschien aus einer genzentristischen Sichtweise zunächst als störend. Später rückte Plastizität auch als adaptives Phänomen in den Mittelpunkt des Interesses. Plastizität wurde dann als Komplexitätsbezwinger, als Mittel zur Anpassung an sich verändernde Umwelten, gesehen.

(3) Schließlich wurde der Begriff der Plastizität als ein wichtiges, theoretisches Bindeglied in der interdisziplinären Zusammenarbeit im Bereich von Evolution und Entwicklung angesehen und erlangte darüber hinaus auch in anderen biologischen Disziplinen, wie z.B. der Molekularbiologie, Bedeutung.

1.1.2.1 Entwicklungspsychologie und Kognitionswissenschaften

Schon bevor der Begriff der Plastizität in der Biologie prominent wurde, spielte er eine große Rolle für die Entwicklungspsychologie und die Kognitionswissenschaften. In diesem Bereich vollzieht sich ein Wandel von einem zunächst physikalisch verstandenen Begriff zu einem dann biologischen Begriff, d.h., zu einem Begriff, der eine Eigenschaft von lebenden Systemen erfasst.

Die Entwicklungspsychologie befasst sich mit den Prozessen und Mustern der Geistesentwicklung beim Menschen, wobei vor allem die Veränderungen von verschiedenen kognitiven Kapazitäten im Verlauf eines Lebens im Mittelpunkt stehen, wie z.B. die Entwicklung von motorischen Fähigkeiten und Problemlösekompetenz oder der Spracherwerb. In der Entwicklungspsychologie werden die Veränderungen der kognitiven Kapazitäten allerdings nicht nur beschrieben, sondern es wird auch nach den Mechanismen gesucht, die diese Veränderungen erklären. Das Interesse an Mechanismen der Veränderung teilt sich die Entwicklungspsychologie mit der Entwicklungsbiologie. Ein zentrales Problemfeld ist dabei die Frage, wie groß oder bedeutsam angeborene Anlagen und Umweltfaktoren bei der geistigen Entwicklung jeweils sind.

Schon 1890 findet sich in William James berühmtem Werk *Principles of Psychology* die Idee, dass Plastizität in der psychologischen Entwicklung eine große Rolle spielt. Ursprünglich bezeichnet „Plastizität“ eine physikalische Eigenschaft: die Eigenschaft eines Materials durch einwirkende Kräfte verformbar zu sein. Auch nach dem Wegfallen von äußeren Einflüssen, bleiben bei plastischen Materialien Spuren der Einwirkung zurück. Ein gutes Beispiel für einen Stoff mit dieser Eigenschaft ist Knete, wie man sie aus dem Kinderzimmer kennt. Knete ist leicht verformbar. Fällt die äußere Krafteinwirkung weg, behält Knete seine Form bis erneut Kräfte darauf einwirken. Im Gegensatz dazu stehen elastische Materialien, die zwar auch durch das Einwirken äußerer Kräfte verformbar sind,

aber nach dem Wegfall dieser Kräfte ihre ursprüngliche Form wieder einnehmen. So zeigt ein Gummiband eher Elastizität als Plastizität im physikalischen Sinne.⁷

Für James ist Plastizität ein zentrales Element seiner Theorie zur Bildung von Gewohnheiten (*habits*). Dabei sieht er Plastizität als ein physikalisches Prinzip an, das im besonderen Maße auf organisches Material (und vor allem auf das Gehirn) zutrifft. Nach allgemeinen Überlegungen zur Formbarkeit von unbelebten Materialien schreibt James (1890, S. 105):

Plasticity, then, in the wide sense of the word, means the possession of a structure weak enough to yield to an influence, but strong enough not to yield all at once. Organic matter, especially nervous tissue, seems endowed with a very extraordinary degree of plasticity of this sort; so that we may without hesitation lay down as our first proposition the following, that the phenomena of habit in living beings are due to the plasticity of the organic materials of which their bodies are composed.” (Hervorhebungen im Original)

Plastizität wird hier als physikalischer Begriff verwendet und als eine Eigenschaft verstanden, die allen Materialien zukommen kann. James geht davon aus, dass die Formbarkeit des Nervengewebes eine Voraussetzung für die Bildung von Gewohnheiten ist. Obwohl das Gehirn durch den Schädel gut gegen viele mechanische Einflüsse der Umwelt abgeschirmt ist, können durch die Blutversorgung und die Sinnesorgane Eindrücke im Gehirn hinterlassen werden. Der stetige Einfluss der Sinnesorgane auf das Gehirn erklärt für James „mechanisch“ das Entstehen von Pfaden im Nervensystem, die über die Zeit immer tiefer werden (vgl. James 1890, S. 107). Durch stetiges Training können auf diese Weise komplizierte Bewegungsabläufe, wie z.B. Klavierspielen, erlernt werden. Durch die Übung und die damit verbundenen Sinneseindrücke werden Pfade im Nervensystem geschaffen, die schließlich dazu führen, dass ein Verhalten „automatisiert“ wird. Die Plastizität des organischen Materials, aus dem das Gehirn besteht, bietet für James auch viel Potential für die persönliche Entwicklung eines Menschen und beinhaltet ethische und praktische Konsequenzen für die Erziehung (vgl. ebd. S. 120). Ohne in die Details von James Theorie der Gewohnheitsbildung zu gehen, bleibt festzuhalten, dass Plastizität schon früh in der Psychologie eine Rolle hatte, wenn es darum

⁷ Unter physikalischen Gesichtspunkten sind Plastizität und Elastizität als Gegensätze anzusehen. Es finden sich in der Literatur Überlegungen, ob der Begriff der Elastizität genau wie der Begriff der Plastizität auf biologische Systeme übertragen lässt. Bateson und Gluckman (2011, S. 24) spekulieren z.B., ob Elastizität als eine Unterkategorie von Robustheit (die Eigenschaft von biologischen Systemen Merkmale trotz unterschiedlicher Umweltbedingungen konstant zu halten) interpretiert werden könnte. Im Folgenden werde ich aber davon ausgehen, dass Elastizität kein in der Biologie etablierter Begriff ist und diese Überlegungen nicht weiter verfolgen.

geht, die Entwicklung des Gehirns und das Erlernen von Verhaltensweisen zu beschreiben. Der verwendete Begriff von Plastizität ist allerdings noch kein biologischer Begriff.⁸

Knapp 10 Jahre später findet sich in dem von James Mark Baldwin herausgegebenen *Dictionary of Philosophy and Psychology*, welches das erste Mal 1901 erschien, ein Eintrag, in dem Plastizität biologisch definiert wird: „Plasticity. That property of living substance or of an organism whereby it alters its form under changed conditions of life“ (Baldwin 1960, S. 302). Plastizität wird hier als eine Eigenschaft definiert, die lebenden Dingen zukommt und ihre Formbarkeit unter wechselnden Umweltbedingungen aufzeigt. Plastizität bezeichnet demnach beispielsweise die individuelle Anpassung von Organismen an Änderungen in ihrer Umwelt. Über den Ursprung von Plastizität als Eigenschaft von Organismen wird angemerkt, dass es sich um ein Produkt von natürlicher Selektion handeln könnte oder, dass es sich ganz im Sinne des Vitalismus um eine fundamentale Eigenschaft des Lebendigen handeln könnte.

Der Eintrag unterscheidet interessanterweise weiterhin explizit zwei Arten von Plastizität: 1) die fundamentale oder primäre Plastizität von Zellen und 2) die sekundäre Plastizität von ausdifferenzierten und entwickelten Organismen. Dabei bezeichnet „primäre Plastizität“ alle Reaktionen und Antworten von Zellen auf Stimuli aus der Umwelt, während im zweiten Fall die möglichen Antworten und Reaktionen auf einen Umweltreiz nur in bestimmten gut definierten Grenzen möglich seien. Diese sekundäre Plastizität könnte, so wird in dem Eintrag spekuliert, das Ergebnis von natürlicher Selektion sein und geht dann mit einer Verminderung der originalen, primären Plastizität einher (vgl. Baldwin 1960, S. 303). Nur durch die Reduzierung der ursprünglichen Plastizität können die Strukturen als Resultate gesichert werden, die nötig sind, um adaptive Antworten auf spezifische Umweltreize zu geben. Diese Unterscheidung muss bei einer späteren Analyse des Begriffs genauer untersucht werden.⁹

Aber auch der Begriff der „Plastizität des Gehirns“ wird in dem Eintrag erwähnt und mit der Fähigkeit zum Erwerb grundlegender (geistiger) Fähigkeiten und der Fähigkeit zum individuellen Lernen verknüpft und als dessen Grundlage angesehen. „Plasticity underlies all acquisition – especially motor acquisition – and learning“ (ebd., S. 303).

⁸ Die Verwendung von Plastizität als physikalischer Begriff und der Übergang von einem physikalischen zu einem biologischen Begriff kann hier nicht ausführlich untersucht werden, bietet aber großes Potential für weitere philosophische und historische Forschung.

⁹ Diese Unterscheidung wird auch in moderner Literatur gefunden (siehe unten, Abschnitt 1.2.2) und ist daher besonders interessant. Im dritten Kapitel werde ich bei der Analyse des Begriffs der Plastizität noch einmal darauf eingehen und zeigen, dass diese Unterscheidung sich unter einer mechanistischen Perspektive nicht halten lässt bzw., dass „primäre Plastizität“ nicht als Plastizität im engeren Sinne verstanden werden sollte.

Plastizität wird in diesem Sinne in Kontrast zu Instinkten (*fixity of instinct*) und Reflexen (*reflex action*) gesetzt. Während die Plastizität des Gehirns also als die Grundlage für Lernen und Flexibilität gesehen wird, gibt es auch eine „unplastische“ Seite der Gehirnentwicklung, die zur Ausprägung von Instinkten und Reflexen führt.¹⁰ Der Kontrast von Plastizität einerseits und angeborenen, genetisch determinierten Instinkten und Reflexen andererseits besteht zum Teil noch in heutigen Debatten, wie sich auch im Fall der Modularität des Geistes Debatte zeigen wird.

Neben seiner frühen Bedeutung für die Entwicklungspsychologie findet sich der Begriff Plastizität auch in den Kognitionswissenschaften, wie der Blick in entsprechende Wörterbücher zeigt. In den Kognitionswissenschaften wird ebenfalls die Rolle von Plastizität bei der Anpassung von Lebewesen an neue Situationen und beim Lernen betont. Dabei wird der Begriff Plastizität auf „jede Form von Veränderung im Nervensystem oder im Verhalten“ (Strube 1996, S.509) bezogen. Spezifischer wird der Begriff der synaptischen Plastizität gebraucht, um Fähigkeiten von Nervenzellen zu bezeichnen. Unterschieden werden dann weiterhin zwei Arten von synaptischer Plastizität. So bezeichnet die „morphologische synaptische Plastizität“ die Fähigkeit von Synapsen, ihre Form zu verändern oder in ihrer Anzahl zu- oder abzunehmen. Dagegen bezeichnet man mit „funktionaler synaptischer Plastizität“ die Veränderungen in der Aktivität von Synapsen, die nicht mit Wachstumsprozessen verbunden sind und sehr viel kurzzeitiger ablaufen können. Synaptische Plastizität wird im Allgemeinen als Grundlage für alle Vorgänge angesehen, die mit Lernen oder Verhaltensänderungen zu tun haben.

Für die Psychologie und Kognitionswissenschaften sind vor allem die Begriffe der neuronalen Plastizität und der Plastizität des Gehirns von Bedeutung. Dabei wurden diese Arten von Plastizität schon früh zu Bestandteilen einer Theorie von Vorgängen in der psychologischen Entwicklung und des Lernens. Sowohl in der Entwicklungspsychologie als auch in den Kognitionswissenschaften bezeichnet der Begriff der Plastizität eine Fähigkeit oder die Voraussetzung einer Fähigkeit. Dagegen wurde Plastizität in der Biologie zunächst unter einem anderen Vorzeichen betrachtet, nämlich als etwas Störendes.

¹⁰ Bei James gibt es keinen Widerspruch zwischen Plastizität und der Ausbildung von Automatismen. Plastizität ist eine Voraussetzung für den Erwerb von „*habits*“, Automatismen, die auch unbewusst ablaufen können. Welche Automatismen erworben werden ist nicht festgelegt, nicht determiniert in irgendeiner Form, sondern wird durch den Gebrauch entsprechender Bahnen im Gehirn bestimmt (z.B. beim Klavierspielen oder Autofahren).

1.1.2.2 Plastizität in der Biologie: Von der Reaktionsnorm zum Komplexitätsbezwinger

In der Biologie wird der Begriff Plastizität zunächst eng mit der Idee der Reaktionsnorm verknüpft, welche auf der Phänotyp-Genotyp Unterscheidung basiert. Die Einführung des Begriffs „Reaktionsnorm“ hängt mit der Beobachtung von phänotypischer Variation zusammen, die Individuen mit gleicher genetischer Ausstattung zeigen. Sahotra Sarkar (2004) beschreibt wichtige Verlagerungen in der Bedeutung der Begriffe Reaktionsnorm und Plastizität, von denen ich einige hervorheben möchte. Dabei vollzog sich eine Wendung von einer Bezeichnung für ein aus genzentristischen Sichtweise als störend empfundenen Phänomen, zu einer Bezeichnung für ein wichtiges und interessantes, adaptives Merkmal von Organismen.

Der Begriff „Reaktionsnorm“ wurde laut Sarkar erstmals von Richard Woltereck im Jahre 1909 verwendet, um die phänotypischen Variationen zu interpretieren, die sich bei der Untersuchung von verschiedenen Wasserfloharten fand (vgl. Sarkar 2004, S. 11). Die Einführung des Begriffs hängt mit der Verteidigung einer darwinistischen Sichtweise auf Evolution zusammen, welche besagt, dass Evolution durch natürliche Selektion hervorgebracht wird, welche auf kleine, kontinuierliche Variationen wirkt. In Konkurrenz zum darwinistischen Bild stand der Saltationismus, welcher besagt, dass Evolution durch große Mutationen in Sprüngen voranschreitet. Die Einführung des Begriffs der Reaktionsnorm ist zunächst eine Reaktion auf die Herausforderungen des Saltationismus. Bei den von Woltereck untersuchten Wasserflohstämmen zeigten sich phänotypische Variationen in gewissen Merkmalen, wie z.B. in der Kopfgröße, die von bestimmten Umweltfaktoren, wie der vorhandenen Menge an Nahrung, abhängig sind. Zwischen verschiedenen Stämmen (so genannten „puren Abstammungslinien“) zeigten sich allerdings unterschiedliche Bandbreiten von Variationen. So zeigen einige Stämme kaum phänotypische Variation, während andere Stämme eine große Bandbreite an phänotypischer Variation zeigten. Woltereck deutete diese Unterschiede in der Variabilität, laut Sarkar, darwinistisch und unter einer genzentristischen Sichtweise. Die Idee von Woltereck war, dass Organismen mit ihren Genen nicht bloß ein Merkmal vererben, sondern eine Reaktionsnorm, welche die Bandbreite der möglichen phänotypischen Variationen bestimmt.

Die Idee der Reaktionsnorm wurde dann mit dem Begriff der Plastizität verbunden (vgl. Sarkar 2004, S. 11). Beide Begriffe durchliefen laut Sarkar eine Reihe von

Umdeutungen. Obwohl zunächst genzentristisch gedeutet, wurden die Begriffe der Reaktionsnorm und der Plastizität bald für Argumente gegen einen genetischen Reduktionismus genutzt und als Flagge der Komplexität der Gen-Umwelt-Interaktion hochgehalten (vgl. Sarkar 2004, S. 13). Unter dem Einfluss der Arbeit von Theodosius Dobzhansky wurde die Reaktionsnorm später wieder genetisch als mendelsche Einheit der Vererbung umgedeutet (vgl. ebd., S. 17). Die Interpretation der Reaktionsnorm wechselte zwischen genzentristischen und antireduktionistischen Deutungen, wobei hier nicht alle Details dieser Umdeutungen behandelt werden können.

Eine weitere wichtige Umdeutung erfuhr der Begriff allerdings mit der Unterscheidung zwischen adaptiven und nicht-adaptiven Reaktionsnormen (vgl. ebd., S. 17). Adaptive Reaktionsnormen wurden als das Produkt eines vorherigen Selektionsprozesses und somit als Adaptationen verstanden, während nicht-adaptive Reaktionsnormen als evolutionäre Nebenprodukte betrachtet wurden, die für mehr oder weniger unvorhersagbare Variabilität sorgen (vgl. ebd., S. 22-23). Plastizität im zweiten Sinne wurde dementsprechend zunächst als störend für die Forschung angesehen. So ist z.B. die Variabilität bei Modellorganismen unerwünscht gewesen und wurde durch künstliche Selektion minimiert (vgl. ebd., S. 29). Viele der bekannten Modellorganismen, wie *Drosophila* oder *Escherichia coli*, wurden aufgrund ihres relativ stabilen Entwicklungsprozesses und ihrer phänotypischen Gleichförmigkeit ausgewählt (vgl. Morange 2009, S. 496). Plastizität wurde in dieser Hinsicht also zunächst nicht als Fähigkeit, sondern als Fehler oder Problem angesehen. Zu den Mechanismen, die Plastizität hervorbringen, wurde die Instabilität von Entwicklungsprozessen gezählt.

Eine entscheidende Wende nahm die Erforschung von Plastizität, durch die Einsicht, dass diese ein wichtiges Mittel zu Anpassung von Organismen an sich verändernde Umwelten darstellt. Plastizität erscheint dann nicht mehr als Störung, sondern als ein Merkmal, welches durch natürliche Selektion entstehen kann, weil es unter gewissen Umständen einen Fitnessvorteil für den Organismus bedeutet. Diese neue Sichtweise auf Plastizität löste einen starken Anstieg von empirischen und theoretischen Studien aus (vgl. Gotthard und Nylin 1995, S. 4). Theorien der Evolution von Plastizität versuchen herauszuarbeiten, unter welchen Bedingungen Plastizität als Merkmal durch natürliche Selektion bevorzugt wird. Häufig wird eine heterogene oder komplexe Umwelt zu den wichtigsten Bedingungen gezählt. Komplexe Umwelten zeichnen sich dadurch aus, dass für den jeweiligen Organismus kritische Umweltbedingungen nicht konstant sind, sondern temporär oder räumlich einem Wandel ausgesetzt sind.

Beispielsweise ist die An- oder Abwesenheit von Räubern eine solche Bedingung. Moostierchen (*bryozoans*), ein im Meer lebender, wirbelloser Organismus, der ähnlich wie Korallen Kolonien bildet, verfügen über zwei Entwicklungsoptionen hinsichtlich des Phänotyps. Wenn eine bestimmte Seeschneckenart in der Umwelt vorhanden ist, bilden die Moostierchen einen Phänotyp mit Stacheln aus, welcher ein effektiver Schutz gegen diese Räuber darstellt. In einer Umwelt ohne Fressfeinde stellt die Ausbildung des stacheligen Phänotyps unnötige und dazu hohe Kosten für das Wachstum dar. Die Anwesenheit der räuberischen Seeschnecken können die Moostierchen über einen chemischen Reiz im Wasser bestimmen (vgl. Godfrey-Smith 2002, S. 238). Die beiden phänotypischen Varianten bieten jeweils eine adaptive Antwort auf die unterschiedlichen Umweltbedingungen. Die phänotypische Plastizität stellt ein durch natürliche Selektion hervorgegangenes Merkmal dar. Der entscheidende Selektionsdruck für ein solches Merkmal besteht in der Heterogenität der Umwelt, dem zeitweiligem Vorhandensein von Fressfeinden. Plastizität wird also als eine Adaptation für den Umgang mit heterogenen oder sich (schnell) verändernden Umwelten angesehen.

Thematisch lässt sich an dieser Stelle eine Verbindung zu Fragen der Evolution von Kognition (und damit zur weiter unten erwähnten Modularität des Geistes Debatte) ziehen. Godfrey-Smith (1996, 2002) und Sterelny (2003) interpretieren Kognition als ein Merkmal, dessen Funktion die Bereitstellung von Verhaltensplastizität ist. Kognition wird in diesen Ansätzen als eine Adaptation für bestimmte Arten von komplexen Umwelten verstanden.¹¹ Die Plastizität eines Organismus stellt in dieser Hinsicht eine mögliche Strategie für den (individuellen) Umgang mit der Komplexität von Umwelten dar, auch wenn es vielleicht nicht die einzige mögliche Strategie ist (vgl. Maclaurin 1998).

1.1.2.3 Plastizität als Schlüsselbegriff in der evolutionären Entwicklungsbiologie

Es wurde bereits dargestellt, wie der Begriff der Plastizität sich in seiner Bedeutung vor allem im Rahmen einer evolutionären Perspektive gewandelt hat. Plastizität wird aus der

¹¹ Die Ansätze von Godfrey-Smith und Sterelny teilen sich mit der Evolutionären Psychologie die adaptationistische Sicht auf Kognition. Alle drei hier genannten Ansätze gehen in gewisser Hinsicht von heterogenen Umwelten aus, in denen sich die kognitiven Kapazitäten des Menschen evolutionär gebildet haben. Aber im Fall von Godfrey-Smith und Sterelny werden dynamische Umwelten angenommen, deren wechselnden Bedingungen einen Selektionsdruck für plastisches Verhalten erzeugt haben. Individuen müssen sich schnell auf neue Situationen einstellen können. Im Fall der Evolutionären Psychologie dagegen, wird von einer stabilen Umwelt mit vielen unterschiedlichen Problemstellungen ausgegangen (siehe Absatz 1.2.1).

evolutionären Perspektive mittlerweile häufig als Merkmal betrachtet, dass unter bestimmten Selektionsbedingungen einen adaptiven Vorteil bietet. Einige Theoretiker betonen, dass Plastizität auch mit bestimmten Kosten verbunden ist (vgl. Relyea 2002).¹² In anderen biologischen Disziplinen etablierte sich der Begriff ebenfalls. Dazu gehören, neben der Entwicklungsbiologie, das relativ junge Feld der Evo-Devo-Forschung und die Molekularbiologie (vgl. Morange 2009).

In der Molekularbiologie war die Idee eines genetischen Programms lange einflussreich und Entwicklung wurde als ein deterministischer Prozess verstanden, der sich mit mathematischer Genauigkeit beschreiben lässt. Die komplexe Entwicklung eines Organismus wurde als das Resultat eines vollständig determinierten Entwicklungsprogramms angesehen. Das so genannte „Operon Modell“ der genetischen Regulation, welches von François Jacob und Jacques Monod entwickelt wurde, repräsentiert diese Sichtweise. Das Operon-Modell wurde ursprünglich entwickelt, um die universalen Prinzipien der Genregulation zu erfassen. Allerdings macht es auch den Einfluss der Umwelt auf die Entwicklung deutlich. Es stellte sich beispielsweise heraus, dass die Regulation der Enzymproduktion zum Abbau von Laktose bei *Escheria coli* von dem Vorhandensein von Laktose in der Umwelt des Bakteriums abhängig ist. Ist keine Laktose vorhanden, so wird der Genabschnitt, welcher das Enzym zum Abbau von Laktose codiert, durch die Repression des Operators inaktiv. Wenn Laktose in der Umwelt angetroffen wird, kann der entsprechende Genabschnitt wieder aktiviert werden. Die Einsicht, dass die genetische Expression Variabilität zeigt, die von Umweltfaktoren abhängt, löste auch in der Molekularbiologie ein reges Interesse an phänotypischer Plastizität aus (vgl. Morange 2009, S. 497).

Aus Sicht der Entwicklungsbiologie ist Plastizität ein Phänomen oder eine Eigenschaft des Entwicklungsprozesses. Der Begriff ist eng mit der Genotyp-Phänotyp-Unterscheidung verbunden und bezeichnet ganz allgemein die phänotypische Variabilität, die Individuen mit gleichem Genotyp in unterschiedlichen Umwelten zeigen (vgl. Brakefield und Wijngaarden 2003, S. 288). Organismen, mit einem hochgradig plastischen Entwicklungsprozess, werden hohe Variabilität aufweisen, während Organismen, mit geringer Plastizität, nur wenig Variabilität zeigen werden. Viele der klassischen Modellorganismen zeigen nur ein geringes Maß an phänotypischer Variabilität.

¹²Relyea führt verschiedene Arten von Kosten an, die Plastizität auf die Fitness haben kann und in evolutionären Modellen berücksichtigt werden sollten. Dazu gehören die Kosten für den Unterhalt und die Produktion entsprechender Sensorik und Reaktionsmechanismen, die eine plastische Antwort hervorbringen. Weiterhin werden genetische Kosten, Kosten der Entwicklungsstabilität und Kosten der Informationsbeschaffung genannt (vgl. Relyea 2002, S. 272-273).

Ähnlich wie der Begriff der Modularität, wurde auch der Begriff der Plastizität zu einem zentralen Begriff in der Evo-Devo Literatur. Plastizität wird, wie Modularität, von einigen Autoren als Schlüsselbegriff in der evolutionären Entwicklungsbiologie angesehen. So haben beide Begriffe Einträge als *Keywords* in Hall und Olsen (2003). Der Begriff der Plastizität ist für die Evo-Devo-Forschung so interessant, weil er die Wechselwirkungen von Entwicklung und Evolution besonders hervorzuheben scheint. Beispielsweise bekommt Plastizität in den Arbeiten von Mary Jane West-Eberhard (2003) oder Eva Jablonka und Marion Lamb (2005) als Motor der Evolution oder als Richtungsgeber eine zentrale Rolle. Diese Rolle von Plastizität wird häufig unter dem Motto „Der Phänotyp geht vor!“ gefasst.

Ein Beispiel für die richtungsgebende Rolle von phänotypischer Plastizität ist der sogenannte „Simpson-Baldwin-Effekt“. Der Simpson-Baldwin-Effekt beschreibt die genetische Fixierung eines phänotypischen Merkmals, welches zuvor in jeder Generation neu erworben werden musste. Üblicherweise werden zwei Phasen des Effektes unterschieden (vgl. Ancel und Fontana 2000, S. 243). Die erste Phase ist die Entdeckungsphase (*discovery stage*), in der die phänotypische Plastizität eines Organismus eine zentrale Rolle spielt. Plastizität ermöglicht es dem Organismus, aus einer Bandbreite möglicher phänotypischer Merkmale und Verhaltensoptionen auszuwählen und so adaptive Antworten auf wechselnde Umweltbedingungen zu geben. Bleibt eine kritische Umweltbedingung allerdings über einen langen Zeitraum stabil, kann sich ein Fitnessvorteil für diejenigen Organismen einer Population ergeben, welche die passende phänotypische Antwort besonders schnell ausbilden können. In diesem Fall ist damit zu rechnen, dass es Selektion für weniger Plastizität gibt. Genetische Mutationen, welche die Anzahl der möglichen phänotypischen Varianten verringern und die Auswahl der passenden Antwort beschleunigen oder wahrscheinlicher machen, bieten ihren Trägern einen Fitnessvorteil. Plastizität bringt bestimmte Fitnesskosten mit sich, die in einer verzögerten Entwicklung und der Möglichkeit des Irrtums bestehen (es ist möglich eine suboptimale phänotypische Variante auszubilden). Die Fitnesskosten von Plastizität bedingen in einer stabilen Umwelt also die nächste Phase des Simpson-Baldwin-Effektes, welche die Assimilations-Phase (*assimilation stage*) genannt wird. Es gibt einen selektiven Vorteil für Individuen, die geringe Plastizität in Bezug auf das fragliche Merkmal zeigen und häufiger und schneller die passende Variante ausbilden. Dieser Selektionsdruck kann zu einer genetischen Fixierung einer bestimmten phänotypischen Variante führen, die vorher nur unter bestimmten Umweltbedingungen ausgebildet wurde.

1.1.3 Die Berührungspunkte in der Geschichte von Modularität und Plastizität

Nachdem nun historische Aspekte zu beiden Begriffen betrachtet wurden, sollen an dieser Stelle die Berührungspunkte der beiden Begriffe systematisch betrachtet und zusammengefasst werden. Viele der hier angesprochenen Aspekte der Begriffe Modularität und Plastizität bieten genug Stoff für weitere Forschung und eigene Abhandlungen. Ziel dieser Betrachtung ist es jedoch, zumindest einen ersten Eindruck über die teilweise unterschiedlichen Verwendungen und die große Bedeutung der Begriffe in den Lebenswissenschaften zu verschaffen. Dabei möchte ich noch einmal einige Aspekte hervorheben, in denen die Begriffe Modularität und Plastizität Berührungspunkte zeigen.

Bei der Betrachtung der Psychologie und den Kognitionswissenschaften hat sich eine frühe Verwendung der beiden Begriffe in Bezug auf Eigenschaften des Gehirns (und Geistes) gezeigt. Modularität wurde zunächst als vorwiegend funktionale Beschreibung des Gehirns etabliert, welche durch die Nutzung eines computationalen Vokabulars aus den Computerwissenschaften vermittelt wurde (z.B. bei Fodor 1983). Module im Gehirn werden in diesem Sinne als relativ autonome, computationale Subsysteme aufgefasst, die eine bestimmte Aufgabe übernehmen (bei Fodor nur im Bereich der peripheren Input-Systeme). Mit den Neurowissenschaften wurden die Strategien der Dekomposition und auch der Lokalisation in die Kognitionswissenschaften eingebracht. Module werden dann nicht nur als rein funktionale Einheiten gedacht, sondern als im Gehirn lokalisierbare Einheiten. Beispielsweise berücksichtigt die Definition eines Moduls von Fodor (1983) auch dessen neuronale (und damit physikalische) Lokalisation im Gehirn.

Plastizität wurde von William James zunächst im Sinne einer Materialeigenschaft des Gehirns herangezogen, um den Erwerb bestimmter Fähigkeiten bzw. von Gewohnheiten (*habits*) zu erklären. Obwohl Plastizität zunächst als physikalischer Begriff verwendet wurde, etablierte sich in der Psychologie und den Kognitionswissenschaften bald ein biologischer Begriff von Plastizität, der sich auf die individuelle Anpassung von biologischen Systemen an Umweltbedingungen bezieht und häufig als Fähigkeit verstanden wird. Der Begriff der Plastizität wird in diesem Zusammenhang mit Prozessen des Lernens und der Verhaltensanpassung verbunden.

Plastizität und Modularität spielen als Eigenschaften des Gehirns eine sehr zentrale Rolle in Fragen zur menschlichen Natur und in der sogenannten Anlage-Umwelt-Debatte (*nature-nurture debate*), eine Thematik, die auch von philosophischer Seite viel Aufmerksamkeit erfahren hat. Im Kern dieser Debatte geht es um Fragen nach dem

Ausmaß des Einflusses genetischer Anlagen und Umweltfaktoren während der Ontogenese. Wie groß ist z.B. der Einfluss einer vererbten menschlichen Natur, oft verstanden als die genetische Ausstattung eines Individuums, auf die Entwicklung eben dieses Individuums, im Gegensatz zum Einfluss der Umwelt, in der dieses Individuum sich entwickelt? Mit der Betonung von Plastizität im Hinblick auf die menschliche Natur wird von einigen Autoren die Anpassungsfähigkeit und Veränderbarkeit des Menschen in Abhängigkeit von seiner Umwelt in den Mittelpunkt gestellt (z.B. Lerner 1984).¹³ Die Module des Geistes werden, wie sich noch zeigen wird, häufig mit angeborenen, automatisch ablaufenden, oder universalen Verhaltensweisen in Verbindung gebracht, d.h., in diesem Zusammenhang Verhaltensweisen, die wie Instinkte oder Reflexe, genetisch determiniert, automatisch und unabhängig von der jeweiligen Kultur eines Individuums sind (siehe Abschnitt 1.2.1).

Mit Hinblick auf die Evolutionsbiologie lässt sich feststellen, dass beide Begriffe sich als evolvierte Eigenschaften von biologischen Systemen verstehen lassen. In gewisser Weise bezeichnen beide Begriffe abstrakte Eigenschaften eines Organismus. Es handelt sich nicht um konkrete Merkmale wie Fellfarbe oder die Anzahl der Gliedmaßen. Vielmehr beschreiben diese Eigenschaften biologische Systeme auf einer abstrakten Ebene. Im Fall von Modularität werden die Organisation eines Organismus und damit die Organisation der konkreten Merkmale bezeichnet. Hingegen werden im Fall von Plastizität die phänotypische Variabilität und damit die Variabilität der konkreten Merkmale erfasst.

Aus evolutionärer Perspektive lassen sich zu beiden abstrakten Merkmalen die gleichen Fragen stellen (vgl. Gass und Bolker 2003, Brakefield und Wijngaarden 2003): Welche evolutionären Faktoren sind für das Entstehen dieser Eigenschaften verantwortlich? Gab es Selektion für Modularität oder Plastizität oder handelt es sich um Nebenprodukte bei der Selektion für ein anderes Merkmal? Wenn es Selektion für eine dieser Eigenschaften gab, was sind die Selektionsbedingungen für Modularität oder Plastizität? Gibt es Gene für Modularität oder Plastizität?

Vorläufig lässt sich sagen, dass mit Modularität und Plastizität in der Biologie und auch in den Kognitionswissenschaften zwei Eigenschaften von komplexen, biologischen Systemen benannt werden. Diese Eigenschaften sind in gewisser Weise als abstrakt zu bezeichnen. Zu den prominentesten biologischen Systemen, die diese Eigenschaften zeigen

¹³ Häufig geht mit dieser Betonung auch ein Optimismus auf eine positive Einflussnahme auf die Entwicklung des Menschen einher (Lerner 1984). Weiterhin hat eine solche Betonung von Plastizität auch philosophische und schließlich politische Implikationen (vgl. z.B. Pigliucci 2001). Die Ansicht, dass Plastizität als Möglichkeit gesehen werden kann, den Menschen zu verbessern, findet sich schon bei James (1890). James sah auch, dass diese Einsicht mit ethischen Implikationen verknüpft ist und sozialpolitische Folgen haben sollte (1890, S. 120 ff.).

sollen, gehört das Gehirn, welches ziemlich früh mit beiden Begriffen beschrieben wurde. Mit dem Begriff der Modularität wurde auf die Arbeitsweise und den Aufbau des Gehirns Bezug genommen. Der Begriff der Plastizität wurde genutzt, um Fähigkeiten und Entwicklungen im Gehirn zu bezeichnen. Ein Fall, in dem die Begriffe der Modularität und der Plastizität des Gehirns in einer aktuellen Debatte in Beziehung zu einander gebracht werden, ist die Debatte um die so genannte „massive Modularität des Geistes“. Diese wird im nächsten Abschnitt vorgestellt, um deutlich zu machen, dass zum Teil große Unklarheiten im Verhältnis der beiden Begriffe bestehen.

1.2 Das Verhältnis: Konflikt, Gegensatz oder Bedingung?

Wie in den skizzenhaften Begriffsgeschichten gezeigt wurde, gibt es Berührungspunkte zwischen den Begriffen „Modularität“ und „Plastizität“. Beide werden auf komplexe, biologische Systeme, wie das Gehirn oder den Organismus, angewendet. Beide Begriffe konnten vorläufig als abstrakte Eigenschaften von biologischen Systemen definiert werden. Wir können nun nach dem Verhältnis dieser Eigenschaften fragen. Handelt es sich bei Modularität um eine Voraussetzung oder Bedingung für Plastizität? Besteht ein Konflikt zwischen diesen beiden Eigenschaften? Oder handelt es sich gar um einen Gegensatz? Die möglichen Verhältnisse von Modularität und Plastizität als Eigenschaften von biologischen Systemen können in vier Arten der Relation beschrieben werden:

- i) **notwendige (und hinreichende) Bedingung:** Die eine Eigenschaft ist eine Bedingung für die andere, d.h., in irgendeiner Weise erklärt das Vorhandensein der einen Eigenschaft das Vorhandensein der zweiten. Wäre die eine Eigenschaft nicht vorhanden, so würde das System auch die zweite Eigenschaft nicht zeigen. Man könnte z.B. sagen, dass Modularität eine notwendige Voraussetzung für die Plastizität eines Systems sei (oder andersherum). Dabei könnte das Verhältnis auch graduell sein: je modularer ein System ist, desto plastischer ist es auch.
- ii) **Begünstigung:** Es besteht zwar wie bei i) ein positiver Zusammenhang zwischen Modularität und Plastizität, aber es könnte sein, dass das Vorhandensein der einen Eigenschaft nur das Vorhandensein der zweiten begünstigt bzw. wahrscheinlicher macht. Auch in diesem Sinne könnte das Verhältnis graduell sein. Beispielsweise könnte man sagen, dass je

modularer ein System ist, desto größer ist wahrscheinlich dessen Plastizität. Modularität und Plastizität könnten also positiv miteinander korrelieren, aber nicht notwendig miteinander zusammenhängen.

- iii) **Konflikt:** Es handelt sich um zwei Eigenschaften des Systems, die miteinander in Konflikt stehen, d.h., die Zunahme der einen Eigenschaft verringert die andere. Es könnte eine Art Trade-Off zwischen den beiden Eigenschaften geben. Eine Zunahme von Modularität könnte eine Abnahme von Plastizität bedeuten und andersherum.
- iv) **Gegensatz:** Die beiden Eigenschaften schließen sich gegenseitig aus. Diese extremste Form des Konflikts würde bedeuten, dass ein System nur eine der beiden Eigenschaften zeigen kann.

An dieser Stelle soll eine Debatte vorgestellt werden, die besonders deutlich zeigt, dass in der philosophischen und biologischen Literatur Klärungsbedarf herrscht, da verschiedene Arten der Relation behauptet, vorausgesetzt oder implizit angenommen werden. In der Debatte um die so genannte „massive Modularität des Geistes“ geht es um eine Theorie zur Evolution des menschlichen Geistes, aber auch um dessen Arbeitsweise und Architektur. Diese Debatte wird in dieser Arbeit später als wichtigster Anwendungsfall für die Ergebnisse der begrifflichen Analysen dienen. Im fünften Kapitel wird gezeigt, dass große Teile der Debatte sich anhand der Ergebnisse dieser Arbeit sinnvoll interpretieren und ordnen lassen. Die hier vorgestellten Unklarheiten werden sich durch die in dieser Arbeit eingenommene Perspektive zum Teil aufklären oder zumindest nachvollziehbar machen lassen.

Es wird zunächst die These der massiven Modularität des Geistes eingeführt und die unterschiedlichen Behauptungen zum Verhältnis von Modularität und Plastizität im Fall des Gehirns vorgestellt (Abschnitt 1.2.1). Anschließend wird der Verweis auf die Biologie thematisiert, den Autoren häufig nutzen, um die These der massiven Modularität des Geistes gegen Kritiker zu verteidigen. Mit Blick auf die Biologie lässt sich aber zeigen, dass auch dort kein vollständiger Konsens über das Verhältnis der beiden Begriffe herrscht (Abschnitt 1.2.2).

1.2.1 Das Problem: Die Debatte um die massive Modularität des Geistes

Ursprünglich bezeichnet die Theorie von der Modularität des Geistes den Ansatz von Fodor, welcher in der kurzen historischen Skizze zum Modularitätsbegriff bereits erwähnt wurde. Daneben ist unter diesem Titel auch eine Theorie über die Evolution und Arbeitsweise des Geistes bekannt geworden, die eine Weiterentwicklung von Fodors Idee der Modularität darstellt und diese mit evolutionären Ideen verbindet. Zur besseren Abgrenzung wird häufig auch von der „massiven Modularität des Geistes“ gesprochen. Kritiker der These der massiven Modularität verweisen auf die Plastizität, Flexibilität oder Kreativität des Menschen, um gegen diese Annahme zu argumentieren.

1.2.1.1 Evolutionäre Psychologie und massive Modularität

Die Theorie der massiven Modularität des Geistes ist durch Vertreter des Forschungsprogramms der so genannten „Evolutionären Psychologie“ bekannt gemacht worden (z.B. Barkow, Cosmides und Tooby 1992, Pinker 1997 und Buss 1999). Die Evolutionäre Psychologie kann als ein Nachfolger der Soziobiologie gesehen werden, die es sich bekanntermaßen zum Ziel gesetzt hatte, das menschliche Verhalten und die menschliche Kultur biologisch zu erklären. Genau wie die Soziobiologie, zeichnet sich die Evolutionäre Psychologie durch einen starken Adaptationismus aus, d.h., im Hintergrund stehen die Annahmen, dass 1) Organismen in Merkmale zerlegt werden können und, dass 2) zu jedem Merkmal eine Selektionsgeschichte erzählt werden kann, die zeigt, warum es dieses jeweilige Merkmal gibt.

Im Gegensatz zur Soziobiologie werden von der Evolutionären Psychologie nicht mehr Verhaltensweisen oder Teile der Kultur selbst als Adaptationen angesehen. Stattdessen werden Adaptationen nun im menschlichen Geist gesucht, dort wo Verhalten und Kultur hervorgebracht werden. Die These der massiven Modularität des Geistes bezieht sich auf die Zerlegung des Geistes in einzelne phänotypische Merkmale. Der menschliche Geist wird im Ansatz der Evolutionären Psychologie nicht als ein einziges, evolutionär entstandenes Merkmal, sondern als eine Sammlung einzelner so genannter „psychologischer Mechanismen“ angesehen. Jeder psychologische Mechanismus, jedes Modul, ist demnach als ein eigenständiges Merkmal anzusehen, für das eine Selektionsgeschichte erzählt werden kann. Dabei, so die Annahme, stellt jedes Modul eine Lösung für ein Problem in der Umwelt unserer Vorfahren dar, der „Umwelt der

evolutionären Anpassung“ (*environment of evolutionary adaptedness*) (vgl. Cosmides und Tooby 1997).

Die Probleme, welche in der Umwelt der evolutionären Anpassung eine adaptive Antwort erforderten, werden als zahlreich angesehen. Dementsprechend sollte man laut der Evolutionären Psychologie auch erwarten, dass es eine Vielzahl von Modulen gibt. Zu den postulierten Problemen gehören z.B. Objekterkennung, Vermeidung von Räubern, Inzestvermeidung, Nahrungsmittelpräferenzen, Nahrungspflanzen identifizieren, Grammatik erlernen, Partnerwahl, Vermeidung von giftigen Schlangen, Werkzeuggebrauch, Interpretation von sozialen Situationen, Eifersucht, Freundschaft, Gesichtserkennung, Bildung von Allianzen und viele mehr (vgl. Tooby und Cosmides 1992, S. 110). Tatsächlich wird angenommen, dass hunderte oder gar tausende solcher Module zu erwarten sind.

Das jeweilige Problem für das ein Modul selektiert wurde stellt dessen „Domäne“ dar, d.h., jedes Modul wird nur auf Input reagieren, welcher der entsprechenden Domäne zuzuordnen ist. So wird ein Modul, das für Gesichtserkennung zuständig ist, nur auf Formen reagieren, die den formalen Anforderungen von Gesichtern entsprechen. Modularität bezeichnet also eine Eigenschaft des menschlichen Geistes, wobei „Module“ Einheiten bezeichnen, die sich durch einen bestimmten Aufgabenbereich, ihre Domäne, charakterisieren lassen und eine spezifische, adaptationistische Erklärung erfordern.¹⁴

Der von der Evolutionären Psychologie postulierte Aufbau des Geistes wird dann genutzt, um menschliche Verhaltensweisen zu erklären. Die Arbeitsweise der psychologischen Mechanismen und ihre ursprünglichen Funktionen erklären bestimmte Verhaltensweisen, die z.B. in allen Kulturen zu beobachten sind. So soll beispielsweise die Arbeitsweise des Moduls für Nahrungspräferenzen erklären, warum Menschen aus allen Kulturen besonders süße und fettige Speisen bevorzugen. Die Erklärung von menschlichem Verhalten gehört demnach zu den Zielen der Evolutionären Psychologie.

Die spezifischen Module im Geist konstituieren dabei die unveränderlichen Aspekte der angeborenen, menschlichen Natur. In diesem Zusammenhang lassen sich die Arbeitsweisen der Module mit Instinkten und Reflexen in Verbindung bringen. Module, so die Annahme, reagieren so automatisch wie Instinkte auf einen bestimmten Input. Variabilität im Verhalten wird laut Evolutionären Psychologen nur dadurch erreicht, dass

¹⁴ Wie ich im fünften Kapitel noch zeigen werde, kann die Theorie der Modularität des Geistes aber auch als eine These über die Architektur Gehirns interpretiert werden, die von evolutionären Überlegungen unabhängig ist.

es eine große Vielzahl von Modulen gibt: „Therefore, what is special about the human mind is not that it gave up ‚instinct‘ in order to become flexible, but that it proliferated ‚instincts‘- that is, content-specific problem-solving specializations [...]“ (Tooby und Cosmides 1992, S. 113). Es wird weiterhin angenommen, dass die psychologischen Mechanismen genetisch determiniert sind bzw. sein müssen, damit natürliche Selektion darauf wirken kann. Demnach liegt jedem Modul ein „genetisches Programm“ zugrunde, welches dessen grundlegendes Design festlegt (vgl. Pinker 1997, S. 21). Der menschliche Geist erscheint als im Wesentlichen unveränderbar und durch uralte, universale Mechanismen gesteuert.

1.2.1.2 Plastizität als Problem für die Annahme der massiven Modularität?

Der Mensch wird aber im Allgemeinen auch als ein Lebewesen beschrieben, das durch eine hohe Plastizität ausgezeichnet ist (z.B. Lerner 1984). Dazu gehört seine Anpassungsfähigkeit an die verschiedensten Umweltverhältnisse oder Änderungen der Umwelt. Das Mittel der Anpassung sind Verhaltensänderungen durch Lernen oder das Ausbilden von Gewohnheiten. Das Gehirn wird in diesem Kontext als ein Organ beschrieben, das diese Plastizität des Verhaltens ermöglicht, aber selbst auch Plastizität zeigt: „The human mind is not just an organ of behavioral plasticity par excellence; it is an organ of developmental plasticity par excellence“ (Sterelny 2003, S. 166). Unser Gehirn befähigt uns zum Lernen und zum Erwerben neuer Verhaltensweisen, die eine Reaktion auf veränderte Umweltbedingungen sein können. Der Prozess des Lernens wiederum beinhaltet und beruht selbst auf Veränderungen des Gehirns, auf dessen Plastizität. Wie die Betrachtung des Begriffs der Plastizität in den Kognitionswissenschaften gezeigt hat, wird die Plastizität des Gehirns oder die neuronale Plastizität häufig als Voraussetzung für die Fähigkeit des Lernens und jeder Verhaltensänderung betrachtet. Was ist nun das Verhältnis von Modularität und Plastizität im Fall von Geist und Gehirn? Bedingen sich Modularität und Plastizität in dieser Hinsicht oder besteht hier ein Konflikt?

Einige Autoren scheinen einen Konflikt zwischen der zu beobachtenden Plastizität des Menschen und der postulierten Modularität des Geistes anzunehmen. Ein gutes Beispiel für die Annahme, dass Modularität und Plastizität in einem Konflikt zueinander stehen, findet sich bei Sterelny (2012). Dort wird eine Theorie der menschlichen Evolution entworfen, die auch die speziellen kognitiven Fähigkeiten des Menschen erklären können

soll, aber sich entscheidend von dem Programm der Evolutionären Psychologie absetzt.¹⁵ Die Idee der massiven Modularität wird von Sterelny mit dem Hinweis auf die Plastizität des menschlichen Verhaltens abgelehnt:

If our minds are (mostly) ensembles of (largely) prewired modules, then human nature is largely the same everywhere and when. But we are pervasively and profoundly phenotypically plastic: our minds develop differently in different environments. (Sterelny 2012, S. 5)

Wenn der menschliche Geist hauptsächlich aus vorverdrahteten Modulen bestehen würde, so argumentiert Sterelny, dann müsste die kognitive Entwicklung von Menschen in allen Umwelten sehr ähnlich sein und wir könnten keine großen Unterschiede im menschlichen Verhalten feststellen. Die menschliche Natur wäre damit starr und festgelegt. Dies wird aber mit dem Hinweis auf die phänotypische Plastizität bestritten. Menschen entwickeln sich laut Sterelny in unterschiedlichen Umwelten eben unterschiedlich. Dazu gehört, dass sie in unterschiedlichen Umwelten unterschiedliches Verhalten zeigen.

Ein weiteres Beispiel für eine Position, die einen Konflikt zwischen Modularität und Plastizität sieht, findet sich bei Buller und Hardcastle (2000). Unter der Plastizität des Gehirns verstehen Buller und Hardcastle die Fähigkeit des Gehirns zur kontinuierlichen Umorganisation und zum Wachstum als Antwort auf Anforderungen der Umwelt. Beispielsweise würde beim Verlust eines Fingers, die entsprechende Gehirnregion im Kortex, welche auf den somatisch-sensorischen Input des Fingers reagierte, abnehmen. Die benachbarten Regionen dagegen würden sich ausdehnen, bis von der ehemals funktionalen Gehirnregion nichts mehr übrig bleibt (vgl. Buller und Hardcastle 2000, S. 311). Solche Änderungen sind nicht nur in kritischen Entwicklungsperioden, sondern während des ganzen Lebens möglich. Die beste Erklärung für die Plastizität des Gehirns besteht laut Buller und Hardcastle darin, dass alle Regionen im Gehirn nicht nur Input einer Sorte verarbeiten. Selbst spezialisierte Gehirnregionen erhalten ständig sekundären Input aus anderen Regionen, was durch Studien mit den bildgebenden Verfahren der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) bestätigt würde: „In each case, we see areas of cortex allegedly dedicated to processing one sort of information process very different sorts of information as well. And these areas change as the environmental stimuli change“ (Buller

¹⁵ Sterelny verwirft die zentrale Annahme der Evolutionären Psychologie, dass die Umwelt, in der sich die menschlichen kognitiven Fähigkeiten evolviert haben, stabil gewesen sei. Die Umwelt der menschlichen Evolution war laut Sterelny physikalisch und biologisch instabil. Dasselbe gilt für die soziale Umwelt des Menschen, die ebenfalls Veränderungen im Laufe der Zeit erfuhr (vgl. Sterelny 2012, S. 4-5). Sterelnys Ansatz lässt sich damit in die Reihe von Ansätzen einordnen, die Plastizität als eine evolutionäre Antwort auf komplexe, sich schnell ändernde Umwelten ansehen.

und Hardcastle 2000, S. 312). Diese Ergebnisse seien unvereinbar mit der Postulierung von spezialisierten Modulen, welche durch Domänenspezifität und Datenkapselung charakterisiert werden: „Brain plasticity belies the idea of encapsulated modularity, for our information-processing streams are not really separate streams at all“ (Buller und Hardcastle 2000, S. 311).¹⁶

Die Einwände, welche auf dem Begriff der Plastizität beruhen, können hier noch nicht erschöpfend behandelt werden, aber es sollte deutlich geworden sein, dass hier ein problematisches Verhältnis behauptet wird. Im fünften Kapitel werden die Einwände wieder aufgenommen und im Rahmen der mechanistischen Perspektive analysiert und so nachvollziehbarer. Dort wird sich auch zeigen, dass verschiedene Arten von Einwänden unterschieden werden können. Es bleibt festzuhalten, dass die Plastizität des Gehirns als Einwand genutzt wird, um gegen die These der massiven Modularität zu argumentieren, wie sie im Rahmen der evolutionären Psychologie vertreten wird. Während die Kritiker die Plastizität des Gehirns in Opposition mit der postulierten massiven Modularität sehen, wehren sich Vertreter der massiven Modularität des Geistes gegen die Einwände und verweisen auf die Verwendung der Begriffe in der Biologie. Die Behauptung ist, dass Modularität und Plastizität dort keineswegs als Gegensätze behandelt werden.

1.2.2 Der Verweis auf die Biologie

Als Reaktion auf Plastizitäts-Einwände, wird von Verteidigern der massiven Modularitäts-These häufig darauf hingewiesen, dass Modularität eine fundamentale und allgegenwärtige Eigenschaft von biologischen Systemen sei. Insofern das Gehirn (in der Literatur wird synonym auch „der Geist“ oder „das kognitive System“ genannt) auch ein biologisches System ist, sollten wir dementsprechend erwarten, dass es ebenfalls Modularität zeigt. Diese Argumentation findet sich beispielsweise bei Carruthers (2006, S. 13), aber besonders deutlich formulieren es Barrett und Kurzban (2006, 628): „Modularity is a fundamental property of living things at every level of organization; it might prove indispensable for understanding the structure of the mind as well.“

¹⁶ Buller und Hardcastle (2000) argumentieren auf mehreren Ebenen gegen die massive Modularität des Geistes. So spricht die Plastizität des Gehirns laut Buller und Hardcastle nicht nur gegen die Annahme von domänenspezifischen Modulen, sondern ist auch problematisch mit Hinblick auf die Behauptung, dass Module genetisch determiniert seien. Schließlich stellen sie auch zur Diskussion, ob Module als Adaptationen verstanden werden können oder ob nicht vielmehr die Plastizität des Gehirns selbst eine Adaptation sei (siehe Abschnitt 5.2.1).

Weiterhin wird von Vertretern der Evolutionären Psychologie dann behauptet, dass aus Sicht der Biologie Plastizität und Modularität in biologischen Systemen keinen Widerspruch darstellen. Manche Autoren behaupten darüber hinaus, dass Modularität im biologischen Kontext Plastizität erklärt, d.h., als eine Bedingung oder Begünstigung für Plastizität gesehen werden kann. Barrett und Kurzban (2006, S. 635) weisen darauf hin, dass der modulare Aufbau eines Systems Plastizität ermöglicht, da modulare Einheiten neu zusammengestellt und kombiniert werden können.

In diesem Zusammenhang wird der Vergleich mit dem Immunsystem gesucht. So sollen im Immunsystem Modularität und Plastizität miteinander einhergehen bzw. Modularität soll in diesem Fall die Bedingung für Plastizität sein. Die modulare Organisation des Immunsystems, so behaupten Barrett und Kurzban, ermöglicht dessen Plastizität, seine Fähigkeit den Organismus gegen vielfältige Erreger zu verteidigen und zu lernen. Die „modulare Architektur“ des „adaptiven Immunsystems“ soll dafür verantwortlich sein, dass es neuartige Erreger bekämpfen kann (Barrett und Kurzban 2006, S. 635):

Modern Humans encounter, fight, and overcome pathogens our ancestors never encountered. This is possible because of the ‚adaptive immune system‘, which has a modular architecture: In particular, structures on the surface of lymphocytes have exquisitely specific binding sites that ‚recognize‘ an antigen exactly because it takes only that particular epitope (antigen) as an input [...]. These recognition structures, surface immunoglobins, give the system its flexibility because of the many combinations – tokens- they come in. [...] *Modular architectures provide flexibility* because they allow components to be assembled and combined in novel ways.

Demnach geht die Plastizität des Immunsystems auf die Zusammenstellung und Neukombination von Modulen einher, welche die Oberflächen von Lymphozyten mit spezifischen Bindungsstellen ausstatten. Die Vielfalt von Lymphozyten mit ihren spezifischen Bindungsstellen erklärt dann, laut Barrett und Kurzban, warum das Immunsystem so viele verschiedene und neuartige Erreger erkennen und bekämpfen kann. Da das Gehirn auch ein biologisches System ist, so die weitere Folgerung, muss dieser Zusammenhang von Modularität und Plastizität dort auch gelten. Die Modularität des Gehirns erklärt in paralleler oder ähnlicher Weise die Plastizität des menschlichen Verhaltens durch die Möglichkeit der Neukombination von Modulen (vgl. Barrett und Kurzban 2006, S. 635).

Sowohl der Fall des Immunsystems als auch der Fall des Gehirns wird in dieser Arbeit ausführlich behandelt werden. Bei der späteren Analyse dieser Fälle müssen zwei Fragen beachtet werden: 1) Kann die Behauptung über den Zusammenhang zwischen Modularität und Plastizität im Fall des Immunsystems aufrechterhalten werden? 2) Lässt sich diese Annahme über das Verhältnis von Modularität und Plastizität sinnvoll auf das Gehirn übertragen?

Doch wie steht es nun mit dem Verhältnis von Modularität und Plastizität in der Biologie? Ist der Zusammenhang so unproblematisch wie von Evolutionären Psychologen behauptet wird? Tatsächlich, finden sich in der biologischen Literatur Hinweise darauf, dass das Verhältnis von Modularität und Plastizität als unproblematisch angesehen wird. Darüber hinaus wird der Zusammenhang zwischen diesen beiden Eigenschaften zum Teil auch als positiv dargestellt. Andererseits finden sich aber auch Autoren, die diese scheinbar so eindeutige Beziehung anders bewerten.

1.2.3 Unklarheiten in der Beziehung der biologischen Begriffe

Das Verhältnis von Modularität und Plastizität wird in der biologischen Literatur erstaunlich selten thematisiert, obwohl sich schon gezeigt hat, dass in einigen biologischen Disziplinen, wie der evolutionären Entwicklungsbiologie, beide Begriffe wichtige Rollen spielen. Zumindest scheint es, dass das Verhältnis von Modularität und Plastizität, wenn es thematisiert wird, von einigen Autoren als vollkommen unproblematisch behandelt wird.

In der Arbeit von Mary Jane West-Eberhard (2003) spielen die Begriffe Modularität und Plastizität eine zentrale Rolle. West-Eberhard versucht in ihrem beeindruckenden Werk zu einer Synthese von Evolutions- und Entwicklungstheorie beizutragen. Dazu wird eine Fülle von empirischem Material zusammengetragen und für die Synthese zentrale Begriffe werden untersucht. Zu diesen zentralen Begriffen gehören Modularität und Plastizität. West-Eberhard sieht zwischen diesen beiden Begriffen einen engen, durchweg positiven Zusammenhang, d.h., es wird ganz im Sinne der Evolutionären Psychologen angenommen, dass Modularität zur Plastizität eines Organismus beiträgt. Sie nennt ebenfalls das Immunsystem als Beispiel in dem Modularität als Voraussetzung für Plastizität zu sehen ist (vgl. West-Eberhard 2003, S. 58). Darüber hinaus werden weitere Beispiele genannt in denen Modularität zu einer Steigerung von Plastizität führt. Beispielsweise trägt laut West-Eberhard die gesteigerte morphologische Modularität bestimmter Gliedmaßen dazu bei, dass diese vielfältigere Aufgaben übernehmen können. Bei Krabben finden sich z.B. nur

leicht segmentierte Laufbeine und vielsegmentierte Beine, die mehrere Aufgaben übernehmen können. Die vielsegmentierten Beine zeigen laut West Eberhard eine höhere Modularität und damit eine höhere Plastizität:

Morphological modularity increases morphological and behavioral flexibility as well. A multi-segmented body or limb, for example, is more flexible than a unitary or less segmented one. [...] modularity yields an approach to continuously variable flexibility based on discrete parts. Modular parts, furthermore, can locally respond to different contingencies and engage in different tasks. (West-Eberhard 2003, S. 59)

Erst der modulare Aufbau von Organismen oder allgemein von biologischen Systemen soll diesen es ermöglichen, Plastizität zu zeigen. Damit wird ein Erklärungszusammenhang im Sinne der Evolutionären Psychologie postuliert: Die Modularität eines Systems soll dessen Plastizität erklären. Die Reorganisation und Rekombination von Modulen oder deren Möglichkeit lokal auf Veränderungen zu reagieren, sollen die Grundlage von Plastizität sein. Damit scheint sich das von der Evolutionären Psychologie gezeichnete Bild zu bestätigen.

Die Annahmen, dass das Verhältnis von Plastizität und Modularität unproblematisch sei, und dass die Modularität eines biologischen Systems dessen Plastizität erkläre, sind jedoch kein Konsens. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich, dass in der Literatur das Verhältnis von Modularität und Plastizität keineswegs so unproblematisch ist, wie es zunächst scheint. Michel Morange (2009) weist zu Recht darauf hin, dass das Verhältnis der modularen Organisation von Organismen und ihrer Plastizität unklar ist. Zwar wird von vielen Autoren die Bedeutung einer modularen Organisation für die Bereitstellung von Plastizität hervorgehoben, doch ein Problem sind dabei die genealogischen Zusammenhänge dieser Eigenschaften:

Reassortment and recombination of modules would generate plasticity. However, the genealogical relations between plasticity and modularity are not clear, some authors considering that plasticity can generate modularity as much as modularity favours plasticity (Morange 2009, S. 500).

Dies zeigt sich auch im Werk von West-Eberhard: Einerseits soll Modularität, wie oben dargestellt, zur Plastizität eines Organismus beitragen (vgl. West-Eberhard 2003, S. 59). Andererseits ist Plastizität für West-Eberhard die grundlegendere Eigenschaft von Organismen und geht der Modularität eines Systems scheinbar voraus: „So plasticity must have been an early universal property of living things. The universality of modularity is a

secondary, or ‚emergent‘ result of the universality of plasticity” (West-Eberhard 2003, S. 34). Modularität entsteht laut West-Eberhard in einem Organismus, wenn dessen Größe einen kritischen Wert überschreitet und interne Differenzierungen durch plastische Antworten auf lokal unterschiedliche Bedingungen entstehen, die wiederum zur Bildung von diskreten Teilen führen (vgl. ebd.). Plastizität bringt also Modularität hervor, aber andererseits begünstigt Modularität die Plastizität eines Organismus. Obwohl das genealogische Verhältnis bei West-Eberhard unklar bleibt, ist der Zusammenhang zwischen Modularität und Plastizität allerdings immer positiv bewertet.

In der biologischen Literatur finden sich aber auch Fälle, in denen Modularität und Plastizität scheinbar in einem gewissen Konflikt miteinander gesehen werden. Ich möchte an dieser Stelle die Arbeit von Lauren Ancel und Walter Fontana (2000) als einen solchen Fall anführen.

Ancel und Fontana simulieren die Evolution von RNA-Molekülen in computationalen Modellen. Die Faltung von RNA Sequenzen in sekundäre Strukturen bzw. Formen (*shapes*) dient als ein vereinfachtes Modell der Genotyp-Phänotyp Interaktion bzw. einer so genannten Genotyp-Phänotyp-Karte. Mit einem solch einfachen Modell wollen Ancel und Fontana Begriffe wie Plastizität und Modularität, aber auch Evolvierbarkeit (*evolvability*), Kanalisierung (*canalization*) und Epistase mit einem Fundament versehen und quantitativ bestimmbar machen.¹⁷ Diese Begriffe sind laut Ancel und Fontana zentral für ein Verständnis von phänotypischer Variabilität (vgl. Ancel und Fontana 2000, S. 242).

RNA-Moleküle zeigen Plastizität in dem Sinne, dass eine bestimmte Sequenz mehrere verschiedene Formen realisieren kann. Welche Form eine Sequenz annimmt bzw. realisiert, hängt von einer Umweltbedingung ab, der Temperatur. Ein RNA-Molekül wird in einer Umgebung mit Temperaturschwankungen daher zwischen verschiedenen Formen hin und her wechseln. Je länger die RNA in einer Form bleibt, desto größer ist die thermodynamische Stabilität dieser Form. Ancel und Fontana setzen nun in einem computationalen Modell (einer Simulation) eine Population von mutierenden und sich replizierenden RNA-Molekülen einem Selektionsdruck in Richtung einer vorher festgelegten, stabilen Zielform aus. Die Fitness eines RNA Moleküls wird in diesem Modell durch die Zeit bestimmt, die dieses in der Zielform verbringt. Es werden sich also solche Moleküle durchsetzen, die durch Mutation einen Genotyp ausbilden, welcher

¹⁷ Mit „Kanalisierung“ wird ebenfalls ein für die Entwicklungsbiologie zentraler Begriff angesprochen, welcher die Invarianz von phänotypischer Entwicklung gegenüber Veränderungen in der Umwelt erfassen soll. Durch Kanalisierung bleibt ein phänotypisches Merkmal relativ invariant, auch wenn Individuen wechselnden Umwelteinflüssen ausgesetzt sind. „Epistase“ bezeichnet den Grad der Wechselwirkungen zwischen Genen (z.B. auf unterschiedlichen Allelen) bei der Ausbildung eines Phänotyps.

zuverlässiger und unter einer größeren Bandbreite von Temperaturen die Zielform ausbildet. Dabei beobachten sie ein Phänomen, welches dem Effekt der genetischen Kanalisierung entspricht, und, dass die Plastizität der RNA-Moleküle abnimmt, je weiter diese sich der vorgegebenen Zielform annähern. Weiterhin zeigt sich ein Effekt, den Ancel und Fontana als Modularität bezeichnen: „The reduction of plasticity has, in addition to genetic canalization, a further side effect which is best characterized as modularity“ (Ancel und Fontana 2000, S. 275).

Die Modularität der RNA-Moleküle drückt sich darin aus, dass die sekundären Strukturen oder Formen, sich in Einheiten unterteilen lassen, die jeweils einen eigenen Schmelzpunkt haben. Erhitzt man RNA-Moleküle, die nicht modular sind, so durchlaufen diese mehrere verschiedene Formen (halt solche, die unter der gegebenen Temperatur am stabilsten sind) bevor sie sich vollständig auflösen. Doch ein modulares RNA-Molekül wird bei zunehmender Temperatur Stück für Stück schmelzen, während die anderen Teile in ihrer ursprünglichen Form verbleiben. Jedes Modul zeigt eine individuelle Schmelztemperatur, d.h., einzelne Module können sich auflösen, ohne dass andere Teile der Form zerstört werden (vgl. auch Wagner, Pavlicev und Cheverud 2007, S. 924-925).

Die Bildung von Modulen geht in dem Modell von Ancel und Fontana also mit einer Verminderung von Plastizität einher. Es scheint, als gäbe es hier einen Konflikt zwischen den Eigenschaften, welche durch die Begriffe Plastizität und Modularität bezeichnet werden. Zumindest so wie sie in diesem Modell definiert werden, führt die Zunahme der einen Eigenschaft zu einer Verminderung der anderen Eigenschaft. Ancel und Fontana verknüpfen in ihrer Interpretation dieser Befunde den Begriff der Modularität mit einem Widerstand gegen Wandel. In einem späteren Aufsatz spekulieren sie über die evolutionären Ursprünge von Modularität und stellen fest, dass Modularität möglicherweise ein Nebenprodukt von Selektion gegen Plastizität sein könnte:

While it is unclear how natural selection could generate modularity directly, there are many scenarios in which natural selection favors the reduction of plasticity. In our model, modularity arises as a necessary by-product of that reduction. It is the nature of modules to resist change; hence the process that produces modularity simultaneously leads to populations into evolutionary dead ends. By enabling variation at a new syntactical level, however, modularity may provide an escape from the evolutionary trap that produced it in the first place. (Ancel Meyers und Fontana 2005. S. 137)

Nun scheint es, als ob Ancel Meyers und Fontana (2005) gleichzeitig einen Lösungsvorschlag für diesen scheinbaren Widerspruch aufzeigen. Modularität liefert die

Möglichkeit für Variation auf einer höheren Ebene. Doch auch hier lassen sich weitere begriffliche Fragen stellen. Gibt es zwei Arten von Plastizität? Eine „fundamentale“ Plastizität, welche durch die Zunahme von Modularität reduziert wird, und eine „höherstufige“ Plastizität, die schließlich erst möglich ist, wenn das System in Module strukturiert worden ist? Hängt diese Unterscheidung mit der Unterscheidung von primärer und sekundärer Plastizität zusammen, die weiter oben in der historischen Betrachtung zum Plastizitätsbegriff bereits erwähnt wurde?¹⁸

Abgesehen von dem Problem der genealogischen Zusammenhänge zwischen Modularität und Plastizität, gibt es ein sprachliches Problem, welches die Klärung dieser Frage zusätzlich erschwert. Die Worte „Plastizität“ und „Modularität“ werden mit sehr unterschiedlichen Bedeutungen verwendet (vgl. Morange 2009, S. 500). Es ist also gar nicht so klar, dass Autoren auch vom gleichen Begriff ausgehen, wenn sie sich aufeinander beziehen.

Es sollte an dieser Stelle deutlich geworden sein, dass das Verhältnis von Modularität und Plastizität keineswegs so unproblematisch ist, wie es einige Autoren behaupten. Sowohl in der Debatte um die massive Modularität des Geistes, die in den Kognitionswissenschaften und der Philosophie des Geistes geführt wird, als auch innerhalb der Biologie hat sich gezeigt, dass das Verhältnis der beiden Begriffe (und der damit bezeichneten Phänomene) unklar bleibt.

Es gibt also eine Menge Klärungsbedarf, wenn man sich das Verhältnis der Begriffe Modularität und Plastizität in den Lebenswissenschaften vor Augen führt. Im nächsten Abschnitt soll nun ein philosophischer Kontext eingeführt werden, welcher die Mittel bietet, die Begriffe Modularität und Plastizität zu analysieren und in einem sinnvollen Zusammenhang zu betrachten.

1.3 Der philosophische Kontext: Mechanismen und wissenschaftliche Begriffe

In dieser Arbeit geht es um die Begriffe Modularität und Plastizität und deren Verhältnis zueinander. Wie sich gezeigt hat, handelt es sich in beiden Fällen um sehr weite Begriffe, die in sehr verschiedenen Bereichen und Disziplinen verwendet werden. Dadurch erscheint

¹⁸ Die Frage nach der Unterscheidung von primärer und sekundärer Plastizität wird im dritten Kapitel bei der Analyse des Begriffs Plastizität wieder aufgegriffen. Es wird sich zeigen, dass eine genauere Unterscheidung von verschiedenen Arten von umweltbezogener Variabilität hier zu einer Klärung beitragen kann.

eine Analyse des jeweiligen begrifflichen Kerns und des Verhältnisses schwierig und macht es erforderlich, einen philosophischen Kontext zu finden, der eine Beziehung der beiden Begriffe zulässt. Wichtig ist also eine Eingrenzung auf einen konkreten Rahmen, der aber immer noch breit genug ist, um verschiedene Spielarten der Begriffe in der Biologie und den Kognitionswissenschaften zu erfassen.

Um einen für die Frage dieser Arbeit geeigneten Kontext zu finden, wird die philosophische Theorie mechanistischer Erklärungen genutzt. Im weiteren Verlauf der Arbeit werde ich von der „mechanistischen Perspektive“ sprechen. An dieser Stelle werde ich darauf eingehen, was ich unter der mechanistischen Perspektive verstehe und inwiefern die mechanistische Perspektive als „epistemische“ Perspektive auf wissenschaftliche Begriffe zu verstehen ist. Weiterhin wird darauf eingegangen, wie sich in dieser Perspektive das Verhältnis von Modularität und Plastizität darstellt, und eine wichtige Einschränkung der mechanistischen Perspektive wird eingeräumt und erläutert. Allerdings kann hier zunächst nur eine Einführung gegeben werden. Alle hier angesprochenen Punkte werden im Verlauf der Arbeit aufgegriffen und mit Rückgriff auf die behandelten Begriffe und Beispiele genauer ausgeführt. So wird im Verlauf der Arbeit die hier eingenommene Perspektive noch deutlicher werden.

1.3.1 Die mechanistische Perspektive

Die Suche und die Formulierung von so genannten „mechanistischen Erklärungen“ haben seit den 1990er Jahren in der Wissenschaftstheorie, insbesondere in der Philosophie der Biologie, viel Aufmerksamkeit von Philosophen bekommen, da es sich scheinbar um epistemische Tätigkeiten handelt, welche die Lebenswissenschaften in besonderer Weise auszeichnen (vgl. Toepfer 2011, S. 818). Während z.B. in der Physik auf physikalische Gesetze und das *covering law*-Modell zurückgegriffen wird, um das Verhalten eines Systems zu beschreiben, findet sich in den Lebenswissenschaften häufig ein anderes Vorgehen zur Erklärung des Verhaltens von biologischen Systemen, wie z.B. eines Organismus oder einer Zelle.¹⁹

¹⁹ Die Redeweise von Mechanismen findet sich auch außerhalb der Lebenswissenschaften. Beispielsweise entwirft Jon Elster (2006 [1989]) ein Ansatz mechanistischer Erklärungen für komplexe soziale Phänomene. Inwiefern der Mechanismus-Begriff in diesen Kontexten angemessen ist oder sich von dem in den Lebenswissenschaften verwendeten Begriff unterscheidet, werde ich im Rahmen dieser Arbeit nicht thematisieren.

In der Wissenschaftstheorie sind die Arten von Erklärungen, die in der Biologie gesucht werden, als „mechanistische Erklärungen“ bekannt geworden. Mechanistische Erklärungen geben eine Beschreibung von den Teilen eines Systems, deren Aktivitäten oder Operationen und der Organisation dieser Teile, um zu zeigen, wie ein bestimmtes Systemverhalten durch eben diese Teile und ihre Aktivitäten hervorgebracht wird. Unter dem Label „neue mechanistische Philosophie“ (*new mechanistic philosophy*) sind in der Wissenschaftsphilosophie einige Ansätze besonders bekannt geworden. Zu den wichtigsten Ansätzen in diesem Bereich gehören z.B. die Arbeiten von Bechtel und Richardson (2010 [1993]), Glennan (1996) und Machamer, Darden und Craver (2000). Alle genannten Ansätze unterscheiden sich in der genauen Definition des Begriffs Mechanismus, haben aber gemeinsam, dass sie im Suchen und Entwickeln von mechanistischen Erklärungen eine zentrale epistemische Tätigkeit in den Lebenswissenschaften sehen.

In dieser Arbeit wird eine mechanistische Perspektive entwickelt, die auf den Ansatz von Bechtel und Richardson (2010 [1993]) und der daran anschließenden Literatur (z.B. Bechtel und Abrahamsen 2005 und Bechtel 2011) beruht, um einen Kontext zu schaffen, in dem die beiden Begriffe Modularität und Plastizität in Beziehung zu einander gebracht werden können. Der Ansatz von Bechtel und Richardson bietet sich aus verschiedenen Gründen besonders an, um eine Perspektive zu entwickeln, welche sich mit Hinblick auf die Fragestellung dieser Arbeit als fruchtbar erweisen wird.

Eine mechanistische Erklärung wird laut Bechtel und Richardson dann gegeben, wenn i) die in Hinblick auf ein bestimmtes Verhalten relevanten Teile eines Systems und deren Operationen (Aktivitäten) identifiziert werden und ii) eine Beschreibung der Operationen der Systemteile und deren Organisation gegeben wird, die zeigt, wie das betrachtete Verhalten aus diesen Operationen folgt (Bechtel und Richardson 2010 [1993], S. 17). Ein Vorteil des Ansatzes von Bechtel und Richardson (2010 [1993]) ist die Betonung der Bedeutung von Heuristiken beim Finden und Weiterentwickeln von mechanistischen Erklärungen. Sie zeigen anhand historischer Beispiele aus den Lebenswissenschaften, wie mechanistische Erklärungen postuliert und revidiert, teilweise fallengelassen und in neuer Form wiederentdeckt wurden.

Bei der Suche nach den für ein bestimmtes Verhalten relevanten Teilen spielen heuristische Strategien eine wichtige Rolle. Vor allem in der Biologie haben Forscher es mit komplexen Systemen zu tun, die ihr Innenleben nicht einfach preisgeben. Der Nutzen von heuristischen Strategien besteht laut Bechtel und Richardson auch im Versagen dieser Strategien. Gerade dadurch, dass sich bestimmte Annahmen, die in Bezug auf ein zu

untersuchendes System aufgestellt wurden, als falsch herausstellen, lernt man etwas über das System (vgl. Bechtel und Richardson 2010 [1993], S. 37). Durch Heuristiken gewonnenes Wissen ist immer vorläufig und kann sich als falsch herausstellen, aber dennoch tragen auch diese Fehlschläge zur weiteren Entwicklung einer mechanistischen Erklärung bei.

Dekomposition und Lokalisation sind laut Bechtel und Richardson zwei zentrale Strategien, die Forscher nutzen, um in komplexen, biologischen Systemen Teile und deren Operationen zu bestimmen, die für ein bestimmtes Verhalten dieses Systems verantwortlich sind. Zu diesen Strategien gehört auch die Annahme bestimmter Eigenschaften von biologischen Systemen, die wiederum durch bestimmte Begriffe eingefangen werden. Es kann also nach der Rolle bestimmter Begriffe bei der Produktion von mechanistischen Erklärungen gefragt werden. Hier wird deutlich inwiefern die mechanistische Perspektive als epistemische Perspektive verstanden werden kann. Nicht nur die inhaltliche Definition von Begriffen, sondern auch ihre Verwendung bei der Produktion von Wissen kann betrachtet werden. Die Verwendung der heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation und die Rolle, welche der Begriff der Modularität dabei spielt, werden im zweiten Kapitel im Detail dargestellt.

Wie bei anderen philosophischen Theorien, finden sich auch kritische Beiträge zur mechanistischen Theorie von Erklärungen. Besonders in der aktuellen Diskussion um die Theorie mechanistischer Erklärungen werden bestimmte philosophische Probleme aufgezeigt. Kritiker bezweifeln beispielsweise die allgemeine Gültigkeit des mechanistischen Erklärungsmodells in der Biologie. So bleibt z.B. fraglich, ob sich natürliche Selektion als Mechanismus rekonstruieren lässt (Skipper und Millstein 2005).²⁰ Andere Kritiker zeigen auf, dass es noch Unklarheiten und offene Fragen beim Thema Kausalität zwischen verschiedenen Ebenen eines Mechanismus gibt (*interlevel causation*) (Fazekas und Kertesz 2011).

Obwohl die Grenzen der mechanistischen Perspektive im nächsten Abschnitt noch thematisiert werden, können in dieser Arbeit nicht alle grundlegenden philosophischen Probleme in Bezug auf die mechanistische Position behandelt werden. Allerdings kann an dieser Stelle auf einen weiteren Vorteil des Ansatzes von Bechtel und Richardson hingewiesen werden: die ontologische Neutralität. Mit der Betonung von Heuristiken und der Vorläufigkeit von mechanistischen Erklärungen und die ständige Möglichkeit, dass

²⁰ Die Frage nach der Möglichkeit Selektionsprozesse als Mechanismus zu rekonstruieren wird im vierten Kapitel wieder aufgegriffen, wenn es darum geht die Theorie der klonalen Selektion im Immunsystem mechanistisch zu rekonstruieren (siehe Kapitel 4.1.2).

Erklärungen verbessert werden können, wird der Schwerpunkt auf epistemische Aspekte und die Forschungspraxis gelegt. Ontologische und metaphysische Fragen zur Natur von Mechanismen werden zunächst zurückgestellt. Bechtel und Richardson thematisieren nicht den ontologischen Status von Mechanismen oder die ontologischen oder metaphysischen Beziehungen zwischen einzelnen Ebenen oder Teilen eines Mechanismus. Auch in dieser Arbeit soll der ontologische Status von Mechanismen nicht thematisiert werden. Diese Frage ist nicht relevant für die Frage nach der begrifflichen Beziehung von Modularität und Plastizität. Es reicht für die Zwecke dieser Arbeit, eine ontologisch unbedenkliche Antwort auf die Frage, was ein Mechanismus sei, zu geben. Mechanismen können demnach als Repräsentation, Darstellungen oder Beschreibung aufgefasst werden, welche die Teile eines Systems, deren Operationen und Interaktionen und die Organisation des Systems in einer Weise darstellen, die zeigen soll, wie ein bestimmtes Verhalten des Systems daraus hervorgeht.

Die Verwendung des mechanistischen Ansatzes von Bechtel und Richardson (2010 [1993]) soll auch nicht auf eine Verteidigung dieses Ansatzes gegen jede mögliche Kritik hinauslaufen. Um eine Verteidigung handelt es sich, wenn man so will, nur in der Hinsicht, dass gezeigt werden kann, dass der mechanistische Ansatz fruchtbar ist, um einen Kontext herzustellen, in dem das Verhältnis von Modularität und Plastizität untersucht werden kann, und um die Unterscheidung von zwei grundlegenden, unterschiedlichen Modularitätsbegriffen sinnvoll auszubuchstabieren.

Dem Hinweis von Caianiello (2011) folgend, dass in der Biologie sich „Modul“ als neue Bezeichnung für die Teile eines Systems etablierte (siehe oben), wird die mechanistische Perspektive dementsprechend dazu genutzt, die Idee von Modulen als Teile in der Biologie auszuarbeiten. Die mechanistische Perspektive ermöglicht ein besseres Verständnis von Modulen als Teilen. Gleichzeitig erlaubt die Analyse des Begriffs der Modularität (und die Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität) eine Präzisierung des Teilbegriffs in Mechanismen (siehe Kapitel 2).

Weiterhin wird so bereits deutlich, dass in der Biologie mit dem Begriff der Modularität häufig auf die Organisation eines Systems Bezug genommen wird. Modularität bezeichnet dann die Organisation des Systems in Teile, die zwar im System integriert sind, aber auch eine gewisse, näher zu bestimmende Unabhängigkeit aufweisen. Anders als Modularität, beschreibt der Begriff der Plastizität ein biologisches System auf der Verhaltensebene. Geht man davon aus, dass die Begriffe sich auf unterschiedliche Beschreibungsebenen eines Systems beziehen, Modularität bezieht sich auf Organisation,

Plastizität auf das Verhalten eines Systems, dann kann die Frage nach dem Verhältnis von Modularität und Plastizität neu gestellt werden. Wie hängen diese Beschreibungsebenen zusammen? Die Organisation eines Systems ist Teil einer mechanistischen Beschreibung, die erklären soll, warum ein bestimmtes Verhalten zu beobachten ist. Erklärt die Modularität eines Systems dessen Plastizität? Wie sich noch zeigen wird, ist bei dieser Frage Vorsicht geboten, da Modularität auch eine triviale Rolle als Vorannahme für die Dekomposition eines Systems spielt. Die Frage muss also genauer gestellt werden: Spielt Modularität bei der Erklärung von Plastizität eine interessante Rolle? Die hier angesprochenen Punkte werden im Verlauf der Arbeit aufgegriffen und ausgearbeitet.

1.3.2 Die Grenzen der mechanistischen Perspektive

Es wurde bereits gesagt, dass sich die mechanistische Perspektive als sehr fruchtbar für die Thematik dieser Arbeit erweisen wird. Da es um das Verhältnis zweier biologischer Begriffe geht, ist es naheliegend eine philosophische Theorie als Kontext heranzuziehen, die vor allem erfassen will, was Erklärungen in den Lebenswissenschaften sind. Allerdings muss hier eine Einschränkung gemacht werden: Nicht alle Bereiche der Biologie sind alleine durch die mechanistische Perspektive zu erfassen. Innerhalb der Biologie gibt es verschiedene Strategien, das Verhalten von Systemen zu beschreiben und zu erklären.

Rasmus Winther (2006) führt eine für diesen Punkt interessante Unterscheidung zwischen zwei Arten von „Stilen der Theoriebildung“ (*styles of theorizing*) in der Biologie ein. In dem Stil der Theoriebildung, den Winther „kompositionelle Biologie“ (*compositional biology*) nennt, spielt die Suche nach Teilen und deren spezifischen Beiträge zu einem größeren Ganzen eine zentrale Rolle. Dieser Stil wird abgegrenzt von der „formalen Biologie“ (*formal biology*), wo vor allem Gebrauch von mathematischen Methoden und Modellen gemacht wird: „Whereas formal biology relies on mathematical laws and models, compositional biology investigates the concrete structures, mechanisms, and functions, through developmental and evolutionary time, of material parts and wholes“ (Winther 2006, S. 472).

Bestimmte Disziplinen innerhalb der Biologie tendieren dazu einen der beiden Stile zu bevorzugen; z.B. wird in der vergleichenden und funktionalen Morphologie, der Entwicklungsbiologie, der zellulären Biologie und der molekularen Biologie eher der kompositionelle Stil verwendet, während in der theoretischen Populationsgenetik und der theoretischen Ökologie eher der formale Stil Anwendung findet (vgl. Winther 2006, S.

471). Die fundamentalen Unterschiede zwischen den beiden Stilen liegen für Winther in der jeweiligen „Methodologie des Theorisierens“ (*methodologies of theorizing*) und nicht in unterschiedlichen Gegenstandsbereichen auf die sie angewendet werden. Beide Stile können auf das gleiche biologische System angewendet werden, wobei auch nicht-vereinbare Ergebnisse erreicht werden können.

Winther grenzt den Begriff des theoretischen Stils vom Begriff der theoretischen Perspektive ab (Winther 2006, S. 472). Der Begriff der theoretischen Perspektive zielt auf die jeweiligen spezifischen Arten von Fragen, Erklärung, Modellen und Methoden ab, die in einer ganz konkreten Disziplin verwendet werden.²¹ Dagegen bezieht sich der theoretische Stil auf allgemeine Strategien des Erklärens, Modellierens und Methoden, die verschiedene Disziplinen gemeinsam haben können. Der Stil der Theoriebildung ist gewissermaßen eine gröbere Einheit als die theoretische Perspektive. Beispielsweise teilen sich laut Winther vergleichende Morphologie, funktionale Morphologie und Entwicklungsbiologie den gleichen theoretischen Stil (nämlich den der kompositionellen Biologie), während jede Disziplin aber ihre eigene theoretische Perspektive hat, die sich z.B. durch die Art und Weise unterscheiden, wie Teile in der jeweiligen Disziplin und im konkreten Fall identifiziert werden. Die Kriterien für die Identifikation von Teilen bilden einen Aspekt der theoretischen Perspektive einer Disziplin, welche von Winther „Partitionsrahmen“ (*partitioning frame*) genannt wird (vgl. Winther 2006, S. 475).

Im theoretischen Stil der kompositionellen Biologie werden konkrete Strukturen, Funktionen und Mechanismen in den Vordergrund gerückt. Weiterhin ist diesem Stil ein bestimmter Typ von Erklärung eigen, den Winther „teilbasiert“ (*part-based*) nennt. Im Gegensatz dazu dominiert in der formalen Biologie der Typ der gesetzesbasierten (*law-based*) Erklärungen (vgl. Winther 2006, S. 473). Was Winther eine teilbasierte Erklärung nennt, entspricht im Wesentlichen einer mechanistischen Erklärung im Sinne von Bechtel und Richardson.

Der Begriff des Mechanismus, so wendet Winther allerdings ein, sollte nicht als definierend für die kompositionelle Biologie gesehen werden. Die Individuation und Identifikation von Mechanismen hängt in der kompositionellen Biologie mit der jeweiligen konkreten theoretischen Perspektive einer Disziplin und dem dazugehörigen Partitionsrahmen zusammen. Außerdem würde durch die Betonung von Mechanismen ein zu starker Fokus auf Funktionen gelegt werden. Laut Winther sollte der Begriff des Teils

²¹ Der Begriff der theoretischen Perspektive, den Winther (2006) verwendet und der hier auch angemessen erscheint, geht wesentlich auf die Arbeiten von Kauffman (1970) und Wimsatt (1972) zurück.

im Mittelpunkt der kompositionellen Biologie stehen, da nicht nur Funktionen, sondern, abhängig vom jeweiligen Partitionsrahmen, auch Strukturen als Kriterien für die Identifikation von Teilen herangezogen werden können (vgl. Winther 2006, S. 476).

Obwohl Winther hier zwei wichtige Punkte anspricht, kann sein Einwand nicht zeigen, dass Mechanismen eine untergeordnete Rolle spielen. Erstens kann ohne Probleme zugestanden werden, dass die Identifikation von Mechanismen von der jeweiligen theoretischen Perspektive abhängig ist. Denn das Gleiche gilt genauso für die Identifikation von Teilen. Zweitens wird sich noch zeigen, dass in der mechanistischen Perspektive sowohl funktionale, als auch strukturelle Kriterien eine wichtige Rolle spielen. Es ist zwar möglich, dass in einer bestimmten Disziplin eine Bevorzugung von funktionalen oder strukturellen Kriterien festgestellt werden kann. So werden in der funktionalen Morphologie Aktivitäten in untergeordnete Aktivitäten zerteilt, die nach rein funktionalen Kriterien identifiziert werden. Doch für eine mechanistische Erklärung einer Aktivität werden dann auch strukturelle Kriterien herangezogen, welche dazu dienen Aktivitäten in physikalischen Teilen zu lokalisieren.

Ob nun Mechanismen oder Teile als zentraler Begriff der kompositionellen Biologie verstanden werden, ist an dieser Stelle nicht entscheidend. Der Ort, an dem mechanistische Erklärungen eine große Rolle spielen, sind die Bereiche der Biologie, in denen der kompositionelle Stil bevorzugt wird. Es wird bei der Betrachtung der beiden großen Fallbeispiele in dieser Arbeit, die Plastizität des Immunsystems und die massive Modularität des Geistes, zu klären sein, ob diese in den Bereich der kompositionellen Biologie fallen.

1.4 Zusammenfassung und Ausblick

Bisher haben die Betrachtungen gezeigt, dass zwischen Modularität und Plastizität historische Berührungspunkte bestehen und beide Begriffe sich auf einen gemeinsamen Gegenstandsbereich, auf komplexe, biologische Systeme, beziehen. Das Verhältnis der beiden Begriffe spielt nicht nur in der Biologie eine Rolle, sondern auch in den Kognitionswissenschaften und der Philosophie. Die Beziehung der beiden Begriffe ist aber bisher wenig untersucht und unklar. Obwohl einige Autoren diese Beziehung als unproblematisch auffassen, hat sich gezeigt, dass es in der Modularität des Geistes Debatte, wo Plastizität und Modularität als vermeintliche Gegenspieler auftreten, einen hohen Klärungsbedarf gibt. Im Rahmen dieser Debatte wird, sowohl von Seiten der

Kognitionswissenschaften und der Psychologie als auch von Seiten der Philosophie, auf die allgemeine Gültigkeit der Begriffe für biologische Systeme verwiesen. Die Begriffe werden also als biologische Begriffe verwendet.

Die Verweise auf die Biologie machen eine Untersuchung der biologischen Begriffe nötig. Dafür ist es jedoch wichtig, einen theoretischen Kontext zu finden, der es ermöglicht die Beziehung genauer zu bestimmen. In dieser Arbeit wird die Theorie mechanistischer Erklärungen im Anschluss an Bechtel und Richardson (2010 [1993]) als ein solcher Kontext entwickelt.

Die Debatte um die Modularität des Geistes bietet einen interessanten Fall, in dem die Begriffe Modularität und Plastizität in Beziehung zueinander gebracht werden. Es hat sich gezeigt, dass es großen Klärungsbedarf gibt, was das Verhältnis dieser Begriffe in der Debatte angeht. Zur Klärung und besseren Nachvollziehbarkeit wird die Debatte nicht nur aus einer mechanistischen Perspektive rekonstruiert, sondern es ist auch wichtig ein konkretes Beispiel zu betrachten, das interessante Parallelen aufzeigt, aber bestimmte Schwierigkeiten vermeidet.

Neben dem Gehirn bietet sich das Immunsystem als interessanter Fall an, in dem die Begriffe Modularität und Plastizität Anwendung finden und Behauptungen über deren Verhältnis aufgestellt werden. Barrett und Kurzban (2006, S. 635) behaupten einen engen, positiven Zusammenhang zwischen Modularität und Plastizität im Immunsystem. Diese Behauptung gilt es zu überprüfen. Das Immunsystem und das Gehirn in der Debatte um die massive Modularität des Geistes dienen in dieser Arbeit als kontrastierende Fälle, welche die Konsequenzen aus der vorhergegangenen Begriffsanalyse unter der mechanistischen Perspektive aufzeigen. Im Fall der Debatte um die massive Modularität werden so bestimmte Unklarheiten nachvollziehbar und die Debatte lässt sich ordnen, indem verschiedene Fragen und Probleme in Bezug auf das Verhältnis von Modularität und Plastizität voneinander getrennt werden.

Ziel der Arbeit ist es, die begrifflichen Beziehungen zwischen zwei wissenschaftlichen Begriffen zu untersuchen, die auch in einer philosophisch relevanten Debatte eine Rolle spielen und diese Debatte zu ordnen. Dabei wird die unproblematische Annahme vorausgesetzt, dass begriffliche Beziehungen sich aus der Bedeutung von Begriffen ergeben. Weiterhin werde ich hier annehmen, dass die Bedeutung von Begriffen durch eine Analyse ihrer Verwendung bestimmt werden kann. Anstatt in einer formalen Analyse nach hinreichenden und notwendigen Kriterien zu suchen, werde ich den Gebrauch der Begriffe in der entsprechenden wissenschaftlichen Literatur als

Ausgangspunkt der Analyse nutzen. Der Gebrauch der Begriffe wird dann aus einer bestimmten philosophischen Perspektive analysiert, die oben als mechanistische Perspektive vorgestellt wurde.

Die Aufgabe der Philosophie wird häufig als kritische Überprüfung und Korrektur des Sprachgebrauchs gesehen. Die philosophische Beschäftigung mit wissenschaftlichen Begriffen, deren Analyse und Einordnung, kann dazu beitragen theoretische und begriffliche Unklarheiten aufzuzeigen und zu vermindern. Manchmal können begriffliche Unklarheiten auf diese Weise erst zu Tage gebracht werden. Diese Arbeit soll in dieser Hinsicht zeigen, dass im Verhältnis der beiden Begriffe Modularität und Plastizität Unklarheiten vorhanden sind, die in der Literatur häufig nicht beachtet werden. Diese Unklarheiten sollen für einen bestimmten Bereich sichtbar und nachvollziehbar gemacht und teilweise bereinigt werden.

Das Material für die begriffliche Analyse sind die bereits bestehenden philosophischen Beiträge, die eine Analyse der Begriffe Modularität oder Plastizität anstreben. Auch biologische Literatur und Wörterbucheinträge zu den Begriffen Modularität und Plastizität werden in dieser Arbeit verwendet. Darüber hinaus werden Lehrbücher der entsprechenden Disziplinen (Biologie, Kognitionswissenschaften, Immunologie) für die Rekonstruktion der Fallbeispiele genutzt.

Nachdem in diesem ersten Kapitel die Beziehung der Begriffe Modularität und Plastizität als Problem dargestellt und die Aufgabenstellung der Arbeit vorgestellt wurden, wird im zweiten Kapitel der biologische Begriff der Modularität betrachtet. Obwohl sich zunächst eine Begriffsvielfalt in der Biologie zeigt, wird im Rahmen der mechanistischen Perspektive ein begrifflicher Kern herausgearbeitet und eine wichtige, grundlegende Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität getroffen. Der Begriff der Modularität lässt sich über die epistemische Rolle erfassen, die allen unterschiedlichen Verwendungen des Begriffs in der kompositionellen Biologie gemeinsam ist. Diese Betrachtungen werden gleichzeitig dazu dienen, die hier eingenommene mechanistische Perspektive weiter auszubuchstabieren.

Das dritte Kapitel ist dem Begriff der Plastizität gewidmet, welcher ein System auf der Ebene des Verhaltens beschreibt und nicht wie Modularität auf der Ebene der Organisation. Es werden Unterscheidungen eingeführt, um Plastizität, verstanden als Fähigkeit der individuellen Anpassung von biologischen Systemen, von anderen umweltbezogenen Formen der Variabilität zu unterscheiden. Weiterhin werden zwei Arten

von Plastizität systematisch unterschieden. Auch Plastizität hat eine epistemische Dimension und es wird gezeigt, wie Plastizität aus mechanistischer Perspektive eine epistemische Herausforderung darstellt.

Das Immunsystem wird im vierten Kapitel als Beispiel im Detail untersucht. Dazu wird die Theorie der klonalen Selektion als mechanistische Erklärung für die Plastizität des Immunsystems rekonstruiert, um anschließend die Verwendung der Begriffe Modularität und Plastizität herauszuarbeiten und um den möglichen Erklärungszusammenhang zwischen Modularität und Plastizität zu überprüfen, welcher von Barrett und Kurzban (2006) behauptet wird.

Das fünfte Kapitel wird die Debatte um die massive Modularität des Geistes wieder aufgreifen und im Lichte der bisherigen Erkenntnisse interpretieren und nach der möglichen Opposition von Modularität und Plastizität hin untersuchen. Die Einwände gegen die These der massiven Modularität, welche sich auf Plastizität berufen, werden im Rahmen der mechanistischen Perspektive als Hinweise auf eine holistische Gegenposition deutlich. Weiterhin wird nach möglichen (spekulativen) Mechanismen gefragt, die die Plastizität im Fall des Gehirns analog zum Fall des Immunsystems erklären könnten.

Schließlich wird das sechste Kapitel die Erkenntnisse dieser Arbeit zusammentragen und die beiden Beispielfälle vergleichen. Darüber hinaus werden die gewonnenen Ergebnisse im größeren philosophischen Kontext eingeordnet und nach möglichen Interpretationen des Holismus gefragt, welcher der mechanistischen Strategie im Fall des Gehirns entgegentritt.

2 Modularität in biologischen Systemen

Im letzten Kapitel wurden die Begriffe Modularität und Plastizität vor allem in Form einer historischen Betrachtung und Annäherung eingeführt. Es hat sich gezeigt, dass beide Begriffe nicht nur in der Biologie verwendet werden, sondern auch in den Kognitionswissenschaften und der Psychologie Berührungspunkte in einer gemeinsamen Geschichte haben. Darüber hinaus finden die Begriffe natürlich auch Verwendung in philosophischen Debatten, die thematisch entsprechend nahe bei diesen Fächern liegen, wie etwa in der Philosophie des Geistes oder der Philosophie der Biologie.

In einigen philosophischen Debatten, aber auch in den Kognitionswissenschaften, wird Modularität mittlerweile häufig als biologischer Begriff verwendet und aufgefasst, d.h., als ein Begriff der vor allem eine Eigenschaft von lebendigen Systemen zum Ausdruck bringt. Dies hat sich beispielsweise auch in der Debatte um die Modularität des Geistes gezeigt, welche im ersten Kapitel kurz vorgestellt wurde. Mit der Verwendung des Begriffs geht dementsprechend häufig ein Verweis auf die Biologie und die theoretische Bedeutung des Begriffs in dieser Disziplin einher. Es wird z.B. auf seine allgemeine Gültigkeit für biologische Systeme hingewiesen (z.B. Barrett und Kurzban 2006, S. 628 und Carruthers 2006, S. 25). Die Art und Weise wie der Modularitätsbegriff in Bezug auf Geist und Kognition verwendet wird, vor allem die Verweise auf die Biologie, legen es nahe, sich den in der Biologie verwendeten Begriff von Modularität einmal genauer anzusehen. Dieses Kapitel widmet sich nun ausführlich dem Modularitätsbegriff und seiner theoretischen und epistemischen Rolle in der Biologie. Bevor mit der eigentlichen Analyse begonnen werden kann, sind einige Vorbemerkungen zur Eingrenzung und zum Vorgehen zu machen.

Die Idee, welche durch den Begriff der Modularität ausgedrückt werden soll, ist sehr abstrakt und in einer allgemeinen Formulierung auf Systeme unterschiedlichster Art anwendbar: Modularität meint, die Organisation von komplexen Systemen in, wie auch immer genau zu bestimmende, Untereinheiten. Wie sich gezeigt hat, stammt der Begriff ursprünglich aus anwendungsorientierten Wissenschaften wie den Ingenieurs- und Computerwissenschaften. Der Begriff wurde dann in den Kognitionswissenschaften aufgenommen und fand ebenfalls Einzug in die biologischen Disziplinen, wo er vor allem in der Evolutions- und der Entwicklungsbiologie mit schon vorhandenen, älteren Ideen verknüpft wurde. Besonders im relativ jungen Gebiet der evolutionären

Entwicklungsbiologie wurde Modularität seit Mitte der Neunziger einer der zentralen Schlüsselbegriffe. Von dort wurde der Begriff auch in andere biologische Disziplinen wie die Molekularbiologie und die Systembiologie transportiert (vgl. Caianiello 2011).

Aufgrund der hohen Abstraktheit des Begriffs findet sich ein theoretisches Interesse an Modularität auch in vielen anderen Disziplinen. So wird der Begriff nicht nur in den schon vorgestellten Disziplinen der Psychologie, Kognitionswissenschaften und Biologie verwendet, sondern auch in Bereichen wie Literaturwissenschaft, Mathematik, Sozialwissenschaften oder Kunst (vgl. z.B. Callebaut 2005 und Schilling 2003). Sogar die Organisation der Wissenschaft selbst lässt sich als „modular“ beschreiben und man kann von der „Modularität der Wissenschaft“ reden (Kronfeldner 2008).

Darüber hinaus kann die Allgemeinheit und große Bandbreite der Anwendungsmöglichkeiten des Begriffs dazu verleiten, eine allgemeine, disziplinübergreifende Systemtheorie der Modularität anzustreben (Schilling 2003). Eine solche Theorie würde dann eine Definition von Modularität liefern, die nicht nur für biologische Systeme gültig wäre. Eine vergleichende Perspektive macht allerdings deutlich, dass „Modul“ im konkreten Einzelfall zum Teil sehr unterschiedliche Dinge meinen kann, so dass nicht klar ist, ob eine solche umfassende Theorie überhaupt erfolgreich sein kann. Sandra Mitchell (2006) wendet weiterhin ein, dass eine umfassende Theorie von Modularität auch eine gewisse Gefahr in sich birgt, da die Identifikation von Modularität in den verschiedensten Arten von Systemen zu unvorsichtigen Folgerungen verleiten könne. Beinahe jedes System lässt sich auf einer sehr abstrakten Ebene als modular beschreiben, doch die kausalen Erklärungen, die wir suchen, um das Verhalten eines Systems zu erklären, finden sich nicht auf solch abstrakten Ebenen. Für solche Erklärungen muss wieder der konkrete Fall, das jeweilige System, betrachtet werden. So verfüge Modularität zwar über das Potenzial zu großer theoretischer Vereinheitlichung, doch laut Mitchell nimmt die Erklärungskraft des Begriffs ab oder läuft Gefahr verloren zu gehen, je allgemeiner der Begriff aufgefasst wird:

My point is that modularity per se is as abstract a property of a complex system as, say, being representable by a mathematical model. The methodologies of abstraction and idealization used to represent some real-world system in terms of a mathematical model can be instructive to those who study wildly diverse systems, but specific causal explanations for why certain behaviors obtain in a given system are not to be found at such an abstract level. Hence theoretical unification on the basis of abstractions as lofty as modularity comes, I believe, at the cost of explanatory precision. Once precision is required and attention to the details of a particular system/process is attempted, then the generality of the results - what is a module and how it behaves - will likely be limited. (Mitchell 2006, S. 101)

Für Mitchell ist im konkreten Fall ein operationalisierbarer, aber dafür in seiner Reichweite eingeschränkter Begriff von Modularität mit einer größeren Erklärungskraft ausgestattet. Zwar bestreitet sie nicht, dass es einen Nutzen haben kann Begriffe auf einer sehr abstrakten Ebene zu untersuchen, doch sollten wir immer Vorsichtig mit der Übertragung von Ergebnissen auf die jeweiligen Einzelfälle sein. Auch wenn die Tragweite eines solchen Argumentes hier nicht entschieden werden kann, so wird von Mitchell doch ein wichtiger Punkt angesprochen, der es nötig macht, die in diesem Kapitel angestrebte Begriffsdefinition von Modularität genauer zu bestimmen.

Es soll in dieser Arbeit kein Beitrag zu einer allgemeinen Theorie der Modularität geliefert werden. Der Focus dieser Arbeit wird auf die Verwendung und die Bedeutung des Modularitätsbegriffs im Bereich der Biologie bzw. der Lebenswissenschaften liegen, wobei Kognitionswissenschaften, Neurowissenschaften und zum Teil die Psychologie mit eingeschlossen werden, insofern sich diese Disziplinen mit einem biologischen System, dem Gehirn, befassen. Wie sich zeigen wird, ist es schon innerhalb dieses Bereiches schwierig, eine theoretische Definition von Modularität zu finden, welche abstrakt genug ist, um alle Verwendungen in der Biologie zu erfassen, aber dennoch Aussagekraft hat. Es gilt daher in diesem Bereich einen begrifflichen Kern zu identifizieren, welcher der Anwendung des Begriffs in den konkreten Einzelfällen bzw. im konkreten Kontext einer bestimmten Forschungsfrage dennoch gerecht wird.

Allgemein lässt sich für den hier behandelten Bereich der Lebenswissenschaften sagen, dass Modularität eine wichtige Eigenschaft von biologischen, komplexen Systemen erfassen soll: die Organisation von Systemen in relativ unabhängige Teilsysteme oder Teile. Dabei wird der Begriff auf verschiedenen Ebenen der biologischen Organisation angewendet und auf Systeme sehr unterschiedlicher Art bezogen, wie z.B. Gen-Netzwerke, Organismen, oder sogar evolvierende Abstammungslinien oder Ökosysteme.

Im ersten Teil dieses Kapitels (Abschnitt 2.1) werde ich die Verwendung des Modularitätsbegriffs in der Biologie genauer betrachten und zunächst beleuchten, wie die zwei theoretischen Perspektiven von Evolution- und Entwicklungsbiologie den Begriff durch die Zusammenführung mit schon vorhandenen Ideen unterschiedlich geprägt haben. In einem weiteren Schritt werde ich dann zeigen, dass die Begriffe „Modularität“ und „Modul“ in der Biologie keinesfalls einheitlich verwendet werden, sondern, dass sich vielmehr eine Pluralität von Verwendungen feststellen lässt. Eine einheitliche Definition von Modularität bzw. Modul, welche alle Verwendungen in den verschiedenen biologischen Disziplinen erfassen kann, ist nicht einfach zu geben. Was als Modul zählt

und welche Kriterien zu seiner Identifikation herangezogen werden, variiert nicht nur von Disziplin zu Disziplin, sondern selbst innerhalb einer Disziplin. Doch hinter der Pluralität von Verwendungen gibt es einen begrifflichen Kern von Modulen als Teilen, den ich aufzeigen werde und der erst im Rahmen der mechanistischen Perspektive ausbuchstabiert werden kann.

Die mechanistische Perspektive wird im zweiten Teil dieses Kapitels (Abschnitt 2.2) genutzt, um den Begriff der Modularität einer detaillierteren Analyse zugänglich und die Bestimmung eines begrifflichen Kerns möglich zu machen. Die mechanistische Perspektive erlaubt es, die Rolle des Begriffs Modularität bei der Erzeugung von Erklärungen, seine epistemische Funktion, zu berücksichtigen. Der Begriff der Modularität bietet sich als ein „Werkzeug“ im Umgang mit der Komplexität von biologischen Systemen an. Modularität erlaubt es den Wissenschaftlern, die ein bestimmtes System untersuchen, die Strategie der Dekomposition anzuwenden. Das zu untersuchende System kann in seine Einzelteile, seine Module, zerlegt werden, welche dann in ihrem Zusammenspiel oder separat weiter untersucht werden können. Die Anwendung der mechanistischen Perspektive hilft dabei, diese selbst weiter auszuarbeiten und so klarer und nachvollziehbarer zu machen. Die mechanistische Perspektive ermöglicht es, die Verwendung des Modularitätsbegriffs in einem bestimmten Bereich der Lebenswissenschaften zu erfassen, welcher sich durch den theoretischen Stil der kompositionellen Biologie (vgl. Winther 2006) von anderen Bereichen der Biologie unterscheiden lässt (Abschnitt 2.2.1). Gleichzeitig lässt die mechanistische Perspektive aber die diagnostizierte Pluralität von konkreten Moduldefinitionen in den jeweiligen Disziplinen zu. Weiterhin erlaubt die mechanistische Perspektive eine genauere Bestimmung von Kriterien, die Teile von komplexen Systemen erfüllen sollten, um als Module angesehen zu werden (Abschnitt 2.2.2). Dabei wird auch deutlich, dass mit Hilfe der mechanistischen Perspektive eine grundlegende begriffliche Unterscheidung von zwei Arten von Modularität eingeführt und sinnvoll ausbuchstabiert werden kann (Abschnitt 2.2.3). Die Unterscheidung zwischen struktureller und funktionaler Modularität war implizit zum Teil in der Literatur vorhanden und wird auch von Philosophen zum Teil explizit getroffen (z.B. Krohs 2009), aber bisher wurde sie wenig systematisch untersucht und ausgeführt.

2.1 Was ist Modularität in der Biologie?

Modularität soll, wie bereits im ersten Kapitel dargestellt, eine wichtige Eigenschaft der Organisation von komplexen, biologischen Systemen erfassen. Der Begriff der Modularität geht auch in der Biologie eng mit dem Begriff des Moduls einher.²² Ein System, welches als *modular* beschrieben wird, wird als aus Untereinheiten bestehend angesehen, welche als Module bezeichnet werden. Module bezeichnen also Teile eines biologischen Systems. Allerdings in einem sehr spezifischen und noch genauer zu bestimmenden Sinn.

Zunächst werden noch einmal die beiden theoretischen Perspektiven von Evolutions- und Entwicklungsbiologie betrachtet. In beiden Disziplinen wurde der Begriff mit bereits vorhandenen Ideen verknüpft. Diese Ideen werden noch einmal ausführlicher vorgestellt und es wird gezeigt, dass in beiden Disziplinen die Begriffe von Modularität und Modul funktionale und strukturelle Aspekte aufweisen. Eine rein funktionale Definition ist nicht ausreichend. Organismen werden in beiden Disziplinen als Untereinheiten bestehend angesehen, die sich funktional beschreiben lassen, aber auch bestimmten strukturellen Anforderungen genügen müssen, d.h., sie müssen in spezifischer Weise physikalisch lokalisierbar sein. Die Verwendung der Unterscheidung zwischen „funktional“ und „strukturell“ in dieser Arbeit wird im Verlauf dieser Analyse deutlicher werden und später im Rahmen der mechanistischen Perspektive viel spezifischer gefasst werden können (siehe Abschnitt 2.2.3). Anschließend wird es darum gehen, zu zeigen, dass sich in der Biologie eine Pluralität von Modularitätsbegriffen etabliert hat, die eine einheitliche Definition von Modularität in der Biologie schwierig und möglicherweise auch nicht wünschenswert macht.

Eine Gemeinsamkeit der diversen Modularitätsbegriffe ist allerdings, dass Modul als eine neue Bezeichnung für „Teil“ interpretiert werden kann. Auf einer sehr abstrakten Ebene kann also der begriffliche Kern der verschiedenen Modul-Begriffe darin gesehen werden, dass sie sich auf Teile eines biologischen Systems beziehen. Obwohl die Module eines Systems aufgrund von spezifischen, im jeweiligen disziplinären Kontext näher zu bestimmenden Kriterien identifiziert werden, lassen sich allgemeine,

²² Bei West-Eberhard (2003) findet sich interessanterweise, mit Hinweis auf die Debatte um die Modularität des Geistes, der Vorschlag auf den Begriff „Modul“ zu verzichten, obwohl Modularität zu den fundamentalen Eigenschaften von biologischen Systemen gezählt wird. West Eberhard schlägt vor, dass man zwar z.B. sagen könne „ein Organismus ist modular“, dass man aber nicht davon reden sollte, dass „ein Organismus aus Modulen zusammengesetzt ist“. Ich glaube, dass diese vorgeschlagene Redeweise nicht mit der tatsächlichen Anwendung der Begriffe in der Biologie übereinstimmen würde. Dort geht mit der Rede von Modularität die Rede von Modulen einher.

disziplinübergreifende Kriterien unter einer mechanistischen Perspektive bestimmen, wie sich weiter unten noch zeigen wird.

2.1.1 Evolution und Entwicklung: Zwei theoretische Perspektiven auf Modularität

Es wurde bereits im ersten Kapitel die Geschichte des Begriffs Modularität kurz skizziert. Dabei wurde auch aufgezeigt, dass sich die große Bedeutung des Begriffs für die Biologie erst ziemlich spät zeigte. Ab Mitte der 1990er finden sich dann allerdings ein reges theoretisches und empirisches Interesse an Modularität in der biologischen Literatur (vgl. Wagner, Pavlicev und Cheverud 2007). Obwohl Modularität mittlerweile in vielen biologischen Disziplinen prominent geworden ist, waren es zunächst die Entwicklungs- und Evolutionsbiologie, wo sich der Begriff etablieren konnte. Dabei ist bemerkenswert, dass sich der Begriff der Modularität sowohl in der Evolutions- als auch in der Entwicklungsbiologie als anschlussfähig in Bezug auf ältere, schon vorhandene Ideen zeigte. An dieser Stelle werde ich noch einmal etwas ausführlicher darauf eingehen, welche Ideen dies waren und welche theoretische Rolle dem Begriff in den beiden Disziplinen damit zukam.

Zunächst wird der Begriff des Entwicklungsmoduls behandelt, welcher die Modularität als Eigenschaft des Entwicklungsprozesses herausgreift. Weiterhin wird Modularität aus der evolutionären Perspektive behandelt, wobei zwei Sichtweisen voneinander unterschieden werden müssen: Modularität als Voraussetzung für adaptive Evolution und Modularität als evolviertes Merkmal. Schließlich werden Versuche der Integration von entwicklungsbiologischen und evolutionsbiologischen Perspektiven auf den Begriff Modularität in der Evolutionären Entwicklungsbiologie betrachtet. Keine dieser theoretischen Perspektiven ist, wie sich noch zeigen wird, dazu geeignet, den Modularitätsbegriff für die Biologie im Kern zu erfassen und auszubuchstabieren. Stattdessen findet sich selbst innerhalb der jeweiligen Disziplinen eine vielfältige und zum Teil uneinheitliche Verwendung des Begriffs.

2.1.1.1 Der Begriff des Entwicklungsmoduls

In der kurzen historischen Skizze im ersten Kapitel wurde bereits erwähnt, dass der Begriff Modularität bereits früh (ab den 1970er Jahren) Verwendung fand, um die Architektur von Pflanzen zu beschreiben. So wurde deren Aufbau aus morphologischen Einheiten, die bestimmte physiologische Aufgaben übernehmen (z.B. Triebe, die zu Blättern, Blüten, Dornen oder Ranken werden) durch diesen Begriff erfasst. In den 1990er Jahren erfuhr der morphologische Modulbegriff eine entwicklungsbiologische Umdeutung (vgl. Toepfer 2011, S. 647).

Der Begriff der Modularität basiert in der Entwicklungsbiologie auf der Entdeckung, dass während der embryonalen Entwicklung relativ autonome Einheiten, die auch Entwicklungsmodule (*developmental modules*) genannt werden, voneinander unterschieden werden können. Die empirische Basis für diese Einheiten ist die Beobachtung, dass bestimmte Teile eines Embryos sich mehr oder weniger unabhängig vom restlichen Organismus entwickeln können. Sie sind nicht an den Kontext gebunden, in dem sie erscheinen. Beispiele für Entwicklungsmodule sind die Ansätze von Gliedmaßen (*limb buds*) oder Zahnkeime (vgl. Wagner, Mezey und Calabretta 2005, S. 34). Die Ansätze von Gliedmaßen stellen embryonale Regionen dar, die über eine interne Strukturierung und Integration verfügen. Diese Gewebestücke können dem Organismus entnommen und an anderer Stelle angesetzt werden, ohne dass sie ihre fundamentale Struktur und Identität verlieren würden (vgl. Bolker 2000, S. 771). Ein Armanatz, welcher durch den Eingriff eines Experimentators in seiner Position verändert wird, wird also weiterhin einen Arm ausbilden, auch wenn er beispielsweise am Unterkörper angebracht wurde, wo normalerweise Beine entstehen sollten.

Die Eigenschaft von sich entwickelnden Organismen, in relativ autonome Einheiten zerlegbar zu sein, war bereits unter dem Begriff der Dissoziation (*dissociation*) bekannt (Raff 1996). Schon früh in der experimentellen Embryologie und der Entwicklungsbiologie setzte sich das Bild des mosaikartigen Embryos durch. Experimentatoren stören bestimmte Prozesse oder entfernen Teile während der Entwicklung, um herauszufinden, worin deren Beitrag zur Entwicklung besteht. Dabei wird davon ausgegangen, dass die Störung in einem Teil des Embryos nur wenige Auswirkungen auf den Rest der Entwicklung hat. Die Modularität eines Entwicklungssystems, so die Idee, ermöglicht auch die Veränderung eines Embryoteils,

ohne Änderungen in anderen Teilen des Embryos, die möglicherweise schädlich sein könnten (vgl. Raff 1996, S. 334).

Allerdings findet sich in der Entwicklungsbiologie keineswegs eine einheitliche Verwendung oder Definition des Begriffs Modularität oder des Begriffs des Entwicklungsmoduls. Der Begriff des Entwicklungsmoduls, so stellt Werner Callebaut fest, ist in den wenigsten Fällen klar definiert, sondern wird auf eine Reihe von Strukturen und Prozesse angewendet, mit denen Entwicklungsbiologen traditionell befasst sind: „Although many of the structures and processes with which developmental biologists have been traditionally concerned are readily referred to as ‚developmental modules,‘ it is not always clear what this is supposed to mean or imply“ (Callebaut 2005, S. 12). Jedes Untersystem, das quasi-autonomes Verhalten während der Entwicklung zeigt, qualifiziert sich als Entwicklungsmodul (vgl. auch Raff und Raff 2000). Beispielsweise zeigen sich morphologische Einheiten, wie die schon erwähnten Ansätze von Gliedmaßen oder auch Organe, während der Entwicklung als relativ autonome Einheiten in Bezug auf Formbildung und Differenzierung. Die Verwendung des Begriffs „Entwicklungsmodul“ ist aber nicht auf die Ebene der Körperteile und Organe beschränkt. Vielmehr wird der Begriff dazu genutzt während der Entwicklung stabile Einheiten auf jeder Ebene der biologischen Organisation herauszugreifen. Auf der molekularen Ebene werden beispielsweise autonome Signalkaskaden oder Netzwerke von interagierenden Genen als Entwicklungsmodule betrachtet (vgl. Schlosser 2004, S. 527). Dabei sind Zusammenhänge zwischen Modulen auf den jeweiligen Ebenen nicht immer ganz klar.

Statt einer einheitlichen theoretischen oder formalen Definition findet sich in der Entwicklungsbiologie eine Vielzahl von operationalen Definitionen, wie Bolker (2000) bemerkt. Diese operationalen Definition, oder Arbeitshypothesen zur Modularität, sind lokale Definition, die von mehreren Faktoren abhängig sind, wie dem jeweils zu untersuchenden Organismus, das betrachtete System, oder die Fragestellung: „Working hypotheses of modularity are operational definitions, devised and refined according to the particular experimental organism, system, or circumstances. They may not be philosophically explicit, but they work“ (Bolker 2000, S. 771). Welche Ebene oder Ebenen eine bestimmte Definition von Modul umfasst, ist dabei genauso kontextabhängig.

Die kontextsensitiven, lokalen Definitionen von Modularität tragen laut Bolker auf zwei Arten zur Forschung bei. Erstens kann eine lokale Definition von „Modul“ dazu beitragen einen schon bekannten Entwicklungsmechanismus weiter auszuarbeiten. Module werden häufig durch ihre Funktion in einem bestimmten Mechanismus bestimmt und dann

mit spezifischen Komponenten in Verbindung gebracht. Beispielsweise werden „Regulormodule“ der Genexpression als DNS-Fragmente definiert, die über ihre regulierende Funktion zur Gesamtregulation eines Entwicklungsprozesses beitragen. Dabei ist der Mechanismus der Regulation weitestgehend bekannt. Die Postulierung von bestimmten Regulormodulen kann durch experimentelle Strategien dann überprüft werden und der Mechanismus entsprechend ergänzt oder berichtigt werden (vgl. Bolker 2000, S. 772). Zweitens kann die jeweilige lokale Definition von „Modul“ dazu beitragen, Entwicklungsmechanismen erst zu entdecken: „In fact, carefully defining developmental units or modules is a key first step in the pursuit of underlying genetic mechanisms [...]“ (ebd., S. 772). Wie sich noch zeigen wird, sind diese Befunde, aus der mechanistischen Perspektive gesehen, keineswegs überraschend, sondern spiegeln die heuristische Rolle des Begriffs der Modularität wieder.

Es muss festgehalten werden, dass der Begriff des Entwicklungsmoduls nicht einheitlich verwendet wird. Was als Entwicklungsmodul angesehen wird, die jeweilige konkrete Definition ist abhängig von dem jeweiligen Kontext. Je nach Fragestellung und betrachteter Ebene der biologischen Organisation werden unterschiedliche operationale Definitionen verwendet. Eine einheitliche theoretische oder philosophische Definition fehlt. Allerdings werden Entwicklungsmodule im jeweils konkreten Fall sowohl über strukturelle als auch funktionale Kriterien definiert. Neben der physikalischen Verortung im sich entwickelnden Embryo oder der näheren Bestimmung von Modulen als DNS-Fragmente sind auch funktionale Kriterien, das Verhalten und die Funktion des Moduls im Entwicklungsprozess relevant.

2.1.1.2 Modularität als Bedingung für adaptive Evolution

In der Evolutionsbiologie wurde der Begriff der Modularität im Lichte einer älteren Idee interpretiert, welche mit dem Begriff der Quasi-Unabhängigkeit (*quasi-independence*) verbunden ist. „Quasi-Unabhängigkeit“ bezeichnet eine Idee, die schon seit den 1970er Jahren in der Evolutionsbiologie vertreten wurde und durch Richard Lewontin (z.B. Lewontin 1978) bekannt geworden ist. Zusammen mit Kontinuität (*continuity*) ist Quasi-Unabhängigkeit laut Lewontin eine notwendige Bedingung für adaptive Evolution, d.h., Evolution durch natürliche Selektion. Kontinuität meint dabei, dass kleine Veränderungen an einem Merkmal nur kleine Auswirkungen auf die ökologische Relation des Organismus zu seiner Umwelt haben dürfen. Eine kleine Veränderung des Fellmusters, darf

beispielsweise nicht dazu führen, dass der Organismus plötzlich für völlig neue Räuber attraktiv ist, oder dass er von potentiellen sexuellen Partnern nicht mehr erkannt wird. Quasi-Unabhängigkeit meint, dass sich einzelne Merkmale verändern können (z.B. durch die phänotypischen Auswirkungen von Mutationen), ohne dass sich andere Merkmale in einer Art verändern, die einen möglichen selektiven Vorteil aufheben würde (vgl. Lewontin 1978, S. 169). Die schrittweise Veränderung von Merkmalen (oder bestimmten Merkmalsgruppen) im Laufe der Evolution wäre nicht möglich, ohne dass Merkmale unabhängig voneinander variieren können (vgl. Gilbert und Burian 2003, S. 65).

Module sind im Sinne der Quasi-Unabhängigkeit also relativ unabhängige Merkmale oder Gruppen von Merkmalen, die offen für eine schrittweise Veränderung durch das Wirken von natürlicher Selektion sind. Aus dieser Perspektive heraus etablierte sich auch die Redeweise von „Selektionsmodulen“ oder „evolutionären Modulen“ (vgl. Brandon 1999 und 2004).

Robert Brandon (1999) entwickelt im Anschluss an Lewontins Begriff der Quasi-Unabhängigkeit den Begriff des „Selektionsmoduls“ (*modules of selection*). Module der Selektion sind laut Brandon auch als die Einheiten der Selektion (*units of selection*) zu verstehen. Es handelt sich um Teile eines Ganzen, die sich über evolutionäre Zeiträume hinweg mehr oder weniger unabhängig von anderen Einheiten dieses Ganzen verändern können. So sollten beispielsweise die Vordergliedmaßen von Säugetieren als Einheiten der Selektion gesehen werden. Fledermäuse, Wale und Menschen verfügen alle über funktional und anatomisch angepasste Vordergliedmaßen. Diese unterschiedlichen Arten von Vordergliedmaßen sind Homologe, die von einem gemeinsamen Vorfahren stammen, wo sie nur dem Laufen dienten. Die spezialisierten Vordergliedmaßen konnten relativ unabhängig von anderen Merkmalen, wie z.B. den Augen oder dem Blutkreislauf, evolvieren (vgl. Brandon 1999, S. 174).

Der Begriff des Selektionsmoduls hat laut Brandon zwei Komponenten. Es müssen zwei Bedingungen erfüllt sein, damit etwas als Selektionsmodul bezeichnet werden kann. Die erste Bedingung ist funktional: „Something is going to count as a unit or module of selection only if it, as a whole, serves a primary ecological function“ (Brandon 1999, S. 174). Ein Modul ist in diesem Zusammenhang eine funktionale Einheit, insofern es eine Funktion in der Interaktion zwischen Organismus und Umwelt erfüllen muss. Brandon verdeutlicht diesen Punkt am Beispiel der Flügelmuster von Schmetterlingen. Wenn beispielsweise die Funktion der Flügelmuster der Schmetterling-Spezies *Limenitis archippus* Mimikry wäre, also die Nachahmung einer giftigen Spezies, um Fressfeinde

abzuwehren, dann kann nur das Flügelmuster als Ganzes ein Modul sein. Einzelne Flecken des Musters hätten keine eigene Funktion. Bei anderen Schmetterlingsarten finden sich große Flecken, die wie Augen aussehen. In diesen Fällen haben die Flecken selbst die Funktion Fressfeinde abzuschrecken, nicht das Flügelmuster als Ganzes. Solche Flecken könnten laut Brandon dann für sich genommen Einheiten der Selektion sein. Sie würden zumindest das erste Kriterium erfüllen (vgl. Brandon 1999, S. 174-175).

Interessanterweise führt Brandon auch ein strukturelles Kriterium für Module der Selektion an. Dabei geht es um eine Anforderung an die genetische Architektur (*genetic architecture*) oder die so genannte Genotyp-Phänotyp-Karte (*genotype-phenotype map*). Die Idee einer modularen Genotyp-Phänotyp-Karte geht nicht nur auf Lewontins Idee der Quasi-Unabhängigkeit zurück, sondern wurde auch schon von John Bonner (1988) mit dem Begriff des Gennetzes (*gene net*) vorweggenommen. Wagner und Altenberg (1996) drücken die gleiche Idee durch den Begriff der Genotyp-Phänotyp-Karte aus. Die Gene, welche Einfluss auf ein Merkmal oder eine Gruppe von Merkmalen haben, dürfen nur schwachen Einfluss auf andere Merkmale haben. Gennetze oder Genmodule sind also dadurch ausgezeichnet, dass genetische Interaktionen innerhalb eines solchen Netzes bestehen, aber nur im geringen Ausmaß nach außen. Selektion kann so auf ein Merkmal oder einen Komplex von Merkmalen wirken, die unterschiedlich große Fitnessvorteile in Bezug auf eine spezifische Funktion bieten, ohne dass die gesamte Genotyp-Phänotyp-Karte gestört wird (vgl. Brandon 1999, S. 175). Anders ausgedrückt, es darf nur wenig pleiotropische Effekte²³ zwischen den Genen zweier Merkmalskomplexe geben (siehe Abbildung 1).

²³ Pleiotropie bezeichnet die Veränderung von mehreren phänotypischen Merkmalen durch die Änderung eines einzelnen Genes. Pleiotropische Effekte treten also dann auf, wenn durch die Mutation eines einzelnen Genes mehr als ein phänotypisches Merkmal verändert wird.

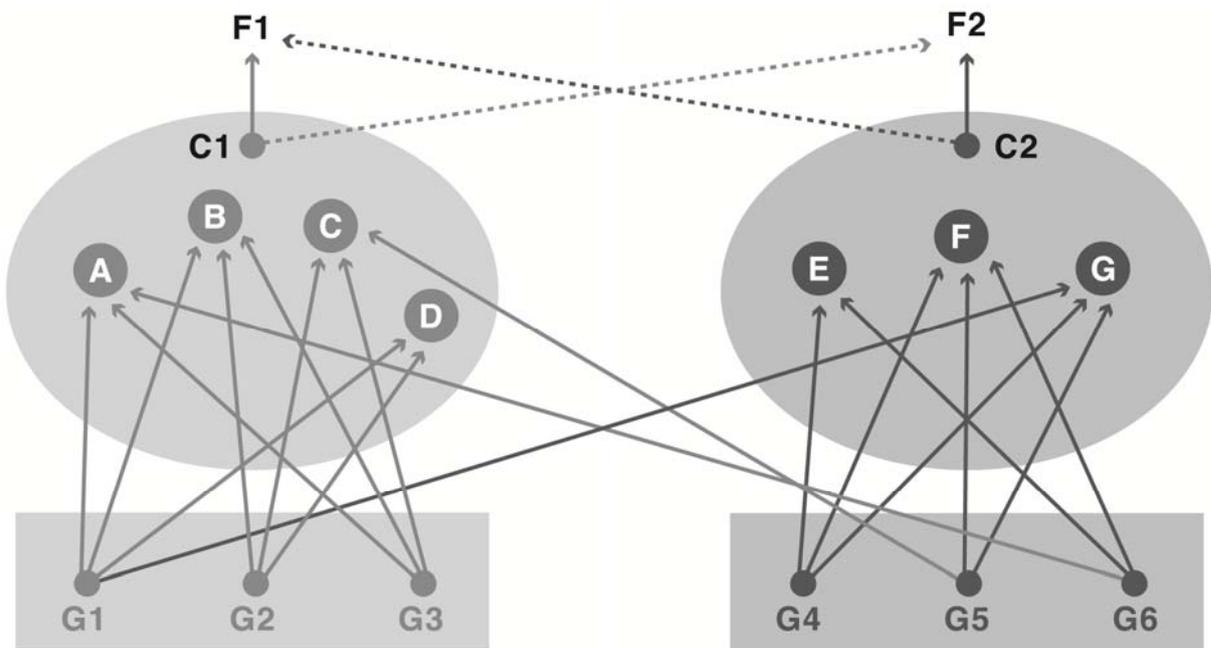


Abbildung 1: Module der Selektion (eigene Darstellung nach Wagner und Altenberg 1996, S. 971). Die Abbildung zeigt, wie die Merkmalskomplexe C1 (bestehend aus den Merkmalen A, B, C und D) und C2 (bestehend aus den Merkmalen E, F und G) die beiden Bedingungen erfüllen, die Brandon (1999) herausarbeitet. Als Module der Selektion haben beide Merkmalskomplexe eine primäre Funktion. C1 hat die Funktion F1 und C2 hat die Funktion F2. Obwohl C1 auch schwachen Einfluss auf F2 und andersherum hat (angedeutet durch die gestrichelten Pfeile), verstößt dies nicht gegen die Anforderung, dass Module *relativ* unabhängige Funktionen haben sollen. G1 bis G6 sollen Gene und ihre durch Pfeile angedeuteten Effekte auf die Merkmale A bis G darstellen. Die genetische Architektur von C1 und C2 erfüllt die zweite Bedingung. Die pleiotropischen Effekte innerhalb eines Merkmalskomplexes sind größer als die zwischen C1 und C2.

Ein wichtiges Ergebnis bei der Betrachtung des Begriffs der evolutionären Modularität im Sinne der Quasi-Unabhängigkeit kann hier bereits festgehalten werden: Bei der Identifikation von Modulen der Selektion sind funktionale und strukturelle Aspekte relevant. Module müssen i) funktionale Einheiten sein, aber ii) auch die zugrunde liegende genetische Architektur muss modular sein. So setzt Modularität in diesem Sinne voraus, dass nur geringe pleiotropische Effekte zwischen Gennetzen vorliegen.

Mit dem Begriff der Modularität wird in dem hier aufgezeigten Sinne eine notwendige Bedingung für Evolution durch natürliche Selektion aufgezeigt. Wie lässt sich diese Verwendung des Begriffs einordnen? Laut Brandon (2005, 51-52) und Callebaut (2005, S. 7) kann das Argument von Lewontin als transzendentes Argument für die Allgegenwart von Modularität in biologischen Systemen rekonstruiert werden:

P1: Quasi-Unabhängigkeit oder Modularität ist eine notwendige Voraussetzung für adaptive Evolution (und damit die Existenz von Adaptationen).

P2: Das Phänomen der adaptiven Evolution ist real (es existieren Adaptationen).

K: Die Quasi-Unabhängigkeit oder Modularität von Merkmalen muss real sein.

Es ist in dem Sinne als transzendentes Argument zu verstehen, als dass Modularität hier als notwendige Bedingung für die Existenz des Phänomens der Adaptation angesehen wird. Adaptive Evolution, die das Phänomen der Adaptation, die Anpasstheit von Organismen an ihre Umwelt- und Lebensbedingungen, hervorbringt, setzt demnach die Quasi-Unabhängigkeit oder Modularität von Merkmalen notwendig voraus. Entsprechend kann demnach gefolgert werden, dass wenn das Phänomen der Adaptation real ist, auch die Quasi-Unabhängigkeit oder Modularität real sein muss.

Brandon (2005) führt zwei Vorbehalte gegenüber dieser Art von Argumenten an. Erstens ist diese Art von Argument nicht explanatorisch. Auch wenn es sich um ein Argument für die Existenz von Modulen der Selektion handelt, so wird die Existenz dieser Module durch das transzendente Argument nicht erklärt. Man könnte laut Brandon auch ein analoges Argument für die Existenz der Sonne konstruieren (vgl. Brandon 2005, S. 52):

P1: Sonnenlicht ist eine notwendige Bedingung für die Existenz von Pflanzen auf der Erde.

P2: Es existieren Pflanzen auf der Erde.

K: Die Sonne muss existieren.

Obwohl es sich um ein gültiges Argument für die Existenz der Sonne handelt, erklärt es nicht, warum die Sonne existiert. Zweitens müssen wir vorsichtig mit dieser Art von Argumenten sein, da wir laut Brandon nicht sagen können, ob ein solches Argument wirklich notwendige Relationen in der Welt erfasst, oder ob nicht vielleicht einfach die Grenzen unseres Verständnisses von der Welt aufgezeigt werden (Brandon 2005, S. 52):

The argument is supposed to reflect necessary relations in the world, but may unwittingly reflect limitations on our understanding of the world. We cannot imagine adaptive evolution without quasi independence and/or gene nets. But perhaps that is a limitation of our understanding, not a limitation on how the world works.

Will man erklären, warum ein Phänomen wie Modularität existiert, muss man die Perspektive ändern und Modularität selbst als Phänomen in den Blick nehmen. Man kann dann nach den (evolutionären) Mechanismen fragen, die dieses Phänomen hervorbringen. Und tatsächlich wird im Rahmen der evolutionären Perspektive Modularität auch als gewissermaßen abstraktes Merkmal von Organismen betrachtet, dass eine evolutionäre Vergangenheit hat.

2.1.1.3 Modularität als evolviertes Merkmal

Modularität ist aus evolutionärer Sichtweise zum einen also als notwendige Bedingung für adaptive Evolution interessant. Aber Modularität wird auch als abstraktes Merkmal von Organismen selbst zum Bestandteil evolutionärer Überlegungen. So stellen sich einige Theoretiker die Frage, durch welche evolutionären Prozesse Modularität hervorgebracht werden kann (z.B. Wagner 1996 und Wagner und Altenberg 1996).

Der Begriff der Modularität als das Produkt von evolutionären Prozessen kann unterschieden werden von einem Begriff der Modularität, welcher diese als eine „primäre Eigenschaft“ der Organisation von Organismen sieht (vgl. Wagner 1996, S. 38). Der Begriff der Modularität kann also, wie im Fall der Quasi-Unabhängigkeit, eine notwendige Eigenschaft der Bauweise (des Designs) von komplexen, biologischen Systemen bezeichnen. Modularität ergibt sich in dieser Sichtweise aus den Prinzipien nach denen biologische, sich selbst erhaltende und evolvierte Systeme organisiert sein müssen.²⁴ Versteht man Modularität aber als Produkt der Evolution, so lassen sich eine Reihe von Fragen zur evolutionären Geschichte dieses Merkmals stellen.

Eine wichtige Frage ist dabei, ob Modularität das Ergebnis von direkter oder indirekter Selektion ist. So wurde beispielsweise Modularität im Modell von Ancel und Fontana (2000) als Nebenprodukt aufgefasst, welches das Ergebnis von Selektion für Stabilität ist (siehe Kapitel 1). Wagner, Pavlicev und Cheverud (2007) argumentieren, dass Modularität im Gegensatz zu anderen Merkmalen eines Organismus als eine abstrakte Eigenschaft anzusehen ist und daher gar nicht das Ergebnis von direkter Selektion sein kann. Modularität bezieht sich als abstraktes Merkmal laut Wagner, Pavlicev und Cheverud auf die Muster von funktionalen oder molekularen Interaktionen oder die

²⁴ Diese Art von Design-Argument wird in ähnlicher Weise auch für die massive Modularität des Geistes vertreten (Carruthers 2006). Das Argument von Carruthers wird im fünften Kapitel vorgestellt. Die Logik dieser Argumente verweist auch auf Überlegungen von Simon (1962).

Verteilung von Mutationseffekten auf den Phänotyp. Damit interagiert das Merkmal Modularität nicht direkt mit der Umwelt und kann nicht direkt zur Fitness eines Organismus beitragen. Die evolutionäre Erklärung für die Existenz dieses abstrakten Merkmals kann demnach nicht so direkt sein, wie die evolutionäre Erklärung von konkreten Merkmalen, wie z.B. Fellfarbe oder Flügelform. Dennoch so Wagner, Pavlicev und Cheverud haben auch abstrakte Merkmale eine evolutionäre Geschichte und erfordern daher eine evolutionäre Erklärung (vgl. Wagner, Pavlicev und Cheverud 2007, S. 924).

Die Prozesse, welche dafür sorgen könnten, dass die Modularität im Verlauf der Evolution in einem System zunimmt, werden von Wagner (1996) als Parzellierung (*parcellation*) und Integration bezeichnet. Ist das Ausgangssystem relativ stark integriert, so können durch den Vorgang der Parzellierung pleiotropische Effekte zwischen Merkmalskomplexen eliminiert werden, so dass diese unabhängiger voneinander und somit modularer werden. Die funktionale Spezialisierung von Zellarten in mehrzelligen Organismen ist für Wagner ein Beispiel für Parzellierung. Besteht das ursprüngliche System allerdings bereits aus vielen unabhängigen Merkmalen können Module auch dadurch gebildet werden, dass unabhängige Merkmale, welche einer gemeinsamen Funktion dienen, durch eine Erhöhung von pleiotropischen Effekten stärker als Merkmalskomplex integriert werden. Die aus den Prozessen der Parzellierung und Integration hervorgehenden Merkmalskomplexe sind in erster Linie als funktionale Einheiten zu verstehen. Die Herausforderung besteht laut Wagner darin Modelle zu entwickeln in denen Selektionskräfte diese Effekte hervorbringen (vgl. Wagner 1996, S. 39).

Es gibt eine Reihe von Vorschlägen für evolutionäre Modelle, welche die Evolution von Modularität erfassen sollen. Die verschiedenen Modelle können nach der Rolle eingeteilt werden, die sie der natürlichen Selektion zugestehen. So genannte neutrale Modelle sehen in der natürlichen Selektion nur einen sekundären Faktor, während andere Modelle in der Selektion einen Faktor sehen, welcher eine indirekte oder sogar direkte Wirkung auf die Entstehung von Modularität hat (vgl. Wagner, Pavlicev und Cheverud 2007).

Auch wenn die meisten vorgeschlagenen Modelle der natürlichen Selektion nur eine indirekte Rolle zugestehen, finden sich in der Literatur auch Ausnahmen, die Modularität als das Produkt von direkter Selektion postulieren. Wird Modularität als das direkte Produkt von natürlicher Selektion verstanden, lässt sich nach den Selektionsbedingungen

fragen, welche die Modularität eines Systems hervorgebracht haben. Unter welchen Umweltbedingungen ist Modularität ein adaptives Merkmal?

Interessanterweise wird auch eine Hypothese in der biologischen Literatur diskutiert, welcher die Eigenschaft der Modularität als eine Antwort auf sich schnell verändernde Umwelten versteht: „The leading hypothesis is that modularity mainly emerges because of rapidly changing environments that have common subproblems, but different overall problems“ (Clune, Mouret und Lipson 2013). Hier zeigt sich eine interessante Parallele zum Begriff der Plastizität, die aus Platzgründen nicht im Detail diskutiert werden kann, aber nicht unerwähnt bleiben sollte. Wie im ersten Kapitel dargestellt, wird durch den Begriff der Plastizität ebenfalls auf ein Merkmal verwiesen, welches als eine evolutionäre Antwort auf sich schnell ändernde Umwelten angesehen wird.

Es lässt sich festhalten, dass der Begriff der Modularität aus evolutionärer Perspektive auf zwei sehr unterschiedlichen Weisen verwendet wird, deren Zusammenhang nicht vollständig geklärt ist. So bezeichnet Modularität einerseits, im Sinne der Quasi-Unabhängigkeit, eine notwendige Bedingung für Evolution durch natürliche Selektion, andererseits auch ein evolviertes Merkmal, welches einer evolutionären Erklärung bedarf.

Eine weitere Frage ergibt sich daraus, dass Modularität ein wichtiger Begriff in Evolutions- und Entwicklungsbiologie ist. Wie kann die evolutionäre Sichtweise auf Modularität mit der Perspektive der Entwicklungsbiologie zusammengebracht werden? Im nächsten Abschnitt wird die Verwendung des Begriffs Modularität im Programm der evolutionären Entwicklungsbiologie betrachtet, die sich selbst als Verbindung zwischen evolutionärer und entwicklungsbiologischer Perspektive versteht.

2.1.1.4 Modularität in Evo-Devo: Versuche der Integration

In den vorhergegangenen Abschnitten wurde die Verwendung des Begriffs der Modularität in der Entwicklungs- und der Evolutionsbiologie betrachtet. Dabei hat sich im Fall der Entwicklungsbiologie eine Vielfalt von operationalen Definitionen gezeigt. Nach welchen Kriterien ein Entwicklungsmodul identifiziert wird, ist abhängig von der jeweiligen Fragestellung und der betrachteten Ebene der biologischen Organisation. In der Evolutionsbiologie wurden zwei sehr unterschiedliche, aber auch zusammenhängende Aspekte des Begriffs aufgezeigt. Modularität bezeichnet eine notwendige Voraussetzung für das Wirken der natürlichen Selektion auf einzelne Merkmale (oder

Merkmalskomplexe), aber gleichzeitig wird mit Modularität ein abstraktes Merkmal von Organismen herausgegriffen, das eine evolutionäre Erklärung verlangt. Auch in der Evolutionsbiologie ist Modularität kein einheitlicher Begriff. Weiterhin konnte festgestellt werden, dass sowohl in der Entwicklungsbiologie als auch in der Evolutionsbiologie funktionale und strukturelle Kriterien bei der Identifikation von Modulen wesentlich sind, auch wenn die Gewichtung der jeweiligen Kriterien variieren kann.

Die evolutionäre Entwicklungsbiologie (Evo-Devo) versucht die theoretischen Perspektiven von Entwicklungs- und Evolutionsbiologie miteinander zu vereinbaren und Wechselwirkungen zwischen den Prozessen der Entwicklung und der Evolution aufzuzeigen. Bereits im ersten Kapitel wurde der Simpson-Baldwin-Effekt als ein solches Zusammenspiel von Entwicklungsvorgängen und evolutionären Faktoren beschrieben. Doch wie lassen sich die unterschiedlichen Begriffe von Modularität im Programm der evolutionären Entwicklungsbiologie vereinbaren?

Roger Sansom (2007, S. 175) sieht in den unterschiedlichen Perspektiven von Evolutions- und Entwicklungsbiologie auch zwei Arten über Modularität zu denken. Evolutionäre Modularität ist ein Begriff, der etwas darüber aussagt, wie Organismen evolvieren. Im Sinne der Quasi-Unabhängigkeit besagt evolutionäre Modularität, dass sich Teile eines Organismus relativ unabhängig voneinander evolutionär verändern können. Wenn evolutionäre Veränderungen in einem Teil zu keinen oder nur wenigen Veränderungen in einem anderen Teil des Organismus führen, dann lässt sich von Modularität im evolutionären Sinne sprechen. Damit bezeichnet „evolutionäre Modularität“ laut Sansom die Eigenschaft einer multigenerationalen Einheit, denn evolutionäre Veränderungen treten zwischen Generationen auf. Dagegen wird mit „Entwicklungsmodularität“ die Eigenschaft eines einzelnen Organismus bezeichnet. Es wird etwas darüber ausgesagt, wie sich ein individueller Organismus entwickelt. Die Entwicklung ist modular, wenn sich die verschiedenen Teile eines Organismus relativ unabhängig voneinander entwickeln, d.h., wenn es während der Entwicklung nur wenige kausale Interaktionen zwischen Teilen gibt. Ganz im Sinne einer Synthese von Evolutions- und Entwicklungsbiologie spekuliert Sansom (2007) dann allerdings, dass Entwicklungsmodularität zur evolutionären Modularität beiträgt und, dass Selektion dazu führen kann, dass Organismen mit Entwicklungsmodulen bevorzugt werden, die auch eine einheitliche Funktion haben.

Sansom nimmt in gewisser Weise an, dass Entwicklungsmodule und evolutionäre Module konvergieren oder gleich zu setzen sind. Tatsächlich wurde von mehreren

Forschern festgestellt, dass einige der modularen Einheiten der Entwicklung im Verlauf der Evolution zwar rekombiniert, aber als Einheiten erhalten bleiben. Dies scheint für die Annahme zu sprechen, dass Entwicklungsmodule auch als Einheiten des evolutionären Wandels dienen können. Wagner (1995) prägte in diesem Zusammenhang eine Idee von Modulen als Bausteinen, welche die Perspektive von Evolution und Entwicklung integrieren soll. Bei Modulen handelt es sich demnach um „Bausteine“ (*building blocks*) von größeren Einheiten, die während Entwicklung und Evolution ungefähr identisch, repetitiv und wieder verwendbar sind (Wagner 1995).

Die Annahme der Gleichsetzung oder Übereinstimmung von Entwicklungsmodulen und evolutionären Modulen ist aber nicht unproblematisch und lässt sich möglicherweise nur unter bestimmten Bedingungen aufrechterhalten (vgl. Schlosser und Wagner 2004, S. 6). Zwar wird in beiden Fällen Modularität über die kausalen Interaktionen zwischen Teilen eines Organismus bestimmt, doch lassen sich evolutionäre Module nicht einfach als Entwicklungsmodule betrachten oder andersherum. Schlosser und Wagner (2004, S. 6-7) führen an, dass es eine wichtige Asymmetrie zwischen Entwicklungsmodulen und evolutionären Modulen gibt. Damit ein Netzwerk von interagierenden Einheiten als Entwicklungsmodul gelten kann, ist es nur wichtig, dass es sich relativ unabhängig vom jeweiligen Kontext verhält, in dem es eingebettet ist. Es spielt keine Rolle, ob ein Entwicklungsmodul selbst einen bestimmten Effekt auf seine Umgebung hat oder nicht. Damit ein Entwicklungsmodul aber auch als evolutionäres Modul angesehen werden kann, muss es auch relativ unabhängig von seiner Umgebung in Bezug auf seinen Effekt sein. Ein Teil des Organismus kann nur als evolutionäres Modul betrachtet werden, wenn es auch über eine separierbare Funktion einen eigenen Beitrag zur Fitness des Organismus leistet.

Wagner und Schlosser (2004, S. 7) führen einen weiteren Punkt an, der bei der Gleichsetzung von Entwicklungsmodulen und evolutionären Modulen zur Vorsicht rät: Anders als Entwicklungsmodule, sollten evolutionäre Module Einheiten der so genannten „Genotyp-Phänotyp-Karte“ sein. Diese Einheiten werden definiert durch ihre einheitliche und (relativ) autonome Reaktion auf vererbare Variation. Es ist möglich, dass mehrere Entwicklungsmodule über eine gemeinsame genetische Grundlage verfügen und daher zum gleichen evolutionären Modul gezählt werden müssen. Beispielsweise sind die rechten und die linken Ansätze der Gliedmaßen in ihrer Entwicklung als unabhängige Module zu sehen, aber sie evolvieren gemeinsam als ein evolutionäres Modul, da genetische Veränderungen (z.B. durch Mutation) rechte und linke Gliedmaßen-Ansätze

gleichermaßen betreffen würden. Sowohl die einheitliche Funktion als auch die genetische Grundlage machen aus rechten und linken Gliedmaßen-Ansätzen eine evolutionäre Einheit, obwohl sie sich während der Entwicklung autonom verhalten.

Auch Winther (2001) sieht wesentliche Unterschiede in der jeweiligen theoretischen Perspektive von Evolutions- und Entwicklungsbiologie auf den Begriff der Modularität. Diese Unterschiede können laut Winther zu Spannungen und Missverständnissen zwischen entwicklungsbiologischen und evolutionären Forschungsfeldern führen (vgl. Winther 2001, S. 116). Entwicklungsbiologen sind eher am Zusammenspiel der verschiedenen, relativ autonomen Module während der Entwicklung interessiert und suchen nach den entsprechenden Mechanismen. Winther nennt dies eine „integrative Perspektive“. Dagegen sind Evolutionsbiologen eher an der Konkurrenz zwischen Modulen interessiert. Sie untersuchen die selektiven Kräfte, die zwischen Individuen und innerhalb von Individuen wirken und die Häufigkeit von Modulen und den zugrundeliegenden Genen verändern. Nach Winther können wir dies als „kompetitive Perspektive“ bezeichnen (vgl. Winther 2001, S. 123).

Obwohl es theoretische Arbeiten gibt, die versuchen die unterschiedlichen Begriffe von Modularität zusammenzuführen und die Beziehungen zwischen Arten von Modulen zu bestimmen, muss festgestellt werden, dass eine einheitliche Theorie der Modularität noch nicht in Sicht ist. Wie im nächsten Abschnitt dargestellt wird, muss eine noch größere Pluralität von Modularitätsbegriffen berücksichtigt werden, wenn weitere biologische Disziplinen in den Blick genommen werden.

2.1.2 Die Pluralität von Modularitätsbegriffen in der Biologie.

Wie sich gezeigt hat, wird Modularität in der Evolutions- und Entwicklungsbiologie sehr unterschiedlich und nicht einheitlich verwendet. So wird in der Entwicklungsbiologie eine Vielzahl von operationalen Definitionen zur Bestimmung von Entwicklungsmodulen eingesetzt, wobei die Wahl einer spezifischen Definition abhängig vom jeweiligen Kontext und der gestellten Frage ist. In der Evolutionsbiologie kann Modularität ein zu erklärendes Merkmal von Organismen bezeichnen oder eine notwendige Voraussetzung für adaptive Evolution. Obwohl es Überlegungen dazu gibt, wie Entwicklungsmodule eine Rolle im evolutionären Wandel spielen können, ist es nicht ohne weiteres möglich Entwicklungsmodule und evolutionäre Module aufeinander abzubilden. Die Bestimmung von Modulen erfolgt in beiden Disziplinen nach unterschiedlichen Kriterien.

Neben seiner Rolle in der Evolutions- und Entwicklungsbiologie, sowie im Programm der evolutionären Entwicklungsbiologie, wurde der Begriff Modularität fast zeitgleich auch in der Molekular- und Systembiologie populär (vgl. Wagner, Pavlicev und Cheverud 2007).²⁵ Im Fall der Molekularbiologie wurde vor allem ein funktionaler Modulbegriff interessant, der sich an den Computerwissenschaften orientiert (Hartwell et al. 1999). Module werden als funktionale Einheiten definiert, die sich aus vielen verschiedenen Arten von Molekülen zusammensetzen. Laut Hartwell et al. (1999) geht die molekulare Zellbiologie über von einer Wissenschaft, die Funktionen von einzelnen Proteinen oder Genen betrachtet hat, zu einer Wissenschaft, die Funktionen von komplexen Gruppen von interagierenden Molekülen in der Form von funktionalen Modulen untersucht. Die funktionalen Module bilden in gewisser Weise eine Organisationsebene zwischen Zellen und Molekülen. Die spezifische Funktion eines Moduls ergibt sich aus dem Zusammenspiel der molekularen Komponenten. Module in diesem Verständnis werden nicht als feste Strukturen aufgefasst, sondern Komponenten können zu unterschiedlichen Zeitpunkten an den Aktivitäten unterschiedlicher Module beteiligt sein. Für die Molekularbiologie ist zudem ein Interesse an Mechanismen charakteristisch. Damit einhergehend zeigt sich ein Interesse an physikalischen Komponenten, die wie weiter unten deutlich wird, als strukturelle Module interpretiert werden können.

Neben der Evolutions- und Entwicklungsbiologie lassen sich auch für andere biologische Disziplinen keine einheitlichen Definitionen von Modularität finden, sondern in den jeweiligen Disziplinen wird eine Vielfalt von Modularitätsbegriffen verwendet. Die Molekularbiologie brachte, wie die anderen bisher betrachteten biologischen Disziplinen, einen eigenen (und nicht mal einheitlichen) Modularitätsbegriff hervor. Wie in der Entwicklungsbiologie findet sich dort eine Vielzahl von operationalen Definitionen.

Zu Beginn des Kapitels wurde die Betrachtung des Begriffs Modularität auf die Biologie und die Lebenswissenschaften begrenzt. Doch selbst wenn man den Blick auf die Biologie beschränkt, ergibt sich eine Vielzahl von unterschiedlichen Verwendungen des Begriffs „Modularität“, eine Pluralität von Begriffen. Einige Autoren versuchen, diese Vielfalt von Verwendungen des Begriffs in der Biologie zu ordnen. Diese Versuche führen

²⁵ Wagner, Pavlicev und Cheverud (2007) ordnen auch die kognitive Psychologie und die Kognitionswissenschaften zu den Disziplinen in denen Modularität fast zeitgleich zu den biologischen Disziplinen zu einem bedeutenden Begriff wurde. Gleichzeitig bestreiten sie einen Zusammenhang zwischen psychologischen und biologischen Modularitätsbegriffen. Diese Einschätzung halte ich allerdings für falsch, da in den Kognitionswissenschaften der Begriff viel früher verwendet wurde und die dortige Verwendung starken Einfluss auf den biologischen Begriff hatte. Mittlerweile berufen sich die Kognitionswissenschaften und ganz explizit die Evolutionäre Psychologie auf die Verwendung von Modularität als „biologischen Begriff“ (siehe Kapitel 1).

häufig zu der Aufstellung von Listen mit Unterbegriffen, die je nach Autor aber voneinander abweichen können. Beispiele für solche Bemühungen sind die Unterscheidungen von Arten der Modularität bei Winther (2001), Callebaut (2005) und Wagner, Pavlicev und Cheverud (2007). Die unterschiedlichen Listen mit den jeweiligen Unterscheidungen werden in der Tabelle 1 einander gegenübergestellt:

Winther (2001)	Callebaut (2005)	Wagner, Pavlicev und Cheverud (2007)
Entwicklungsmodul (<i>developmental module</i>)	Entwicklungsmodularität (<i>developmental modularity</i>)	Entwicklungsmodul (<i>developmental module</i>)
strukturelle Module (<i>structural module</i>)	morphologische Modularität - strukturell oder funktional (<i>morphological modularity</i>)	
physiologische Module (<i>physiological module</i>)		funktionales Modul (<i>functional module</i>)
	Evolutionäre Modularität (<i>evolutionary modularity</i>)	Quasi-Autonomie
		Modul der Variation (<i>variational module</i>)
funktionale Rolle (<i>functional role</i>)		
	neurale und kognitive Modularität (<i>neural and cognitive modularity</i>)	

Tabelle 1: Gegenüberstellung von drei Einteilungen von Arten der Modularität in der Biologie. Die Gegenüberstellung der verschiedenen Listen von Modularitätsbegriffen macht Übereinstimmungen und Unterschiede bei der Einteilung deutlich. Begriffe, die einander entsprechen, stehen in der Tabelle nebeneinander. Gibt es keine Entsprechung, so bleibt die Spalte an dieser Stelle leer und wird grau hinterlegt.

In allen drei Einteilungen findet sich der Begriff der Entwicklungsmodularität. Entwicklungsmodule bezeichnen Teile, die eine besondere Funktion im Entwicklungsprozess ausüben oder sich relativ autonom zu ihrer Umgebung entwickeln. Wobei weiter oben schon dargestellt wurde, dass es sich nicht um einen einheitlichen Begriff handelt. Physiologische Module in der Einteilung von Winther (2001) entsprechen in etwa dem Begriff des funktionalen Moduls bei Wagner, Pavlicev und Cheverud (2007).

In beiden Fällen wird durch den Begriff auf ein Teil des Organismus Bezug genommen, der eine spezifische physiologische Funktion erfüllt. Winther unterscheidet weiterhin strukturelle Module, womit Teile in der adulten Stufe eines Organismus bezeichnet werden, wie z.B. Knochen oder Organe. Bei Callebaut (2005) werden strukturelle und physiologische Module unter dem Begriff der morphologischen Modularität zusammengefasst. Morphologische Module werden nach Callebaut als strukturelle oder funktionale Einheiten des Organismus bestimmt.

Winther (2001, S. 118) führt den Begriff der funktionalen Rolle ein, um den selektiven Vorteil zu bezeichnen, den ein Modul dem jeweiligen Organismus geben kann. Jede Art von Modul kann laut Winther eine funktionale Rolle haben oder nicht. Der Begriff der evolutionären Modularität dagegen entspricht in etwa der Idee der Quasi-Unabhängigkeit. Weiterhin wird bei Wagner, Pavlicev und Cheverud (2007) noch der Begriff des Moduls der Variation geprägt, womit eine Gruppe von Merkmalen bezeichnet werden soll, die als Einheit Variation zeigen, aber relativ unabhängig von anderen Einheiten variieren. Callebaut (2005) führt als einziger die Begriffe der neuralen und kognitiven Modularität an.

Es ist an dieser Stelle nicht nötig, alle die vielfältigen Beziehungen zwischen den einzelnen Begriffen von Modularität im Detail zu untersuchen. Die Pluralität von unterschiedlichen Begriffen der Modularität in der Biologie wird hier deutlich. Welcher Begriff von Modularität verwendet wird, ist zum Teil davon abhängig in welcher jeweiligen Disziplin wir uns bewegen. Darüber hinaus hat sich am Beispiel der Entwicklungsbiologie gezeigt, dass auch die jeweilige Fragestellung Einfluss auf die Wahl einer konkreten Definition von Modul haben kann.

Schon Winther (2001) bemerkt, dass ein biologisches System, abhängig von der gewählten theoretischen Perspektive, auf unterschiedliche Weise zerlegt werden kann. Die Wahl, Module auf eine bestimmte Weise zu definieren, führt zu unterschiedlichen Dekompositionen, die einander „widersprechen“ können. Beispielsweise können das Herz und die Augen bei Wirbeltieren als zwei unterschiedliche morphologische Module bestimmt werden. Sie sind sowohl strukturell als auch funktional voneinander getrennt. Aber das Mesoderm, aus dem Herz und Augen hervorgehen, kann aus der Perspektive der Entwicklungsbiologie im Ganzen als Entwicklungsmodul identifiziert werden (vgl. Winther 2001, S. 118).

Die theoretischen Arten von Modul sind nicht exklusiv und können sich überlappen oder überkreuzen. Verschiedene disziplinäre Perspektiven und verschiedene

Fragestellungen können Dekompositionen hervorbringen, die sich nicht ohne weiteres aufeinander abbilden lassen. Die Abhängigkeit einer Dekomposition von der gewählten Perspektive deutet darauf hin, dass es nicht eine korrekte Dekomposition für ein System gibt, sondern dass es für ein einziges System eine Vielzahl von möglichen Dekompositionen gibt.²⁶ Welche Art von Modul in einer Analyse untersucht wird bzw. verwendet wird, ist laut Winther eine pragmatische Wahl, die vor allem von der theoretischen Perspektive der jeweiligen Disziplin beeinflusst wird (vgl. Winther 2001, 117).

Um den Zustand der begrifflichen Vielfalt zu beschreiben, könnte man auf den Begriff des Partitionsrahmens (*partitioning frame*) zurückgreifen, den Winther (2006) einführt. Wie im ersten Kapitel dargestellt, ist der Partitionsrahmen Bestandteil der jeweiligen theoretischen Perspektive einer biologischen Disziplin. Durch den Partitionsrahmen wird festgelegt, nach welchen Kriterien Teile eines Systems zu identifizieren und zu individuieren sind. Module als Teile eines Systems werden über Kriterien definiert, welche durch den jeweiligen Partitionsrahmen einer Disziplin vorgegeben werden (vgl. Winther 2006, S. 475). Die Kriterien für die Identifikation von Modulen bilden einen Aspekt der theoretischen Perspektive einer Disziplin.

Es bleibt festzuhalten, dass eine Pluralität von Begriffen der Modularität in der Biologie besteht. Abhängig von der disziplinären Perspektive und der jeweiligen Fragestellung können Dekompositionen eines Systems, selbst auf dem gleichen Level der biologischen Organisation, sehr unterschiedlich ausfallen. Es gibt keinen Konsens bezüglich einer Einordnung der verschiedenen Arten von Modularität und Modul in der Biologie, sondern es finden sich auch in der Übersichtsliteratur sehr unterschiedliche Aufzählungen von Arten von Modulen (vgl. Winther 2001, Callebaut 2005 und Wagner, Pavlicev und Cheverud 2007).

Es hat sich aber auch angedeutet, dass alle Modulbegriffe die grundlegende Idee gemeinsam haben, dass Module als Teile zu verstehen sind. Wie ich im nächsten Abschnitt ausführen werde, liegt darin der Schlüssel zu einem begrifflichen Kern, der sich dann allerdings erst im Rahmen der mechanistischen Perspektive sinnvoll ausbuchstabieren lässt. Alle Arten von Modul in der Biologie beziehen sich auf die Teile eines biologischen Systems. Die Frage wie Teile zu identifizieren sind, wird aber ganz unterschiedlich beantwortet.

²⁶ Die Idee, dass es für jedes System eine Vielfalt von möglichen Dekompositionen gibt, findet sich schon bei Kauffman (1970). Aus dieser Beobachtung heraus lassen sich interessante Fragen zum ontologischen Status von Modulen stellen (vgl. Wimsatt 1972).

2.1.3 Module als Teile

Es lässt sich für den Begriff der Modularität keine einheitliche Definition geben, nicht einmal für den Bereich der biologischen Systeme. Stattdessen findet sich auch in der Biologie ein Pluralismus von Modularitätsbegriffen. An dieser Stelle soll es darum gehen, eine Gemeinsamkeit aller dieser verschiedenen Modularitätsbegriffe herauszuarbeiten.

Dem Hinweis von Caianiello (2011) folgend, lässt sich feststellen, dass jede Zuschreibung von Modularität darauf abzielt, Einheiten eines Systems zu identifizieren, welche zwar als Teile dieses Systems integriert sind, aber dennoch ihre eigene *strukturelle* oder *funktionale* Identität besitzen. Diese Teile, die Module, leisten einen Beitrag zu den Eigenschaften oder zum Verhalten des Systems, zeigen aber eine stärkere interne als externe Integration und eine gewisse Autonomie (vgl. Mitchell 2006, S. 98). Ein System kann dann bei einer Analyse in seine Module zerlegt werden bzw. man spricht auch von einer „Dekomposition“ (*decomposition*).²⁷

Der Ausdruck „Modul“ bezieht sich also immer auf ein Teil einer größeren Einheit, eines Systems, aber nicht jeder Teil eines Systems ist ein Modul. Beispielsweise werden Organismen als modulare biologische Systeme beschrieben (z.B. Wagner, Pavlicev und Cheverud 2007), doch würde man einen Organismus in zufällige Stücke zerschneiden, so würde man diese Teile nicht als Module bezeichnen. Damit ein Teil eines Systems als Modul angesehen werden kann, müssen bestimmte Bedingungen erfüllt sein. Solche Bedingungen sind nicht leicht zu bestimmen, da abhängig von der betrachteten biologischen Disziplin und der jeweiligen Fragestellung sehr unterschiedliche konkrete Kriterien für Module angewendet werden. Jede Disziplin verfügt über einen (oder vielleicht sogar mehrere) Partitionsrahmen, die angeben, wie ein System in Einheiten zerlegt werden soll. Allerdings finden sich Hinweise für allgemeinere Kriterien in der Literatur.

In seinem Überblick über die verschiedenen Spielarten des Modularitätsbegriffs in der Biologie führt Werner Callebaut (2005) eine Reihe von Eigenschaften an, die üblicherweise in der philosophischen und biologischen Literatur Modulen zugeschrieben werden. Es werden vier Eigenschaften genannt, die auch bei einer sehr allgemeinen

²⁷ Im deutschen ist die Redeweise von „Dekomposition“ (engl. *decomposition*) im biologischen Kontext nicht besonders gebräuchlich (zumindest nicht in diesem Sinne). In der Informatik, der Mathematik und sogar der Linguistik findet sich der Gebrauch des Ausdrucks allerdings in einem verwandten Sinn: als ein Mittel zur Analyse eines komplexen Systems. So meint Dekomposition in der Informatik die sequentielle Zerlegung eines Systems in seine Teilfunktionen. Wie schon im ersten Kapitel erwähnt, benutzte Parnas (1972) diesen Begriff für die Zerlegung einer Aufgabe in Unteraufgaben. Dies kommt der hier im mechanistischen Kontext ins Auge gefassten Bedeutung schon relativ nahe (siehe weiter unten).

Betrachtung allen Arten von Modul, interpretiert als Teil eines biologischen Systems, typischerweise zugeschrieben werden. Daher handelt es sich um geeignete Kandidaten für allgemeine Kriterien, die unter einer mechanistischen Perspektive sinnvoll interpretiert und ausbuchstabiert werden können. Laut Callebaut (2005) zeichnen sich Module in der Regel durch folgende vier Eigenschaften aus:

- (a) Interne Integration: starke kausale Wechselwirkungen innerhalb eines Moduls.
- (b) Relative Unabhängigkeit: wenige kausale Wechselwirkungen zwischen Modulen.
- (c) Beständigkeit über eine ausreichende Zeitspanne (oder über Generationen) als identifizierbare Einheiten.
- (d) Iterative Verwendung bzw. Wiederverwendung beim Aufbau größerer Einheiten oder anderer Systeme.

Alle vier Kriterien sind in dieser Form noch vage und müssen durch den jeweiligen Partitionsrahmen spezifiziert werden, wenn konkretere Instanzen von biologischen Modulen betrachtet werden.

Besonders einflussreich auf die Entwicklung eines umfassenden biologischen Teilbegriffs war die Arbeit von Herbert Simon (1962 und 1996), welcher in seiner Arbeit die Architektur von komplexen Systemen untersucht hat und zur Beschreibung von komplexen Systemen die Begriffe der „Beinahe-Zerlegbarkeit“ (*near-decomposability*) und der „verschachtelten Hierarchien“ (*nested hierarchies*) prägte. Die Redeweise von der „Dekomposition“ eines Systems in Module deutet schon auf eine Verwandtschaft des Modularitätsbegriffs mit dem Begriff der Beinahe-Zerlegbarkeit hin.

Nach Simon wird durch den Begriff der Beinahe-Zerlegbarkeit die Architektur von komplexen Systemen beschrieben: Teile eines Systems sind so gruppiert, dass innerhalb einer Gruppe starke (kausale) Interaktionen stattfinden, während Teile aus unterschiedlichen Gruppen nur wenig Interaktionen zeigen. Eine Gruppe zeigt also (a) starke interne Integration und (b) relative Unabhängigkeit. Sieht man diese Gruppen von Teilen als Module, so wird die Verwandtschaft zum Begriff der Modularität deutlich.

Simon führte auch den Begriff der „verschachtelten Hierarchien“ ein, um zu betonen, dass Einheiten eines Systems (Module) auf einer Ebene der Organisation in weitere Untereinheiten auf einer tieferen Ebene zerlegt werden können, während auf einer höheren

Ebene Gruppen von Modulen eine größere Einheit bilden können. Der Zusammenhang von Beinahe-Zerlegbarkeit und Modularität wird beispielsweise auch bei Winther (2001) thematisiert. Der Begriff der strukturellen Modularität wird von Winther explizit mit verschachtelten Hierarchien im Sinne von Simon in Verbindung gebracht. Organe bilden strukturelle Module auf einer Ebene. Sie können auf einer tieferen Ebene weiter in Zellen zerlegt werden, welche wiederum in Proteine zerlegt werden können, usw. Wie sich noch zeigen wird, können die Organisationsebenen eines Systems über Module definiert werden, allerdings nur lokal.

Die Idee von Modulen als Teilen kann einen Großteil der Vielfalt von Modularitätsbegriffen in der Biologie einfangen. Doch muss hier eine wichtige Einschränkung gemacht werden. Es wurde im ersten Kapitel bereits dargestellt, dass sich in vielen biologischen Disziplinen die Theoriebildung auf Teile und ihre Rolle innerhalb desjeweiligen Systems bezieht. Aber Teile spielen nicht überall in der Biologie eine vorrangige Rolle. Zwei Arten von theoretischen Stilen in der Biologie werden von Winther (2006) unterschieden. Teile spielen demnach eine wichtige Rolle in der von Winther so genannten „kompositionellen Biologie“ (*compositional biology*), während in der „formalen Biologie“ (*formal biology*) mathematische Gesetze und Modelle, die quantitative Relationen zwischen Variablen beschreiben, im Mittelpunkt stehen (vgl. Winther 2006, S. 471). Die kompositionelle Biologie kann als der Bereich der Biologie gesehen werden, in dem mechanistische Erklärungen gesucht werden.

Eine ähnliche Unterscheidung findet sich bei Fagan (2012), wo die Redeweise von „experimenteller Biologie“ (*experimental biology*) geprägt wird. Zur experimentellen Biologie gehören laut Fagan die Molekular-, Zell- und Entwicklungsbiologie, aber auch interdisziplinäre Felder wie Immunologie und Krebsforschung (vgl. Fagan 2012, S. 449). Diese Disziplinen und Felder zeichnen sich durch die Verwendung von mechanistischen Erklärungen aus.

Die Evolutionsbiologie ist möglicherweise ein Grenzfall. Zwar spielen auch dort Teile eine gewisse Rolle, aber zur Beschreibung von evolutionären Vorgängen und Veränderungen von Populationen werden auch häufig mathematische Modelle genutzt. Damit rückt die Evolutionsbiologie in die Nähe der formalen Biologie. Ob der Prozess der natürlichen Selektion und damit der Begriff von Modularität als Quasi-Unabhängigkeit in den Bereich der kompositionellen Biologie fallen und ob Selektion dementsprechend als

Mechanismus beschrieben werden kann, ist eine offene Frage (vgl. Skipper und Millstein 2005, Barros 2008 und Havsted 2011).²⁸

Der mit der Idee der Modularität einhergehende Begriff des Moduls wird also für biologische Disziplinen bedeutsam als eine neue Bezeichnung für Teile. Diejenigen Disziplinen, in denen Teile von besonderer Bedeutung für die Theoriebildung sind, sind eben diejenigen Bereiche in denen mechanistische Erklärungen gesucht werden.²⁹ Es ist nun an der Zeit, den Begriff der Modularität aus der mechanistischen Perspektive zu betrachten.

2.2 Modularität aus mechanistischer Perspektive

Die Gegenüberstellung der Begriffe Modularität und Plastizität erfordert einen konkreten philosophischen Kontext. Dies wurde bereits im ersten Kapitel angemerkt. Nun hat sich im Falle des Modularitätsbegriffs auch bei genauerer Betrachtung eine Vielfalt und Pluralität von Verwendungen in der Biologie gezeigt. Um einen begrifflichen Zusammenhang zwischen all diesen teilweise sehr unterschiedlichen Verwendungen aufzuzeigen und einen begrifflichen Kern herauszuarbeiten, muss die epistemische Rolle des Begriffs in die Betrachtung miteinbezogen werden. Als ersten Hinweis auf die epistemische Dimension von Modularität konnte festgestellt werden, dass „Modul“ sich als neue Bezeichnung für Teile in der Biologie etabliert hat. Teile und ihre Funktionen spielen in bestimmten Bereichen der Biologie eine große Rolle, welche als kompositionelle oder experimentelle Biologie bezeichnet werden. Dies sind auch diejenigen Bereiche der Biologie, in denen vor allem mechanistische Erklärungen für Phänomene, wie z.B. ein bestimmtes Systemverhalten, gesucht werden.

An dieser Stelle soll der Begriff der Modularität aus mechanistischer Perspektive betrachtet werden. Dabei wird sich zeigen, dass Modularität eine besondere epistemische Funktion bei der Suche nach mechanistischen Erklärungen erfüllt. Die Gemeinsamkeit der unterschiedlichen Begriffe von Modularität liegt in dem epistemischen Nutzen den der

²⁸ Diese Frage wird im vierten Kapitel noch einmal aufgegriffen. Die Rekonstruktion von Selektionsprozessen als Mechanismen muss im Rahmen der Betrachtung des Falls des Immunsystems thematisiert werden, da Selektionsprozesse im Immunsystem eine zentrale Rolle spielen, wenn es darum geht dessen Plastizität zu erklären (siehe Abschnitt 4.1.2).

²⁹ Die Synthetische Biologie ist möglicherweise als eine extreme Form der kompositionellen Biologie anzusehen. Die modulare Vorstellung von Organismen wird auf die Spitze getrieben. Standardisierte Elemente, so genannte „Bio Bricks“, werden durch beliebige Neukombination zur Gestaltung von neuartigen Organismen genutzt.

Begriff als Werkzeug für den Umgang mit Komplexität und bei der Suche nach mechanistischen Erklärungen hat.

Die mechanistische Perspektive wird sich hier auch als besonders fruchtbar erweisen, um den Begriff des Moduls als Teil einzufangen und zu interpretieren. Weiterhin lässt sich die Nützlichkeit der mechanistischen Perspektive für die begriffliche Unterscheidung von zwei Arten von Modularität aufzeigen: funktionale und strukturelle Modularität. Eine Unterscheidung, die abstrakter, aber auch grundlegender ist, als die bisher angesprochenen Arten von Modularität. Die mechanistische Perspektive ist damit in der Lage die unterschiedlichen Verwendungen des Modularitätsbegriffs in der (kompositionellen oder experimentellen) Biologie einheitlich zu erfassen.

Mit der Betrachtung der epistemischen Funktion von Modularität wird auch deutlich, dass der begriffliche Kern von Modularität sich nicht auf der phänomenalen Ebene findet. Modularität als Phänomen erscheint als etwas, das erklärungsbedürftig ist. In der biologischen Literatur finden sich viele Beispiele, in denen nach Modularität als Phänomen gefragt wird und die darauf abzielen, dieses Phänomen zu erklären. Allerdings bezeichnet der Begriff eine Vielfalt von sehr unterschiedlichen Phänomenen, welches sich auf verschiedenen Ebenen der biologischen Organisation finden lassen und durch teilweise sehr unterschiedliche Kriterien bestimmt werden. Auch die Art der geforderten Erklärung kann sehr unterschiedlich sein. Wird Modularität beispielsweise als evolviertes Merkmal aufgefasst, lässt sich danach fragen, wie die Evolution von Modularität als Merkmal von biologischen Systemen erklärt werden kann und welche evolutionären Vorgänge modulare Systeme hervor bringen (vgl. Wagner, Pavlicev und Cheverud 2007). Auch die Modularität eines einzelnen, sich entwickelnden Systems kann als Phänomen betrachtet werden und es lässt sich fragen, welche Entwicklungsmechanismen dafür sorgen, dass bestimmte phänotypische Merkmale sich relativ unabhängig entwickeln können. Bei solchen Fragen wird Modularität als Eigenschaft von biologischen Systemen verstanden und nach einem Ansatz gesucht, welcher erklärt, warum das jeweilige System diese Eigenschaft besitzt (z.B. ein evolutionäres Modell).

Die mechanistische Perspektive, als epistemische Perspektive, rückt andere Fragen in Bezug auf Modularität in den Vordergrund. Es geht nicht um eine Erklärung des Phänomens Modularität, sondern um die Verwendung des Begriffs in wissenschaftlichen Erklärungen: Welche Rolle spielt Modularität beim Finden und Formulieren von mechanistischen Erklärungen? Es lässt sich also nicht nur nach dem Phänomen und einer

Erklärung des Phänomens fragen, welches durch den Begriff Modularität beschrieben wird, sondern es lassen sich auch Fragen zur epistemischen Funktion des Begriffs stellen.

Diese zweite Art von Fragen in Bezug auf Modularität stand in der theoretischen Diskussion um den Begriff bisher eher im Hintergrund. Man könnte allerdings die Diskussion um Modularität im Sinne von Quasi-Unabhängigkeit in dieser Sichtweise interpretieren. Quasi-Unabhängigkeit ist eine Annahme über die funktionale Organisation eines Organismus und die Beschaffenheit der Genotyp-Phänotyp-Karte. Diese Annahme stellt eine notwendige Bedingung für die Suche nach einer evolutionären Erklärung eines Merkmals durch das Wirken der natürlichen Selektion dar. Man könnte dem Begriff der Quasi-Unabhängigkeit also in gewisser Hinsicht eine epistemische Rolle beim Formulieren von Selektionserklärungen in der Evolutionsbiologie zugestehen.

Im weiteren Verlauf dieses Kapitels wird die These ausgebaut, dass Modularität eine Vorannahme zur Dekomposition eines komplexen Systems darstellt und, dass die Teile oder Komponenten in einer mechanistischen Erklärung Module sein müssen, welche die oben genannten Bedingungen (a) bis (d) erfüllen (Abschnitt 2.2.1). Dabei werde ich zeigen, dass diese Bedingungen sich durch die mechanistische Perspektive präzisieren und sinnvoll interpretieren lassen (Abschnitt 2.2.2). Weiterhin wird die mechanistische Perspektive dazu genutzt, die Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität sinnvoll auszubuchstabieren (Abschnitt 2.2.3).

2.2.1 Die Rolle von Modularität in mechanistischen Erklärungen

Betrachtet man die Art und Weise, wie in der Biologie Erklärungen für das Verhalten von komplexen Systemen gegeben werden, so lässt sich nicht nur eine abstrakte Basis für den Begriff der Modularität finden, sondern es lässt sich auch eine bestimmte Rolle des Begriffs in der wissenschaftlichen Praxis feststellen. Modularität spielt eine wichtige Rolle beim Finden und Formulieren von mechanistischen Erklärungen für das Verhalten von komplexen Systemen. Im Anschluss an Bechtel und Richardson (2010 [1993]) wurde eine mechanistische Erklärung im ersten Kapitel als eine zweiteilige Beschreibung charakterisiert. Demnach wird eine mechanistische Erklärung dann gegeben, wenn i) die in Hinblick auf ein bestimmtes Verhalten relevanten Teile eines Systems und deren Operationen oder Aktivitäten identifiziert werden und ii) eine Beschreibung der Operationen der Systemteile und deren Organisation gegeben wird, die zeigt, wie das betrachtete Verhalten aus diesen Operationen folgt.

Wie im ersten Kapitel bereits erwähnt, betonen Bechtel und Richardson (2010 [1993]) die große Bedeutung von Heuristiken in der Forschungspraxis. Nach Bechtel und Richardson nutzen Wissenschaftler zwei heuristische Strategien zum Finden und Formulieren von mechanistischen Erklärungen: Dekomposition und Lokalisation. Beide Strategien kommen in einem breiten Spektrum von Fällen in unterschiedlichen Bereichen der Biologie zum Einsatz, sowie bei Phänomenen auf sehr unterschiedlichen Ebenen der biologischen Organisation. Beide Strategien werden gemeinsam dazu genutzt, zu bestimmen, welche Teile eines Systems für ein bestimmtes Verhalten relevant sind und in welcher Weise diese Teile zu diesem Verhalten beitragen.³⁰

Laut Bechtel und Richardson werden im Sinne der heuristischen Vorgehensweise bestimmte Annahmen über ein zu erklärendes System aufgestellt, welche die explanatorische Aufgabe vereinfachen sollen. Erstens wird angenommen, dass das Verhalten des Systems das Produkt von Aktivitäten ist, die von Teilen des Systems ausgeführt werden. Weiterhin wird, zumindest als Ausgangspunkt der weiteren Untersuchungen, angenommen, dass das Verhalten des Systems eine lineare Funktion seiner Komponenten ist (vgl. Bechtel und Richardson 2010 [1993], S. 24). Es wird also zunächst angenommen, dass Systeme einfach zerlegbar (*simple decomposable*) sind und die identifizierbaren Teile jeweils einen spezifischen Beitrag zum untersuchten Verhalten leisten. Diese zweite Annahme wird sich zwar in den meisten Fällen, so Bechtel and Richardson, nicht aufrechterhalten lassen, aber auch aus dem Misserfolg dieser Annahme lernen wir etwas über das betrachtete System (vgl. ebd., S. 37). Das heuristische Vorgehen zeigt sich darin, dass aus den zunächst fehlerhaften Ansätzen, die auf diesen vereinfachenden Annahmen beruhen, sich genauere und besser passende Ansätze zur Erklärung des jeweiligen Verhaltens entwickeln lassen.

Die heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation beruhen weiterhin wesentlich auf der Annahme, dass das zu untersuchende System zumindest einen gewissen Grad von Modularität zeigt. Modularität kann daher in gewisser Hinsicht als ein Werkzeug für den Umgang mit komplexen Systemen betrachtet werden. Nur unter der Annahme, dass das jeweils betrachtete System zumindest einen gewissen Grad an Modularität zeigt, erlaubt die Strategie der Dekomposition die Untergliederung der explanatorischen Aufgabe

³⁰ Die Erklärung des Systemverhaltens durch Verweis auf die Teile des Systems wird häufig als reduktionistische Strategie angesehen. Allerdings sind Module immer als Teile eines größeren Ganzen zu verstehen; d.h., zu einer vollständigen Erklärung eines Systems wird in der Regel auch eine Rekomposition benötigt (Bechtel und Richardson 2010 [1993], xxxvii). Die einzelnen Elemente eines Systems müssen schließlich auch im Hinblick auf ihre jeweiligen Beziehungen untereinander, die Organisation des Systems, betrachtet werden.

und macht ein komplexes System zugänglich für mechanistische Erklärungen. Lokalisation, die Zwillingsstrategie zur Dekomposition, beinhaltet die Identifikation von postulierten Operationen oder Aktivitäten mit dem Verhalten oder Eigenschaften von bestimmten, physikalischen Teilen des Systems. Wie ich weiter unten ausführlicher darstellen werde, sorgen die Strategien der Dekomposition und Lokalisation in der Regel für eine gegenseitige Korrektur und Begrenzung.

Die meisten biologischen Systeme werden laut Bechtel und Richardson nicht einfach zerlegbar, sondern nur „beinahe-zerlegbar“ (*near decomposable*) sein. Den Begriff der Beinahe-Zerlegbarkeit übernehmen Bechtel und Richardson von Herbert Simon (1962). Auch wenn Bechtel und Richardson von „Beinahe-Zerlegbarkeit“ sprechen, wurde bereits deutlich, dass dieser Begriff im engen Zusammenhang mit dem biologischen Begriff der Modularität steht und in vielen Fällen sogar gleichbedeutend verwendet wird. Die Formulierung der Bedingung für Beinahe-Zerlegbarkeit bei Bechtel und Richardson zeigt die enge Verwandtschaft zum Begriff der Modularität: „A system will be nearly decomposable to the extent that the causal interactions within subsystems are more important in determining component properties than are the causal interactions between subsystems” (Bechtel und Richardson 2010 [1993], 26-27). Im Rahmen der mechanistischen Perspektive können Modularität und Beinahe-Zerlegbarkeit als Synonyme gesehen werden. Einfach zerlegbare Systeme zeigen einen sehr hohen Grad an Modularität, während beinahe-zerlegbare Systeme einen geringeren Grad an Modularität zeigen, aber genug, um die heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation anzuwenden. Hier wird noch einmal deutlich, dass Modularität als graduelle Eigenschaft eines Systems gedacht werden muss.³¹

Die Annahme von Modularität wird zu einer Bedingung für die Möglichkeit, die heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation anzuwenden, um zu einer mechanistischen Erklärung für ein bestimmtes Systemverhalten zu gelangen. Allerdings lässt sich im mechanistischen Rahmen nicht analog zum Argument für Lewontins Quasi-Unabhängigkeit ein transzendentes Argument formulieren, welches zeigt, dass biologische Systeme modular sein müssen. Bei der Suche nach Mechanismen ist die Annahme, dass ein bestimmtes System Modularität zeigt, nur eine Heuristik. Als Heuristik kann sich die Annahme als falsch herausstellen. Die Postulierung von Modularität im

³¹ Die Redeweise von Modularität als „Eigenschaft eines Systems“ ist in dieser Arbeit eine Vereinfachung. Die mechanistische Perspektive als epistemische Perspektive lässt offen, ob Modularität eine Eigenschaft des betrachteten biologischen Systems ist oder ob Modularität eine Eigenschaft unserer Repräsentation dieses Systems ist (z.B. des jeweiligen Modells).

Rahmen der Anwendung der heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation stellt eine kontingente Annahme dar. Dagegen wird sie im Argument für die Existenz der Quasi-Unabhängigkeit zur notwendigen Bedingung für das Phänomen der Adaptation.

Bereits bei Bechtel und Richardson (2010 [1993], S. 202 ff.) wird die Möglichkeit eines Scheiterns der Heuristiken und das Versagen der mechanistischen Vorgehensweise für bestimmte Systeme diskutiert. Es ist möglich, dass Systeme einer Dekomposition nicht zugänglich sind. Stark integrierte Systeme, in denen die Aktivität von bestimmten Komponenten von der Aktivität vieler anderer Komponenten abhängig ist und in denen die Organisation zyklisch und dynamisch ist, können die Heuristiken der Dekomposition und Lokalisation zum Scheitern bringen. Bechtel und Richardson sprechen auch von „integrierten Systemen“ (Bechtel und Richardson 2010 [1993], S. 202). In solchen Systemen ist es schwierig, den einzelnen Komponenten einen spezifischen Beitrag zum Systemverhalten zuzuordnen, welcher an den jeweiligen physikalischen Eigenschaften eines Teils festgemacht werden kann. Diese Art von Systemen kann, wie sich bei der Diskussion um das Gehirn in Kapitel 5 zeigen wird, auch mit dem Begriff des Holismus beschrieben werden. Verhalten in einem holistisches System kann nicht problemlos durch den Verweis auf die spezifischen Funktionen von Komponenten und deren physikalischen Eigenschaften erklärt werden.

Modularität spielt eine wichtige Rolle als heuristische Annahme über ein System, dessen Verhalten durch die Anwendung von Dekomposition und Lokalisation erklärt werden soll. Damit einem bestimmten Teil eines Systems eine Rolle bei der Produktion eines bestimmten Verhaltens zugeschrieben werden kann, muss dieses Teil als Modul identifiziert werden. Im nächsten Abschnitt werden die vier oben genannten Kriterien für Module präziser gefasst.

2.2.2 Interpretation der Kriterien für Module aus der mechanistischen Perspektive

Weiter oben wurden vier Eigenschaften genannt, die typischerweise auf Module in der Biologie zutreffen, wenn Module als Teile von biologischen Systemen verstanden werden. Diese vier Eigenschaften können nun sinnvoll im Rahmen der mechanistischen Perspektive zu Kriterien für die Identifikation von Modulen weiter entwickelt werden. Dabei ist zu beachten, dass die hier vorgeschlagenen Kriterien allgemeiner sind als die spezifischen

Kriterien, die beispielweise durch einen Partitionsrahmen vorgegeben werden. Sie sind sozusagen unabhängig von der jeweiligen theoretischen Perspektive.

Die folgenden typischen Eigenschaften von Modulen wurden oben bereits genannt und sollen nun zu allgemeinen Kriterien ausgearbeitet werden: (a) Interne Integration, (b) relative Unabhängigkeit, (c) Beständigkeit über eine ausreichende Zeitspanne als identifizierbare Einheiten und (d) iterative Verwendung bzw. Wiederverwendung beim Aufbau größerer Einheiten oder anderer Systeme.

Interne Integration (a) und relative Unabhängigkeit (b) spiegeln die Verwandtschaft der Begriffe Modularität und Beinahe-Zerlegbarkeit im Sinne von Simon sehr gut wieder. Eine allgemeine Definition von Modularität bei Callebaut (2005, S. 5-6) verdeutlicht, wie die beiden Begriffe aus mechanistischer Perspektive zusammenfallen: „Generally speaking, a system may be characterized as modular to the extent that each of its components operates primarily according to its own, intrinsically determined principles.“ Die Zerlegung eines Systems in Module beruht also im Wesentlichen darauf, Einheiten zu identifizieren, deren Eigenschaften von internen Vorgängen stärker bestimmt werden als von anderen Einheiten im System.

Interne Integration (a) meint dann, dass innerhalb von Modulen eine Vielzahl von kausalen Interaktionen zu finden bzw. zu erwarten ist, welche zu den konkreten Eigenschaften eines spezifischen Moduls und damit zu der kausalen Rolle des Moduls im Gesamtsystem beiträgt. Gleichzeitig wird durch das Kriterium der relativen Unabhängigkeit (b) gefordert, dass ein Modul eine geringere Anzahl an kausalen Interaktionen mit Teilen aufweist, die extern zu diesem sind. Während die internen kausalen Interaktionen wichtig im Hinblick auf die Eigenschaften des Moduls sind, spielen die externen kausalen Interaktionen nur eine geringe Rolle bei der Bestimmung der Moduleigenschaften. Die Bedingungen (a) und (b) sind jeweils graduell und verdeutlichen damit noch einmal, dass auch die Modularität eines Systems von gradueller Natur ist.

Ein System kann mehr oder weniger modular sein. Der Grad der Modularität hängt häufig von der Ebene der Analyse ab. Dies wird am Beispiel des Organismus als modularem System deutlich. Auf der Ebene von Organen und Zellen ist es relativ einfach Module voneinander abzugrenzen. Organe und Zellen zeigen eine starke interne Integration (a) und geringere externe Interaktionen (b). Der Organismus als biologisches System zeigt also auf der Ebene der Organe oder Zellen einen hohen Grad an Modularität. Hingegen wird es auf der subzellulären Ebene schwieriger, Module zu identifizieren, da die Interaktionen zwischen Proteinen und Molekülen sehr hoch sein können. Außerdem

erfüllen die Proteine, Enzyme und anderen Moleküle in der Zelle häufig gemeinsam spezifische Funktionen und sind darüber hinaus an mehr als einer Funktion in der Zelle beteiligt (siehe Abschnitt 2.2.3.2).

Kriterium (c) kann als eine Art epistemische Anforderung an die Komponenten eines Mechanismus gesehen werden. Einheiten eines Systems müssen lange genug als solche zu identifizieren sein, damit sie als Komponenten eines Mechanismus erkannt werden können. Mechanismen basieren auf der Beschreibung von konkreten physikalischen Teilen und deren Aktivitäten, sowie deren kausalen Interaktionen mit anderen physikalischen Teilen eines Systems. Das System muss nun durch eine gewisse Stabilität und Kontinuität ausgezeichnet sein, damit eine mechanistische Strategie sinnvoll ist. Ohne eine gewisse Beständigkeit von Modulen wäre es nicht möglich, postulierte Funktionen in strukturellen Einheiten zu lokalisieren. Kriterium (c) ist also wichtig für die Lokalisation.

Ein Gasgemisch wäre ein Beispiel für ein System, das nicht durch eine mechanistische Beschreibung erfasst werden kann, auch wenn man Moleküle als Teile des Systems ansehen und zwischen den einzelnen Molekülen kausale Wechselwirkungen bestehen können. Trotzdem lassen sich keine Module, weder strukturelle noch funktionale Einheiten, identifizieren, die über eine ausreichende Zeitspanne hinweg identifizierbar wären. Alle Moleküle sind ständig in Bewegung und zeigen wenig Regularität. Weder Dekomposition noch Lokalisation sind hier anwendbar. So ein System lässt sich eher mit statistischen oder mathematischen Mitteln beschreiben.

Auch Kriterium (d) lässt sich unter einer mechanistischen Perspektive sinnvoll erläutern. Kriterium (d) besagt, dass Module sich durch eine iterative Verwendung und Wiederverwendung beim Aufbau größerer Einheiten oder anderer Systeme auszeichnen müssen. Im Rahmen von mechanistischen Erklärungen erscheint diese Forderung sinnvoll, da mechanistische Erklärungen den Anspruch haben nicht nur vollkommen lokale Beschreibungen von einzigartigen Vorgängen zu sein, sondern auch eine gewisse Verallgemeinerung für ähnliche Systeme beanspruchen. So wird beispielsweise angenommen, dass der Mechanismus der Proteinsynthese, zumindest in Zellen des gleichen Typs, durch die gleichen Komponenten und Aktivitäten realisiert wird. Der Mechanismus, einmal gefunden, muss nicht für jede Zelle neu bestimmt werden.

Auch die Kriterien (c) und (d) machen deutlich, dass Modularität von gradueller Natur ist und die Ebene der biologischen Organisation Einfluss hat, welchen Grad von Modularität man annehmen kann. Dies lässt sich noch einmal am Beispiel des Organismus verdeutlichen. Auf der Ebene der Organe und auch der Zellen lassen sich leicht Einheiten

ausmachen, welche die Kriterien (c) und (d) erfüllen. Organe und Zellen existieren als identifizierbare Einheiten über längere Zeiträume und werden verlässlich in jeder Generation des betrachteten Organismus ausgebildet. Sie finden sich auch in anderen Organismen der gleichen Spezies oder in anderen Spezies. Dagegen wird es auf tieferen Ebenen der biologischen Organisation wieder schwieriger Teile zu identifizieren. Auf der subzellulären Ebene sind die einzelnen Einheiten nicht nur durch vielfältige Interaktionen verbunden, sondern zum Teil auch sehr kurzlebig (z.B. Proteine, Enzyme oder m-RNA), so dass Kriterium (c) angepasst werden muss. Die „ausreichende Zeitspanne“ muss als sehr viel kürzer angesehen werden.

Es ist an dieser Stelle wichtig, kurz auf den in dieser Arbeit verwendeten Begriff der Ebenen der biologischen Organisation einzugehen. Bisher wurde der Ebenenbegriff in gewisser Weise traditionell verwendet. Ein Organismus kann in Organe und Organsysteme zerlegt werden. Organe können weiter in bestimmte Zelltypen zerlegt werden und diese weiter in Organellen, Proteine und Moleküle. Diese Sichtweise kommt auch in den Biologie-Lehrbüchern zum Ausdruck, wo die biologische Welt typischerweise hierarchisch von oben nach unten in Ebenen der biologischen Organisation unterteilt wird: Ökosysteme, Populationen, Organismen, Organe, Gewebe, Zellen, Organellen und Moleküle (z.B. Campell und Reece 2005).

Es ergeben sich vielfältige Probleme, wenn man versucht diesen traditionellen Ebenenbegriff global auszubuchstabieren, d.h., wenn man die Rede von Ebenen so interpretiert, dass es eine einheitliche Hierarchie aller biologischen Systeme geben muss. Drei Probleme sollen hier kurz angesprochen werden, die zeigen, dass eine solche Interpretation der Ebenen der biologischen Organisation nicht erfolgversprechend ist. So gibt es erstens auch biologische Systeme, die diese traditionelle Einteilung in Ebenen durchkreuzen. Beispielsweise wird es bei einzellige Lebewesen wie Bakterien schwierig sie einer bestimmten Ebene zuzuordnen, da sie gleichzeitig zur Ebene der Organismen und der Zellen zu gehören scheinen (vgl. Love 2012, S. 120). Zweitens ist nicht so klar, ob alle Ebenen der biologischen Organisation in der gleichen Beziehung zueinander stehen. Traditioneller Weise werden die Ebenen als Teil-Ganzes-Beziehungen interpretiert. Entitäten einer tieferen Ebene sind Teile von Entitäten einer höheren Ebene. Dieser Interpretation gemäß, sind Populationen Teile von Ökosystemen und Organe sind Teile von Organismen, doch Ökosysteme können nicht Teil eines Organs sein. Allerdings findet sich beispielsweise als Bestandteil des Darms, welcher auf der Ebene der Organe verortet werden müsste, ein ganzes Ökosystem von Bakterien. Schließlich kann man sich drittens

fragen, ob die Teil-Ganzes-Beziehung in jedem Fall die richtige Beschreibung des Verhältnisses zwischen den traditionellen Ebenen darstellt. Sind Organismen in gleicher Weise Teile einer Population, wie Organe Teile eines Organismus sind?

Die Redeweise von Ebenen der biologischen Organisation ist selbst vage und kontextabhängig. Eine globale, für alle System gleichermaßen geltende Definition für den Ebenenbegriff zu geben scheint relativ schwer. Daher soll der Begriff der Ebene der biologischen Organisation in einer Weise interpretiert werden, die auch im Rahmen der mechanistischen Perspektive sinnvoll ist. Ebenen der biologischen Organisation werden in dieser Arbeit demnach als lokale Repräsentationen von Hierarchien aufgefasst, die abhängig sind von der disziplinären Perspektive, der gewählten Dekomposition und der gestellten Frage. Die Ebenen der biologischen Organisation erfassen also nicht einfach eine biologische Realität. Es handelt sich nicht um eine allgemeingültige Hierarchie, anhand derer alle biologischen System geordnet werden können. Vielmehr besteht ein Pluralismus von unterschiedlichen Hierarchien (vgl. Love 2012). Genau wie die Dekomposition eines Systems auch von der jeweiligen Frage und Perspektive abhängig ist, ist auch die Einteilung des Systems in Ebenen von der theoretischen Perspektive abhängig.

Es lässt sich aber im Rahmen der hier entwickelten Perspektive etwas allgemeiner sagen, was die Ebenen eines Mechanismus definiert. Systeme, die als modular beschrieben werden, weisen häufig eine hierarchische Organisation auf im Sinne von Simons verschachtelten Hierarchien. Die Abgrenzung von Modulen und deren Untermodulen zeigt eine hierarchische Gesamtorganisation des Systems. Die jeweils gewählte Dekomposition in Module (welche z.B. vom jeweiligen Partitionsrahmen abhängig ist) definiert damit auch die Ebenen eines Mechanismus. Die theoretische Perspektive bestimmt über den Partitionsrahmen, welche Teile und welche Ebenen im Lichte einer bestimmten Fragestellung erklärungsrelevant sind. Die Ebenen der Organisation als Hierarchie von Modulen und Untermodulen ergeben sich also erst bei der Konstruktion einer mechanistischen Erklärung.

In dieser Arbeit wird im weiteren Verlauf ein, in diesem Sinne, lokaler Ebenenbegriff verwendet. Aus Gründen der besseren Verständlichkeit werde ich aber weiterhin von der „Zellebene“, der „molekularen Ebene“ usw. sprechen. Diese traditionellen Bezeichnungen, die typische Redeweise von Ebenen, dienen als Hilfsmittel und Vereinfachung, wenn es darum geht, verschiedene Ebenen der Organisation auseinanderzuhalten.

Der Begriff der Modularität fängt also nicht nur die Vorannahmen ein, die gemacht werden, wenn die Strategien von Dekomposition und Lokalisation zur Anwendung kommen. Die Dekomposition in Module und deren weitere Dekomposition definiert lokal die Ebenen eines Mechanismus. Damit sie in den heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation eine Rolle spielen können, müssen Komponenten in einem Mechanismus als Module die Kriterien (a) bis (d) erfüllen.

2.2.3 Die Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität

In der theoretischen und philosophischen Diskussion um den Begriff Modularität finden sich, wie sich gezeigt hat, viele begriffliche Unterscheidungen. Im Kern der verschiedenen Begriffe von Modularität geht es um die Zerlegbarkeit von komplexen Systemen in Teile. Im letzten Abschnitt wurden allgemeine Kriterien ausbuchstabiert, die alle Modularitäts- bzw. Modulbegriffe aus mechanistischer Perspektive erfüllen sollten. Aber eine häufig getroffene Unterscheidung hat bisher zu wenig Aufmerksamkeit bekommen und muss im Rahmen der mechanistischen Perspektive neu bewertet werden: die Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität. In der theoretischen Diskussion um den Begriff der Modularität wird diese Unterscheidung manchmal auch von Philosophen (z.B. Krohs 2009) oder Biologen (z.B. Watson und Pollack 2005) explizit getroffen, aber das Auseinanderfallen von strukturellen und funktionalen Einheiten wird nicht systematisch eingeordnet. An dieser Stelle soll die grundlegende Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität eingeführt und sinnvoll ausbuchstabiert werden. Die Idee dahinter ist, dass komplexe Systeme sowohl aus einer funktionalen als auch aus einer strukturellen Perspektive heraus zerlegt werden können. Bisher findet sich in der Literatur keine Interpretation dieser Unterscheidung, welche deren Zusammenhang zur mechanistischen Vorgehensweise explizit macht.

Auch bei der Betrachtung der Geschichte des Modularitätsbegriffs hat sich bereits gezeigt, dass Kriterien strukturelle und funktionale Aspekte herausgreifen können. Häufig werden in konkreten Definitionen von Modularität die beiden Aspekte vermischt. Der von Winther (2006) eingeführte Begriff des Partitionsrahmens verweist auf die Kriterien, welche im jeweiligen Kontext einer Disziplin oder Forschungsfrage für die Identifikation und Individuation von Teilen eines Systems verwendet werden. Wie sich gezeigt hat, wird ein Partitionsrahmen in der Regel sowohl funktionale als auch strukturelle Kriterien enthalten. Durch die Betrachtung der Rolle von Modularität beim Aufstellen von

mechanistischen Erklärungen kann gezeigt werden, dass die Unterscheidung von struktureller und funktionaler Modularität kontextübergreifend ist. Immer wenn eine mechanistische Erklärung gesucht wird, kann diese Unterscheidung getroffen werden. Diese Unterscheidung ist demnach grundlegender als die Unterscheidung von anderen Arten von Modulen (z.B. morphologische Module, Entwicklungsmodule, physiologische Module, etc.).

2.2.3.1 Zwei Arten der Dekomposition

Die Arbeit von Bechtel und Richardson (2010 [1993]) legt den Fokus auf funktionale Modularität und stellt dementsprechend die Dekomposition von Systemen in funktionale Untereinheiten in den Vordergrund. Die Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität wird angedeutet, aber dort nicht explizit getroffen. Doch bei Bechtel und Abrahamsen (2005) findet sich die Unterscheidung zwischen zwei Arten von Dekomposition. Sie unterscheiden (1) die Dekomposition eines Systems in strukturelle, physikalisch lokalisierbare Komponenten oder Einheiten von (2) der Dekomposition eines Systems bzw. eines Systemverhaltens in Operationen oder Aktivitäten einer unteren Ebene, die zum untersuchten Verhalten beitragen (vgl. Bechtel und Abrahamsen 2005, S. 433). Im Folgenden werde ich verdeutlichen, wie diese Unterscheidung zwischen den zwei Arten von Dekomposition die Unterscheidung zwischen struktureller und funktionaler Modularität widerspiegelt und es erlaubt, diese Unterscheidung mit Inhalt zu füllen.

Die These die ich hier untermauern möchte ist, dass die Komponenten oder Einheiten, die in einer strukturellen Dekomposition aufgezeigt werden, als strukturelle Module verstanden werden können, während die Operationen und Aktivitäten, welche in einer funktionalen Dekomposition postuliert werden, als funktionale Module aufgefasst werden können.

Der Ausgangspunkt der Zerlegung ist im Fall einer strukturellen Dekomposition die Betrachtung der physikalisch lokalisierbaren und unterscheidbaren Komponenten eines Systems, seine strukturellen Module. Die Unterscheidung und Abgrenzung von strukturellen Modulen ist dabei häufig sehr direkt möglich. Im Fall eines Organismus, wie beispielsweise einem Säugetier, lassen sich physikalische Grenzen von Organen und Organsystemen feststellen und auch auf der Ebene der Zellen finden sich klare Grenzen (die Zellmembran), welche Zellen aus einer rein strukturellen Perspektive heraus zu identifizierbaren Einheiten machen.

Im Falle einer funktionalen Dekomposition wird das zu erklärende Phänomen in Subprozesse oder Operationen zerlegt, die zusammen das zu erklärende Phänomen hervorbringen. Die Zerlegung in Suboperationen ist weniger direkt möglich und stark abhängig von der theoretischen Perspektive, die in Bezug auf das System eingenommen wird. Da keine konkreten physikalischen Kriterien verfügbar sind, werden zur Identifikation von funktionalen Modulen abstrakte Kriterien verwendet, die durch eine Theorie über das jeweilige System bereitgestellt werden.

Ausgangspunkt für eine mechanistische Erklärung kann eine funktionale oder eine strukturelle Dekomposition sein. Diese Unterscheidung findet sich bereits bei Bechtel und Richardson (2010 [1993], S. 18): Je nach Wahl des Ausgangspunktes können unterschiedliche Strategien zur Konstruktion einer mechanistischen Erklärung eingesetzt werden. Bottom-up-Strategien beginnen mit einer strukturellen Dekomposition, während Top-down-Strategien mit einer funktionalen Dekomposition beginnen. Die beiden Strategien sind als komplementär zu verstehen. Eine mechanistische Erklärung wird dann gegeben, wenn die in einer funktionalen Dekomposition identifizierten Operationen und Aktivitäten in Komponenten lokalisiert werden können, die durch eine strukturelle Dekomposition identifiziert wurden. Funktionale Module müssen in physikalisch lokalisierbaren Komponenten (den strukturellen Modulen) verortet werden können.

Das Ziel einer mechanistischen Erklärung ist die Identifikation von Teilen, die durch ihre Funktion zum betrachteten Verhalten einen Beitrag leisten (die so genannten „*working parts*“). Dennoch ist es laut Bechtel und Abrahamsen (2005) möglich ein System zunächst strukturell zu zerlegen, auch wenn die Operationen der identifizierten Teile noch nicht bestimmt sind.

Ein Beispiel für eine Bottom-up-Strategie, welche als Ausgangspunkt eine strukturelle Dekomposition wählt, ist laut Bechtel und Abrahamsen die zytologische Forschung zu Zellorganellen. Mitochondrien und deren feineren strukturellen Eigenschaften wurden zunächst als strukturelles Element einer Zelle entdeckt, bevor ihre Funktion bestimmt werden konnte (vgl. Bechtel und Abrahamsen 2005, S. 433-434).

Die von Bechtel und Richardson so genannte „Top-down-Strategie“ stellt einen alternativen Ausgangspunkt zum Finden einer mechanistischen Erklärung dar. Es werden zunächst Suboperationen postuliert, die zum betrachteten Verhalten beitragen sollen, um dann nach physikalischen Teilen zu suchen, die diese Operationen bzw. Funktionen ausführen. Ein Beispiel für dieses Vorgehen findet sich bei Bechtel und Richardson (2010 [1993], S. 151): Als Forscher im 19. Jahrhundert nach einer Erklärung für den Prozess der

Fermentation suchten, begannen sie mit einer funktionalen Dekomposition. Enzyme wurden zunächst als rein funktionale Einheiten über ihren Beitrag zum zellulären Prozess definiert. Erst später wurden die Komponenten, die am zellulären Prozess beteiligt sind, auch physikalisch identifiziert. Enzyme wurden also zunächst in gewisser Weise abstrakt definiert als das, was auch immer die jeweilige Funktion ausführt, bevor eine Verbindung zu einem konkreten physikalischen Teil hergestellt werden konnte.

Ein weiteres Beispiel für eine funktionale Dekomposition, die einer strukturellen Dekomposition vorausging, findet sich in der Erforschung der DNS. Laut Hartwell et al. (1999) wurde DNS zunächst durch ihre funktionale Rolle beschrieben, wodurch aber Untersuchungen der physikalischen Beschaffenheit motiviert wurden, die schließlich zeigen sollten, wie Informationen in der DNS gespeichert und weitergegeben werden. „The discovery that genetic information resides in the DNA encouraged structural studies, which then suggested how DNA encodes information and transmits it from generation to generation“ (Hartwell et al. 1999, C48).

Welche Strategie nun zum Finden einer mechanistischen Erklärung als Ausgangspunkt gewählt wird, ist abhängig von der jeweiligen Fragestellung, vom betrachteten Verhalten, dem jeweiligen System und den verfügbaren theoretischen und praktischen Mitteln (vgl. Bechtel und Richardson 2010 [1993], S. 90).

Die Unterscheidung zwischen struktureller und funktionaler Dekomposition und Bottom-up- und Top-down-Strategien ist in der wissenschaftlichen Praxis natürlich nicht so sauber vorzufinden, d.h., in der Forschung wird eine strenge Trennung dieser Strategien nicht immer zu finden sein. Stattdessen können beide Strategien auch parallel verfolgt werden. Das Finden einer Abbildung von Funktionen auf konkrete physikalische Strukturen kann mehrere Durchgänge der Korrektur und Verfeinerung beinhalten, in denen die beiden Arten von Dekomposition sich gegenseitig korrigieren und beschränken. Die strukturelle Dekomposition kann beispielsweise beschränken, welche Funktionen postuliert werden. Im Gegenzug kann die funktionale Dekomposition einschränken, nach welchen Strukturen gesucht werden muss.

Die hier angedeutete Rolle der jeweiligen theoretischen Perspektive bei der Dekomposition eines Systems steht im Einklang mit der Analyse von Winther (2001 und 2006), die oben bereits vorgestellt wurde. So gehört zur jeweiligen theoretischen Perspektive auch ein Partitionsrahmen im Sinne von Winther (2006). Der Partitionsrahmen enthält Hinweise für die funktionale und die strukturelle Dekomposition eines Systems.

Beide Arten von Dekomposition sind für die Formulierung einer mechanistischen Erklärung nötig. Dem mechanistischem Ansatz von Bechtel und Richardson (2010 [1993]) entsprechend ist das Ziel einer mechanistischen Erklärung eine Zuordnung (*mapping*) von Funktionen und Strukturen, d.h., eine Abbildung der funktionalen Dekomposition auf eine strukturelle Dekomposition. Diese Abbildung ist die Lokalisation, die Zuordnung von Operationen und physikalischen Komponenten. Schlägt die Lokalisation einer postulierten Funktion fehl, so kann dies ein Grund dafür sein, die Existenz dieser Funktion anzuzweifeln (vgl. Bechtel und Abrahamsen 2005, S. 434). Die Zuordnung von Funktionen und Strukturen ist allerdings nicht immer leicht zu finden. Vor allem in komplexen biologischen Systemen, die nur beinahe-zerlegbar sind, werden sich Fälle von komplexer Lokalisation zeigen. Bei der Betrachtung dieser Art von Lokalisation werden noch einmal wichtige Eigenschaften des Verhältnisses von Funktionen und Strukturen deutlich.

2.2.3.2 Komplexe Lokalisation: Das Verhältnis von Funktionen und Strukturen

Das Ziel in einer mechanistischen Erklärung ist es, die beiden Arten von Dekomposition aufeinander abzubilden. Funktionen sollen in konkreten physikalischen Komponenten lokalisiert werden. Allerdings wird sich nicht in jedem Fall eine Ein-zu-Eins-Abbildung von Funktionen auf Strukturen finden lassen. In komplexen, biologischen Systemen wird es schwierig, die entsprechenden *working parts* zu finden. Je komplexer das System, desto mehr wird die Arbeitsweise des Systems, die kausale Struktur, verdeckt. Doch größere Komplexität bedeutet für Autoren wie Bechtel (2011) nicht automatisch das Scheitern der mechanistischen Strategie. Es ist auch möglich das Verhalten von Systemen, welche Feedbackloops und eine zyklische Organisation enthalten, im Rahmen der mechanistischen Perspektive zu erfassen.³²

In biologischen Systemen finden sich häufig Fälle von „komplexer Lokalisation“ (*complex localisation*). Der Begriff der komplexen Lokalisation wurde von Bechtel und Richardson (2010 [1993], S. 24) eingeführt, um solche Fälle zu bezeichnen, in denen eine Aktivität von strukturell unterscheidbaren (und vielleicht auch räumlich

³² Bechtel (2011) unterscheidet die dynamischen, mechanistischen Erklärungen, welche bei der Beschreibung solcher Systeme produziert werden, von den einfachen mechanistischen Beschreibungen, die zunächst durch Dekomposition und Lokalisation gefunden werden. Aber der heuristische Wert der einfachen mechanistischen Vorgehensweise bleibt laut Bechtel bestehen. Die zunächst einfachen Beschreibungen können dementsprechend zu dynamischen Erklärungen ausgebaut werden.

verteilten) Teilen ausgeführt wird. Auch Robert Cummins (2000) stimmt zu, dass die direkte Abbildung von Funktionen und Strukturen zwar bei Artefakten häufig vorhanden ist, aber bei natürlichen Systemen nicht. Die fehlende direkte Korrelation von Funktionen und Komponenten sieht Cummins (2000, S. 125) als Grund dafür, die begriffliche Trennung der beiden Arten von Dekomposition zu betonen: „Form-function correlation is certainly absent in many cases, however, and it is therefore important to keep functional analysis and componential analysis conceptually distinct.”

Wenn wir den Organismus wieder als Beispielsystem heranziehen, so ist es im Fall von Organen relativ leicht, Strukturen zu identifizieren, die in der Regel auch spezifische Funktionen ausführen. Organsysteme, Organe oder Knochen leisten einen sehr spezifischen Beitrag zum Verhalten eines Organismus. Daher findet sich auf der Ebene der Organe eine gute Passung bei der Abbildung von Funktionen auf Strukturen. Anders als auf der Ebene der Organe, zeigt sich auf der subzellulären Ebene keine so einfache Passung zwischen Strukturen und Funktionen. Strukturelle und funktionale Dekomposition ergeben häufig unterschiedliche, manchmal sich widersprechende Ergebnisse (vgl. Krohs 2009, S. 260). Einheitliche Funktionen können von einer Vielfalt unterschiedlicher struktureller Komponenten gemeinsam ausgeführt werden.

Ein Beispiel zur Verdeutlichung dieser unterschiedlichen Ergebnisse ist der Zitronensäurezyklus (Krohs 2009, S. 270). Der Zitronensäurezyklus kann als eine funktionale Einheit identifiziert werden, deren Funktion in der Generierung von Energie besteht. Allerdings gibt es nicht eine einzelne dieser Funktion entsprechende strukturelle Komponente. Es finden sich stattdessen eine Vielzahl von strukturell unterscheidbaren Einheiten, die in einer spezifischen Weise zur Funktion des Zitronensäurezyklus beitragen (diverse Enzyme, Proteine und Moleküle).³³

Diese Einheiten sind zudem nicht exklusiv an der Operation des Zitronensäurezyklus beteiligt, sondern spielen auch in anderen funktionalen Einheiten eine Rolle. Auch Hartwell et al. (1999, S. C48) kommen bei der Untersuchung des Verhältnisses von funktionalen Modulen und strukturellen Komponenten in der Molekularbiologie zu diesem Ergebnis: „Functional modules need not be rigid fixed structures; a given component may

³³ Betrachtet man die Ebene der Moleküle, können die spezifischen Beiträge der einzelnen strukturellen Einheiten zum Zitronensäurezyklus wieder direkter zugeordnet werden. Aber es findet ein Wechsel der Perspektive bzw. Fragestellung statt: Wurde vorher nach der Zellatmung oder dem Zellstoffwechsel gefragt (wo der Zitronensäurezyklus als funktionale, aber nicht als strukturelle Einheit auftaucht), ändert sich die Frage nun nach einer Erklärung für den Zitronensäurezyklus. Hier tauchen die diversen Enzyme, Proteine und Moleküle wieder als strukturelle Komponenten auf, aber nicht der Zitronensäurezyklus als funktionale Untereinheit, sondern als zu erklärendes Verhalten.

belong to different modules at different times.“ Im Fall von komplexer Lokalisation ist es also nicht nur möglich, dass Funktionen durch das Zusammenspiel einer Vielzahl von strukturellen Komponenten realisiert werden, die jeweils einen spezifischen Beitrag mit ihrer Aktivität zur Funktion leisten. Strukturelle Komponenten können auch an mehreren Funktionen beteiligt sein. Die meisten Proteine, Enzyme oder Moleküle auf der subzellulären Ebene sind an einer Vielzahl von Prozessen beteiligt, die als unterschiedliche funktionale Einheiten der Zelle beschrieben werden können.

Die Beziehung zwischen Funktionen und Strukturen wird noch komplexer, wenn man beachtet, dass es Fälle gibt, in denen Komponenten mit unterschiedlichen Strukturen die gleiche Funktion ausführen können. Edelman und Gally (2001) behaupten, dass dieses Phänomen, welches sie als Degeneration (*degeneracy*) bezeichnen, in komplexen biologischen Systemen allgegenwärtig ist. „Degeneracy is the ability of elements that are structurally different to perform the same function or yield the same output“ (Edelman und Gally 2001, S. 13763). Ob zwei unterschiedliche Strukturen die gleiche Funktion zeigen oder unterschiedliche Funktionen ausführen, hängt laut Edelman und Gally vom jeweiligen Kontext ab. Es soll an dieser Stelle nicht zu viel Gewicht auf den Begriff der Degeneration gelegt werden, aber es lassen sich Beispiele nennen, die das Phänomen verdeutlichen. So können beispielsweise unterschiedliche Polypeptidketten zu funktional gleichwertigen Proteinen gefaltet werden und bei der Transkription von Genen können strukturell unterschiedliche Kontrollelemente zur gleichen Genexpression führen. Für die mechanistische Perspektive bedeutet dies, dass die Aufgabe der Lokalisation in diesen Fällen noch problematischer wird.

Mit dem Begriff der komplexen Lokalisation wird deutlich, inwiefern strukturelle und funktionale Module zusammen oder auseinander fallen können. Ein strukturelles Modul kann mit einem funktionalen Modul übereinstimmen (wie es häufig bei Organen der Fall ist), oder auch nicht (wie im Fall des Zitronensäurezyklus). Mehrere strukturelle Module können zu einem funktionalen Modul beitragen, während das gleiche strukturelle Modul an mehreren funktionalen Modulen beteiligt sein kann. Wie beim Zitronensäurezyklus tragen die jeweiligen strukturellen Komponenten im Fall einer komplexen Lokalisation in spezifischer Weise zur identifizierten Operation bei. Weiterhin können strukturell unterschiedliche Komponenten in bestimmten Kontexten die gleiche Funktion übernehmen. Es bleibt festzuhalten, dass die Beziehung zwischen strukturellen und funktionalen Einheiten als eine Viele-zu-Vielen-Beziehung beschrieben werden kann.

2.2.3.3 Bemerkungen zur Unterscheidung von funktionaler und struktureller Modularität

Zwei weitere Punkte zur hier eingeführten Unterscheidung von struktureller und funktionaler Modularität müssen gemacht werden. Der erste betrifft eine mögliche Kritik an der Unterscheidung, welche durch eine entwicklungsbiologische, dynamische Perspektive nahegelegt werden könnte. Der zweite Punkt bezieht sich auf eine Spezifikation des Funktionsbegriffs bei der Rede von funktionaler Modularität.

Eine mögliche Kritik an der Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität könnte sein, dass diese Unterscheidung nicht für alle relevanten Fälle aufrechterhalten werden kann. Beispielsweise strebt Schlosser (2004) eine prozessorientierte Definition von Entwicklungsmodularität an, die zu einer Konvergenz von strukturellen und funktionalen Modulen führen würde. Module werden von Schlosser als „subprocesses that make an integrated and context-insensitive contribution to a process“ definiert (Schlosser 2004, S. 522). Entwicklungsmodule sollten demnach als Subprozesse angesehen werden, die einen Beitrag zum Lebenszyklus leisten, welcher dann als übergeordneter Prozess gesehen wird. Nach Schlosser ist die Redeweise von strukturellen Modulen dann nur eine abgeleitete Art den Begriff der Modularität zu verwenden. Modularität wird zu einem Begriff, der die eigenständige, funktionale Rolle einer Entwicklungseinheit im Hinblick auf den Lebenszyklus eines Organismus hervorhebt.

Die hier eingeführte Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität lässt sich mit dem Hinweis auf die Bedeutung dieser Unterscheidung für mechanistische Erklärungen verteidigen. Wird ein Prozess durch eine mechanistische Erklärung beschrieben, bleibt die Unterscheidung von struktureller und funktionaler Modularität bestehen. Im Sinne der beiden unterschiedlichen Arten von Dekomposition werden sowohl Komponenten als auch Aktivitäten gesucht, die zusammen den zu erklärenden Prozess bzw. das zu erklärende Systemverhalten hervorbringen. Eine prozessorientierte Definition von Modularität kann für bestimmte Fragen sinnvoll sein, jedoch wird im Rahmen einer mechanistischen Perspektive der Fokus auf Module als Teile zu legen sein. Auch Entwicklungsprozesse werden letztlich durch den Verweis auf Mechanismen erklärt. Die mechanistischen Beschreibungen von Entwicklungsprozessen enthalten beispielsweise auch die Aufzählung beteiligter Gene (verstanden als DNS-Abschnitte), Proteine, chemischer Signalstoffe, usw. Damit zeigt sich, dass Funktionen

auch bei der Erklärung von Entwicklungsprozessen in physikalischen Komponenten lokalisiert werden.

Es lässt sich zur Verteidigung der hier eingeführten Unterscheidung von funktionaler und struktureller Modularität also sagen, dass die Prozess-Definition von Modularität in vielen Fällen nicht der epistemischen Praxis entspricht: Man will physikalische Teile finden, die Komponenten in einem Mechanismus sind und in denen man Funktionen lokalisieren kann. Ein anderer Punkt, welcher für die mechanistische Interpretation des Begriffs der Modularität spricht ist, dass auf diese Weise für einen erheblichen Teil der biologischen Disziplinen eine Einheit hinter der Pluralität der biologischen Modularitätsbegriffe erfasst werden kann. Die Prozess-orientierte Definition von Modularität kann aus der theoretischen Perspektive der Entwicklungsbiologie für bestimmte Fragen sinnvoll erscheinen, aber sie hat nicht die gleiche Reichweite. Schließlich ist die mechanistische Perspektive besser geeignet, um die Beziehung zwischen Modularität und Plastizität zu beleuchten, da die Ebenen von Verhalten und Organisation eines Systems zusammengebracht werden.

Akzeptiert man die grundlegende Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität im mechanistischen Sinne, so muss der hier verwendete Funktionsbegriff noch genauer erläutert werden, da es sonst zu Missverständnissen kommen kann. Die funktionale Rolle von Modulen wird beispielsweise auch von Winther (2001) diskutiert, allerdings unter Verwendung eines ätiologischen Funktionsbegriffs. Im Sinne dieses Funktionsbegriffs, werden mit der Bezeichnung „Funktion“ alle diejenigen Effekte erfasst, für die ein Modul während der Evolution selektiert wurde oder die in der jetzigen Umwelt einen selektiven Vorteil darstellen. Aus dieser Perspektive kann ein Modul (dann verstanden als ein Merkmal oder ein Bündel von Merkmalen) eine Funktion haben oder auch nicht. Möglich wären auch Module, die mehr als eine Funktion in diesem Sinne aufweisen. Der ätiologische Funktionsbegriff ist zwar hilfreich, wenn wir verstehen wollen, warum ein bestimmtes (z.B. physiologisches) Modul in der Evolution entstanden ist, doch im Kontext von mechanistischen Erklärungen ist er nicht hilfreich.

Im hier gesetzten Rahmen sollte der Funktionsbegriff im Anschluss an Cummins (1975) interpretiert werden. Mit der Bezeichnung „Funktion“ wird jeder Effekt herausgestellt, der zum untersuchten Verhalten beiträgt. Demnach wird es von der gewählten theoretischen Perspektive und der Fragestellung in Bezug auf ein System abhängen, welche Effekte als Funktionen identifiziert werden. Wie die Dekomposition eines Systems in funktionale oder strukturelle Teile vom jeweiligen Partitionsrahmen und

damit von der theoretischen Perspektive abhängt, so ist auch die Identifikation eines Effektes als Funktion von der theoretischen Perspektive und der gestellten Frage abhängig.

2.3 Zusammenfassung: Module als Teile in einer mechanistischen Erklärung

Der Begriff der Modularität erfasst die Organisation von komplexen, biologischen Systemen in relativ unabhängige Teilsysteme oder Teile. Obwohl die Analyse auf den Bereich der Biologie eingegrenzt wurde, hat sich eine Pluralität von Verwendungen gezeigt. Besonders deutlich wurde dies an den unterschiedlichen Verwendungsweisen in Entwicklungs- und Evolutionsbiologie. Dabei ist aufgefallen, dass nicht nur zwischen den Disziplinen Unterschiede bestehen, sondern auch innerhalb einer Disziplin keine einheitliche Definition des Begriffs Modularität vorliegt. So werden in der Entwicklungsbiologie viele unterschiedliche operationale Definitionen von „Entwicklungsmodul“ verwendet, wobei die Wahl einer Definition von der jeweiligen Fragestellung abhängig ist. Auch in der Evolutionsbiologie hat sich gezeigt, dass Modularität im evolutionären Verständnis zwei sehr unterschiedliche Bedeutungen hat. Dort kann Modularität sowohl eine notwendige Vorbedingung für Evolution durch natürliche Selektion bezeichnen, als auch ein evolviertes Merkmal.

Schließt man weitere biologische Disziplinen in die Betrachtung mit ein, so zeigt sich, dass in der Biologie eine Pluralität von Modularitätsbegriffen zu finden ist. In der theoretischen Literatur wird zum Teil durch das Anführen von Listen versucht, die unterschiedlichen Begriffe von Modularität zu ordnen. Diese Listen sind aber keineswegs einheitlich. Eine Gemeinsamkeit der verschiedenen Begriffe von Modularität lässt sich allerdings darin bestimmen, dass Module immer eine Bezeichnung für Teile von biologischen Systemen sind.

Mit Hilfe der mechanistischen Perspektive wurde Modularität als eine Annahme über die Organisation eines Systems interpretiert, die es erlaubt die heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation anzuwenden, wenn es darum geht ein bestimmtes Systemverhalten zu erklären.

Die Vielzahl von unterschiedlichen operationalen Definition in der Entwicklungsbiologie ist im Rahmen der mechanistischen Perspektive kein überraschender Befund. Die Dekomposition eines Systems ist abhängig von der theoretischen Perspektive und der jeweiligen Fragestellung. Welche Aktivitäten und physikalischen Komponenten

als relevant für die Erklärung eines Verhaltens angesehen werden ist davon abhängig, welche Theorien es zu diesem Verhalten gibt und welche Mittel zur Untersuchung des Systems zur Verfügung stehen.

Die mechanistische Perspektive verdeutlicht, was das gemeinsame der unterschiedlichen Definitionen und Verwendungsweisen von Modularität ist, zumindest für einen bestimmten Bereich der Biologie, welcher als kompositionelle Biologie im Anschluss an Winther (2006) bezeichnet wurde. Auch lässt sich das Verständnis von Modulen als Teilen konkretisieren und Kriterien für Module ausbuchstabieren. Alle Teile eines Systems müssen als Module vier Bedingungen erfüllen: (a) Interne Integration, (b) relative Unabhängigkeit, (c) Beständigkeit über eine ausreichende Zeitspanne als identifizierbare Einheiten und (d) iterative Verwendung beim Aufbau größerer Einheiten oder anderer Systeme.

Bei der Suche nach einer mechanistischen Erklärung wird ein System nicht nur funktional zerlegt, sondern auch strukturell. Mit der Unterscheidung von zwei Arten der Dekomposition geht die Unterscheidung von zwei grundlegenden Arten von Modularität einher. Die Abbildung von funktionalen Modulen auf strukturellen Modulen ist die Lokalisation von Funktionen in physikalischen Strukturen. In komplexen biologischen Systemen ist diese Abbildung aber nicht einfach, sondern es besteht eine Viele-zu-Vielen-Beziehung von Funktionen und Strukturen.

Die Bedingungen (a) bis (d) legen allgemeine Kriterien für Module in der kompositionellen Biologie fest. Wie ein Modul dann im Rahmen einer konkreten Fragestellung zu identifizieren ist, wird durch den Partitionsrahmen (vgl. Winther 2006) bestimmt, welcher Teil der disziplinären Perspektive ist. Auch wie für eine bestimmte Fragestellung relevante funktionale und strukturelle Einheiten identifiziert werden, wird durch den Partitionsrahmen spezifiziert.

Modularität ist ein Begriff mit einer epistemischen Funktion. Diese epistemische Funktion verbindet die vielen unterschiedlichen Verwendungen und Definitionen in der kompositionellen Biologie. Die konkrete Anwendung des Begriffs ist durch den jeweiligen Kontext stark beeinflusst.

Bevor das Verhältnis von Modularität und Plastizität für einen konkreten Fall wie das Immunsystem untersucht werden kann, muss im nächsten Kapitel der Plastizitätsbegriff genauer bestimmt werden. Lässt sich ein begrifflicher Kern finden? Hat der Begriff der Plastizität auch eine epistemische Rolle?

3 Plastizität in biologischen Systemen

Im letzten Kapitel wurde der Begriff der Modularität aus der mechanistischen Perspektive betrachtet und seine Bedeutung für das Finden und Formulieren von mechanistischen Erklärungen herausgestellt. Durch den Einbezug der epistemischen Rolle von Modularität konnten allgemeine Kriterien für Module angegeben werden und eine wichtige begriffliche Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität eingeführt werden. In diesem Kapitel wird nun der biologische Begriff Plastizität einer genaueren Betrachtung unterzogen. Auch für den Begriff der Plastizität wird aus einer mechanistischen Perspektive nach einem begrifflichen Kern gefragt, wobei sich allerdings zeigen wird, dass Plastizität sich nicht in der gleichen Weise wie Modularität behandeln lässt. Plastizität bezieht sich aus mechanistischer Perspektive in erster Linie auf ein zu erklärendes Phänomen, welches spezifische Anforderungen und Herausforderungen für das mechanistische Vorgehen mit sich bringt.

Es wurde im ersten Kapitel schon festgestellt, dass Plastizität ebenfalls ein sehr breiter Begriff ist, der in verschiedenen lebenswissenschaftlichen Disziplinen angewendet wird. Dies macht die Analyse eines begrifflichen Kerns nicht unproblematisch. Betrachtet man die biologische Literatur, so stellt sich der Phänomenbereich, auf den der Begriff Plastizität angewendet wird, tatsächlich als sehr breit dar. Die Phänomene, welche mit dem Begriff beschrieben werden, werden nicht nur in unterschiedlichen Disziplinen behandelt, sondern finden sich auf unterschiedlichen Ebenen der biologischen Organisation. Beispielsweise werden in den Kognitionswissenschaften und der Entwicklungspsychologie mit den Begriffen „neuronale Plastizität“ und „Plastizität des Gehirns“ Eigenschaften auf unterschiedlichen Ebenen der biologischen Organisation angeführt. Während die neuronale Plastizität ein Phänomen auf der Zellebene bezeichnet, bezieht sich der zweite Begriff auf ein Phänomen der Organebene, eine Eigenschaft des Gehirns. In der Evolutions- und Entwicklungsbiologie wird mit dem Begriff der phänotypischen Plastizität oder der Plastizität der Entwicklung häufig ein Phänomen auf der Organismus-Ebene bezeichnet. Der Begriff spielt aber auch in anderen biologischen Disziplinen eine Rolle. So wird beispielsweise in der Molekularbiologie die Variabilität der Genexpression, welche ein Phänomen auf der zellulären und subzellulären Ebene darstellt, als Form von Plastizität betrachtet.

Einige Autoren betonen, dass Plastizität als Phänomen nur durch einen interdisziplinären Ansatz und die Zusammenarbeit verschiedener biologischer Disziplinen vollständig erfasst werden kann (z.B. Pigliucci 2001). Neben der Forderung nach einer interdisziplinären Zugangsweise zu den Phänomenen, die unter die Bezeichnung „Plastizität“ fallen, findet sich in der Literatur auch die Betonung der theoretischen Bedeutung des Begriffs. Schon im ersten Kapitel hat sich gezeigt, dass Plastizität, genau wie Modularität, als ein bedeutsamer Begriff für die theoretische Vereinigung von Evolutions- und Entwicklungsbiologie gesehen wird.

DeWitt und Scheiner (2004) gehen mit der Betonung der theoretischen Bedeutung von Plastizität noch einen Schritt weiter und sehen in dem Begriff der Plastizität, verstanden als umweltabhängige Expression von Phänotypen („*environment-dependant phenotype expression*“), die Möglichkeit einer Vereinigung der gesamten Biologie unter ein gemeinsames Paradigma, da der Begriff nicht nur in der Genetik, Entwicklung, Ökologie und Evolution Relevanz habe, sondern auch Physik, Physiologie und Verhaltensforschung einschließen könne (vgl. DeWitt und Scheiner 2004, S. 1). Auch andere Autoren geben dem Begriff der Plastizität ein ähnliches Gewicht. Beispielsweise ist Plastizität für West-Eberhard eine universale Eigenschaft von lebenden Dingen (vgl. West-Eberhard 2003, S. 34). Der Anspruch an den Begriff Plastizität, aber auch dessen Breite und Abstraktheit, werden hier noch einmal sehr deutlich und es zeigt sich, dass Plastizität in dieser Hinsicht keineswegs hinter dem Begriff der Modularität zurücksteht.

Den hohen Ansprüchen und Erwartungen an den Begriff steht eine unklare und möglicherweise nicht immer konsistente Verwendung in der biologischen und philosophischen Literatur gegenüber. Der Plastizitätsbegriff kann möglicherweise sehr weit gefasst werden, so dass selbst disziplinäre Grenzen überwunden, Problemfelder vereinheitlicht und eine Synthese von Evolution und Entwicklung ermöglicht wird. Trotzdem wird der Begriff in den jeweiligen konkreten Kontexten von bestimmten Disziplinen, Fragestellungen oder Debatten dann teilweise sehr spezifisch zur Beschreibung eines bestimmten Phänomens oder einer spezifischen phänotypischen Variabilität verwendet. In den biologischen Disziplinen und den angrenzenden Wissenschaften, wie den Kognitionswissenschaften oder der Psychologie, werden typischerweise bestimmte Phänomene oder Typen von Phänomenen als Formen von Plastizität diskutiert und mit spezifischen Begriffen bezeichnet. Häufig werden mit den jeweiligen Verwendungen des Begriffs auf spezifische Arten der individuellen Anpassung von biologischen Systemen an Umweltbedingungen verwiesen.

Unklar ist allerdings, wie sich die verschiedenen Arten von Plastizität, die durch spezifische Begriffe, wie z.B. phänotypische Plastizität, Entwicklungsplastizität, Verhaltensplastizität oder neuronale Plastizität, herausgehoben werden, zu einander verhalten. In der Literatur finden sich weder ein einheitlicher Gebrauch der jeweiligen Begriffe, noch einheitliche Unterscheidungen von typischen Arten von Plastizität. Darüber hinaus ist die Verwendung der Begriffe in der Biologie laut David Buller (2005) durch Inkonsistenzen geprägt (vgl. auch Bateson und Gluckman 2012, S. 219). Buller diagnostiziert den Zustand der in der Literatur verwendeten Definitionen und Unterscheidungen von Plastizität folgendermaßen:

I will not be using the terms adaptive plasticity, developmental plasticity, and phenotypic plasticity in a way that conforms with standard usage in biology. The reason is that there is simply no standard usage in biology. Indeed, discussions of plasticity in the biological literature are characterized by widespread terminological inconsistency (Buller 2005, 44).

Bullers Diagnose ist sehr pessimistisch, macht aber noch einmal deutlich, dass auch hier ein ungemeiner Klärungsbedarf besteht. Eine wichtige Frage für dieses Kapitel ist, ob sich unter der großen Vielfalt der typischen Verwendungen des Begriffs so etwas wie ein gemeinsamer, begrifflicher Kern findet, der die unterschiedlichen Verwendungen des Begriffs miteinander verbindet, aber gleichzeitig enger und zugleich gehaltvoller gefasst werden kann als in der Charakterisierung von DeWitt und Scheiner (2004) oder West-Eberhard (2003).

Die Definition von Plastizität als umweltabhängige Expression von Phänotypen erscheint viel zu weit. Die Expression eines Phänotyps ist immer abhängig von der Umwelt des sich entwickelnden Organismus. Alle Organismen entwickeln sich in einer Umwelt und nutzen die dort vorfindbaren Ressourcen. Daher ist zu erwarten, dass jedes biologische System in irgendeiner Form Plastizität zeigt, wenn diese breite Definition zugrunde gelegt wird. Eine Definition von Plastizität, die darin mündet, dass „plastisch“ gleichbedeutend mit „biologisch“ ist, kann allerdings nicht erstrebenswert sein, da dieser Begriff überhaupt keinen Mehrwert mehr bei der Beschreibung eines biologischen Systems hätte.

Doch kann der Plastizitätsbegriff sinnvoll eingegrenzt werden? Plastizität bezieht sich auf die Variabilität von biologischen Systemen in Bezug auf Umweltbedingungen. Die nachfolgende Analyse wird unter der These durchgeführt, dass der Plastizitätsbegriff typischerweise eine bestimmte Art der umweltinduzierten Variabilität bezeichnet, die von anderen Formen der umweltbezogenen Variabilität abgegrenzt werden kann. Auch hier

wird sich die mechanistische Perspektive als fruchtbar erweisen und die Abgrenzung von zwei verschiedenen Arten der umweltbezogenen Variabilität, Sensitivität und Plastizität, nachvollziehbar machen.

Es ist an dieser Stelle wichtig zu betonen, dass der hier zu entwickelnde begriffliche Kern und die darauf aufbauende Einordnung verschiedener Arten von Plastizität hier unter einer mechanistischen Perspektive ausbuchstabiert wird. Die hier vorgeschlagene Ordnung schließt nicht aus, dass unter einer anderen Perspektive (oder in Hinsicht auf einen anderen theoretischen Stil) andere Ergebnisse erzielt werden können. So kann beispielsweise eine breitere Perspektive auf Plastizität angemessen sein, wenn es gilt den Zusammenhang zwischen Entwicklung und Evolution zu untersuchen (West-Eberhard 2003, S. 35).³⁴

Der Erste Teil dieses Kapitels soll dazu dienen, die typischen Verwendungsweisen von des Begriffs „Plastizität“ in der Biologie genauer zu betrachten. Bei der Analyse des Begriffs wird es darum gehen, einen begrifflichen Kern zu suchen, der die relevanten und typischen Redeweisen von Plastizität in der Biologie und den Kognitionswissenschaften, sowie den entsprechenden philosophischen Debatten berücksichtigt. Wie sich noch zeigen wird, ist die häufige Formulierung von Plastizität als Fähigkeit hier ein wichtiger Hinweis. Aber es wird auch darum gehen, wichtige Unterscheidungen herauszuarbeiten, wie beispielsweise verschiedene Dimensionen von Plastizität oder die verschiedenen Arten von Systemen auf die dieser Begriff sinnvoll angewendet werden kann. Ziel ist es, einen Plastizitätsbegriff zu entwickeln, welcher es ermöglicht Plastizität von anderen Formen der biologischen Variabilität zu unterscheiden und verschiedene Arten von Plastizität gegeneinander abzugrenzen.

Der zweite Teil dieses Kapitels nutzt die mechanistische Perspektive auf den Begriff der Plastizität, um diesen entsprechend zu schärfen. Es wird die Unterscheidung zwischen Sensitivität und Plastizität eingeführt, welche Plastizität von anderen Formen der umweltinduzierten Variabilität abgrenzt. Anschließend werden verschiedene Arten von Plastizität im Rahmen der mechanistischen Perspektive voneinander abgegrenzt. In dieser Hinsicht wird eine Unterscheidung zwischen Plastizität erster und zweiter Ordnung eingeführt und die Verbindung von Plastizität und dem Begriff der Robustheit thematisiert. Weiterhin werden Arten von Mechanismen für Plastizität vorgestellt, die typischerweise in der Literatur diskutiert werden. In der Literatur werden typischerweise instruktive und

³⁴ West-Eberhard (2003) verteidigt eine sehr breite Definition von Plastizität, indem sie darauf hinweist, dass all die möglichen feineren Unterscheidungen auf ihre Fragestellung bezogen irrelevant sind. Alle Formen von Plastizität (inklusive Formen der umweltinduzierten Variabilität, die hier später nicht als Plastizität behandelt werden) spielen eine Rolle in Entwicklung und Evolution und können im Zusammenspiel dieser Prozesse ihren Status verändern (z.B. von passiv zu aktiv, oder von umweltinduziert zu genetisch fixiert).

selektionsbasierte Mechanismen unterschieden, die herangezogen werden, um die individuelle Anpassung von biologischen Systemen an ihre Umwelten zu erklären. Schließlich werden die epistemischen Aspekte des Begriffs der Plastizität untersucht. Anders als Modularität hat Plastizität keine direkte epistemische Funktion, trotzdem werden bestimmte epistemische Aspekte mit dem Begriff verbunden, die sich aus mechanistischer Sicht als Herausforderungen darstellen.

3.1 Die verschiedenen Arten von Plastizität in der Biologie: Eine Bestandsaufnahme

Der Plastizitätsbegriff lässt sich auf sehr unterschiedliche Phänomene anwenden. Dennoch gibt es Versuche eine möglichst umfassende Definition für Plastizität in der Biologie zu geben. Dazu gehören die Definitionen entsprechender Wörterbücher, aber auch Definitionsversuche aus der theoretischen, biologischen Literatur. Einige dieser umfassenden Definitionen werden vorgestellt und die Gemeinsamkeiten herausgearbeitet, aber gleichzeitig auch zeigen, wie einige dieser Definitionen bereits wichtige Unterscheidungen einführen oder vorbereiten, um verschiedene Arten von Plastizität auseinander zu halten.

Bereits im ersten Kapitel wurden einige Definitionen von Plastizität angeführt, die vor allem auch unter historischen Gesichtspunkten interessant sind. Dort hat sich gezeigt, dass Plastizität im Rahmen der Entwicklungspsychologie von William James zunächst als physikalisches Prinzip verstanden wurde. Schon kurze Zeit später wurde Plastizität aber als biologischer Begriff definiert der eine spezifische Eigenschaft von Lebewesen erfasst: Ihre Fähigkeit zur individuellen Anpassung an veränderte Umweltbedingungen (vgl. Baldwin 1960, S. 302). Wie sich zeigen wird, findet sich die Auffassung von Plastizität als Fähigkeit auch in neueren Definitionen.

Zunächst werden hier verschiedene allgemeine Definitionsversuche von Plastizität aus biologischen Wörterbüchern und theoretischen Arbeiten herangezogen, um einen Überblick typischer Verwendungsweisen zu bekommen (Abschnitt 3.1.1). Die Wörterbuchartikel enthalten Hinweise auf Elemente eines begrifflichen Kerns, aber auch erste Hinweise auf Unterscheidungen von verschiedenen Arten von Plastizität. Im Anschluss daran werden die verschiedenen Arten von Systemen betrachtet, auf welche sich dieser Begriff anwenden lässt (3.1.2). Dabei wird eine wichtige Einschränkung deutlich, die hilfreich ist, um den Begriff schärfer zu machen. Weiterhin werden die

unterschiedlichen Dimensionen von Plastizität herausgearbeitet und deren Zusammenhänge betrachtet (3.1.3).

3.1.1 Definitionsversuche in Wörterbüchern und aus theoretischen Arbeiten

Die hier ausgewählten Definitionen stammen aus drei Wörterbüchern mit zum Teil unterschiedlichen Schwerpunkten und den theoretischen Arbeiten von West-Eberhard (2003) und Bateson und Gluckman (2011). Jeder hier betrachtete Definitionsversuch des Begriffs Plastizität gibt wichtige Hinweise für die Suche nach einem begrifflichen Kern und die Unterscheidung verschiedener Arten von Plastizität. Diese Hinweise können dann unter der mechanistischen Perspektive verwendet werden, um einen schärferen Plastizitätsbegriff herauszuarbeiten.

Im *Cambridge Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics* findet sich unter dem Stichwort Plastizität folgender Eintrag (Lincoln et al. 1998, S. 234): “plasticity – The capacity of an organism to vary morphologically, physiologically or behaviourally as a result of environmental fluctuations“. Plastizität wird hier als Fähigkeit (*capacity*) eines Organismus definiert Variationen in Bezug auf Veränderungen in der Umwelt hervorzubringen. Weiterhin werden drei Dimensionen der Variation unterschieden: Morphologie, Physiologie und Verhalten.

Der Begriff der Plastizität wird im *Cambridge Dictionary of Human Biology and Evolution* etwas differenzierter behandelt und es werden von vornherein drei Bedeutungen des Begriffs unterschieden (Mai et al. 2005, S. 417):

1. The ability of an individual to change in response to the environment within the constraints of its genetic endowment; such variations produce many of the differences in growth observed between individuals or groups of people.
2. The ability of the brain to recover functions lost through damage, by reorganization.
3. Ability of neural tissue to change its responsiveness to stimulation because of its past history of activation.

Auffällig ist zunächst die Unterscheidung von drei verschiedenen Bedeutungen. Übereinstimmend mit der vorhergegangenen Definition, wird Plastizität allerdings in allen drei Bedeutungen als Fähigkeit (*ability*) definiert. Erstens kann mit Plastizität die Fähigkeit eines Individuums gemeint sein, im Rahmen seiner genetischen Vorgaben Veränderungen als Antwort auf die Umwelt zu produzieren. Zweitens kann sich Plastizität auf die Fähigkeit des Gehirns beziehen, durch „Reorganisation“ verlorene Funktionen

wiederherzustellen. Und drittens, wird noch die Fähigkeit von Nervengewebe herausgestellt, die Empfänglichkeit für Stimulation in Abhängigkeit zu vorangegangener Aktivität zu verändern. Alle drei hier angeführten Verwendungen beziehen sich auf Anpassungsprozesse. Während im ersten Eintrag nur Organismen genannt wurden, denen Plastizität als Fähigkeit zugesprochen werden kann, ist im zweiten Wörterbucheintrag die Rede von „Individuen“, dem Gehirn und Nervengewebe (*neural tissue*). Auf verschiedene Dimensionen von Plastizität wird nicht weiter eingegangen, aber es wird Wachstum (*growth*) als ein Aspekt benannt in dem Plastizität zu Unterschieden zwischen Individuen führen kann.

Im *Lexikon der Biologie* (Sauermost 2003, Band 11, S. 124) wird Plastizität noch ausführlicher behandelt als in den zuvor genannten Artikeln. Es werden dabei im Wesentlichen zwei Unterarten von Plastizität unterschieden: „phänotypische Plastizität“ und „neuronale Plastizität“.

phänotypische Plastizität, Fähigkeit von Lebewesen, unter verschiedenen Umwelteinflüssen ihre morphologischen, physiologischen, ökologischen und/oder ethologischen Eigenschaften *individuell* so zu modifizieren, daß sie den herrschenden Umweltbedingungen angepasst sind. [...] Unter *neuronaler Plastizität* bzw. Neuroplastizität versteht man die funktionelle und strukturelle Anpassungsfähigkeit des Nervensystems an besondere Umgebungs- und Lebensbedingungen. [...] (Hervorhebungen im Original)

Zunächst lässt sich feststellen, dass auch in diesem Eintrag Plastizität als Fähigkeit behandelt wird. Weiterhin werden, wie schon zuvor, verschiedene Dimensionen von Plastizität genannt. Plastizität zeigt sich demnach in der Variation bzw. Modifikation von Eigenschaften eines Lebewesens, die jeweils der Morphologie, der Physiologie, der Ökologie oder dem Verhalten zugeordnet werden können. Eine Betonung wird in diesem Artikel auch darauf gelegt, dass Plastizität die Fähigkeit zur individuellen Anpassung an Umweltbedingungen ist. Neuronale Plastizität wird wie schon im zuvor genannten Artikel als Fähigkeit des Gehirns bzw. des Nervensystems definiert. Allerdings wird hier nicht die Fähigkeit zur Reorganisation hervorgehoben, sondern die funktionale und strukturelle Anpassungsfähigkeit an individuelle Lebensbedingungen. Allerdings ist nicht weiter bestimmt was hier funktional und strukturell meint oder, ob die strukturelle und funktionale Anpassung durch Reorganisation erreicht werden kann.

Die drei angeführten Wörterbuch-Artikel geben erste Hinweise auf die Verwendung des Begriffs der Plastizität in der Biologie. Es werden unterschiedliche Arten von Plastizität angeführt und Dimensionen des Begriffs benannt. Zwei weitere Definition

sollen an dieser Stelle noch hinzugezogen werden, um die erste Bestandsaufnahme zu einem Abschluss zu bringen. Mary Jane West-Eberhard, deren theoretische Arbeit schon im ersten Kapitel erwähnt wurde, macht Plastizität zum Grundbegriff ihrer angestrebten Einheit von Evolution- und Entwicklungstheorie. Dabei legt sie eine sehr umfassende Definition zugrunde (West-Eberhard 2003, S. 33):

Plasticity (responsiveness, flexibility) is the ability of an organism to react to an internal or external environmental input with a change in form, state, movement, or rate of activity. It may or may not be adaptive (a consequence of previous selection).

Zunächst lässt sich wieder feststellen, dass West-Eberhard Plastizität ebenfalls als die Fähigkeit (*ability*) eines Organismus versteht auf Umweltbedingungen zu reagieren. Obwohl ihre Definition sehr breit ist, gibt sie gleichzeitig eine Reihe von Hinweisen, wie verschiedene Formen bzw. verschiedene Dimensionen von Plastizität unterschieden werden können. Es werden verschiedene Aspekte benannt, in denen Organismen Variation zeigen können: Form, Zustand, Bewegung und Aktivität. Weiterhin unterscheidet West-Eberhard aber zwei Punkte, die in den vorherigen Definitionen bisher nicht berücksichtigt wurden. Plastizität kann eine Reaktion auf Veränderungen oder Input aus der externen oder internen Umwelt sein. Demnach können auch Veränderungen innerhalb eines Organismus zu einer individuellen Anpassung führen, z.B. wenn eine Verletzung oder Fehlbildung auftritt. Weiterhin wird von West-Eberhard explizit hervorgehoben, dass Plastizität das Resultat von vorhergegangener Selektion, also eine Adaptation, sein kann, aber nicht muss.

Zum Abschluss der Bestandsaufnahme sollen noch Überlegungen von Bateson und Gluckman (2011) betrachtet werden, die sich in ihrer theoretischen Arbeit mit dem Verhältnis der Begriffe Plastizität und Robustheit im Kontext von Entwicklung und Evolution beschäftigen. Plastizität bezeichnet laut Gluckman und Bateson das Phänomen der Ausbildung von vielfältigen und manchmal qualitativ unterschiedlichen Phänotypen bei Individuen, die über den gleichen Genotyp verfügen.

Plasticity includes accommodation to the disruptions of normal development caused by mutation, poisons or accident. Much Plasticity is in response to environmental cues, and advantages in terms of survival and reproductive success are likely to arise from the use of such mechanisms. [...] Plasticity may also involve one of the many different forms of learning, ranging from habituation through associative learning to the most complex forms of cognition. (Bateson und Gluckman 2011, S. 8-9)

Statt eine allgemeine Definition zu geben, werden bei Bateson und Gluckman einfach verschiedene Fälle genannt, die zum Phänomen von Plastizität gehören. Bemerkenswert ist, dass Plastizität nicht nur als Phänomen der Anpassung an externe Umstände gesehen wird, sondern wie bei West-Eberhard eine Anpassung an interne Veränderungen, wie Mutationen, Vergiftung oder Verletzung, darstellen kann. Weiterhin wird aus dem Zitat deutlich, dass Bateson und Gluckman Plastizität als ein Phänomen verstehen, welches durch bestimmte Mechanismen hervorgebracht wird, die dem jeweiligen Organismus mit großer Wahrscheinlichkeit Vorteile in Bezug auf Überleben und Reproduktion verschaffen. Damit sind solche Mechanismen natürlich möglicherweise als Produkte der Selektion zu verstehen und damit als Adaptationen anzusehen. Als letzter Punkt ist zu erwähnen, dass bei Bateson und Gluckman auch die verschiedenen Formen von Lernen Mechanismen für Plastizität darstellen.

Der Plastizität eines Phänotyps wird häufig die Robustheit (*robustness*) von phänotypischen Merkmalen gegenübergestellt. Robustheit im Sinne von Bateson und Gluckman bezeichnet den Widerstand gegen phänotypische Veränderungen trotz veränderter Umweltbedingungen (vgl. Bateson und Gluckman 2011, S. 8). Obwohl es sich um zwei Arten von Phänomenen handelt, die sich in der Entwicklung eines Organismus zeigen, argumentieren Bateson und Gluckman für einen engen Zusammenhang zwischen diesen beiden Eigenschaften von biologischen Systemen. Laut Bateson und Gluckman spielen die gleichen Mechanismen, welche plastische Antworten auf externe oder interne Veränderungen hervorbringen, auch eine wesentliche Rolle in Bezug auf das Phänomen der Robustheit. Diesen Punkt gilt es später noch einmal aufzunehmen.

Als vorläufiges Ergebnis lässt sich festhalten, dass Plastizität typischerweise als die Fähigkeit eines biologischen Systems definiert wird, auf veränderte (externe oder interne) Umweltbedingungen mit der Produktion einer (adaptiven) Antwort zu reagieren und sich den neuen oder veränderten Umweltbedingungen im Rahmen der individuellen Entwicklung anzupassen.

In den nächsten beiden Abschnitten sollen noch einmal zwei Themen genauer betrachtet werden, die im Verlauf der Bestandsaufnahme schon angeschnitten wurden. 1) Welche Systeme können als plastisch beschrieben werden? (Abschnitt 3.1.2) Typischerweise sind es Organismen, die als biologische Systeme beschrieben werden, die Plastizität zeigen. Auch das Gehirn oder das Nervensystem werden als Systeme genannt, denen Plastizität zugeschrieben werden kann. Doch lässt sich etwas Allgemeines über diese Systeme sagen? 2) Welche Dimensionen der Plastizität können unterschieden werden?

In den oben betrachteten Wörterbuch-Artikeln und Definitionen wurden verschiedene Dimensionen von Plastizität, wie Morphologie, Physiologie, oder Verhalten, erwähnt. Wie verhalten sich die jeweiligen Dimensionen von Plastizität zueinander? (Abschnitt 3.1.3)

3.1.2 Verschiedene Arten von plastischen Systemen

Der erste Aspekt unter dem der Plastizitätsbegriff genauer betrachtet werden soll, ist die Frage nach den Arten von biologischen Systemen, denen diese Fähigkeit oder Eigenschaft zugeschrieben wird. In den Wörterbuch-Artikeln und auch in der Definition von West-Eberhard wurden in allen Fällen Organismen (bzw. „Individuen“) als biologische Systeme benannt, denen Plastizität als Fähigkeit der individuellen Anpassung an Umweltbedingungen zugeschrieben werden kann. Dabei können Organismen in verschiedenen Dimensionen individuelle Anpassung hervorbringen, welche es weiter unten noch zu untersuchen gilt. Die individuelle Anpassung kann sich dabei auf einzelne Teile des Phänotyps und bestimmte Merkmale begrenzen, beispielsweise, wenn Pflanzen abhängig von ihrem Standort unterschiedliche Blattformen hervorbringen (vgl. Kaplan 2008, S. 205). Plastische Antworten können auch sehr umfassende Veränderungen mit sich bringen, z.B. bilden die Wasserflöhe der Gattung *Daphnia pulex* einen Helm, einen Stachel und einen verlängerten Schwanz als Antwort auf die Anwesenheit von Räubern aus, welche über chemische Signale im Wasser festgestellt wird (vgl. Piersma und van Gils 2011, S. 85).

Mit dem Begriff der Plastizität wird aber nicht immer auf den Organismus im Ganzen Bezug genommen. Auch einzelne Organe und Organsysteme werden mit dieser Eigenschaft beschrieben. In den oben angeführten Artikeln wurden das Gehirn und das Nervensystem als Systeme genannt, denen Plastizität in einem bestimmten Sinn zugesprochen werden kann. Gehirn oder Nervensystem sind Teile von Organismen, die funktional, aber auch strukturell, von anderen Teilen abgegrenzt werden können.³⁵ „Neuronale Plastizität“ oder „Plastizität des Gehirns“ beziehen sich demnach auf eine bestimmte Art von Plastizität, die sich im Gehirn, verstanden als Untereinheit eines Organismus, zeigt.

Auch andere Teile eines Organismus, andere Organe oder Organsysteme, können in dieser Weise beschrieben werden. So wird beispielsweise die Entwicklungsplastizität von

³⁵ Damit ist es prinzipiell möglich Gehirn und Nervensystem als Module eines Organismus zu beschreiben, die eine spezifische Form von Plastizität zeigen.

Knochen und Muskeln als eine spezifische Form von phänotypischer Plastizität aufgefasst (West-Eberhard 2003, S. 40). Unterschiedliche Belastungen und Nutzung hinterlassen bei Wirbeltieren ihre Spuren in den Knochen. Besonders deutlich zeigt sich die Plastizität der Muskeln im unterschiedlichen Muskelwachstum bzw. Muskelabbau, abhängig von ihrem Gebrauch oder Nichtgebrauch. Piersma und van Gils führen beispielsweise den starken Rückgang, die so genannte „Atrophie“, der Muskelmasse an, welche Astronauten durch einen Aufenthalt im Weltraum und der damit verbundenen Nichtbenutzung von Muskeln erfahren (Piersma und van Gils 2011, S. 82). Besonders häufig wird das Immunsystem als ein System mit großer Plastizität beschrieben (z.B. Bateson und Gluckman 2011, S. 42 und West-Eberhard 2003, S. 40). Das Immunsystem und die spezifische Form von Plastizität dieses Organsystems werden im vierten Kapitel dieser Arbeit noch ausführlich untersucht.

Plastizität wird weiterhin auch zur Beschreibung von Systemen bzw. Entitäten auf noch tieferen Ebenen der biologischen Organisation verwendet. So werden auch Zellen als plastisch beschrieben. Ein wichtiges Beispiel dafür ist die Plastizität von Stammzellen oder von Embryonalzellen. Sogenannte „pluripotente, embryonische Stammzellen“ können sich während der Ontogenese zu verschiedenen Zelltypen ausdifferenzieren. Die Differenzierung in spezielle Zelltypen erfolgt nicht spontan oder zufällig, sondern wird durch epigenetische Mechanismen gesteuert, welche wiederum Antworten auf Signale aus der Umwelt (benachbarte Zellen oder das umliegende Gewebe) produzieren (Bateson und Gluckman 2011, S. 58). Die Ausdifferenzierung von Zellen ist in der Regel unumkehrbar, d.h., hat sich eine Stammzelle zu einer Nervenzelle ausdifferenziert, können die Nachkommen einer solchen Zelle selbst nur Nervenzellen sein.

Die Plastizität von Stammzellen nimmt im Verlauf der Entwicklung in der Regel ab. Zwar bleiben im Knochenmark von Säugetieren pluripotente Zellen erhalten, aus denen neue rote und weiße Blutkörperchen gebildet werden, doch zeigen diese keinesfalls ein ähnliches Potential an Plastizität wie embryonale Stammzellen. Mit der Abnahme von Plastizität geht im Fall der Körperzellen eine Zunahme der funktionalen Spezialisierung einher.

Besteht ein Konflikt von Plastizität und funktionaler Spezialisierung? Führt die funktionale Spezialisierung von biologischen Systemen zu einer Abnahme von Plastizität?³⁶ Es scheint, dass bestimmte „Entscheidungen“ an kritischen Punkten des Entwicklungsprozesses dazu führen, dass ein einmal eingeschlagener Pfad nicht mehr

³⁶ Diese Frage wird natürlich besonders relevant, wenn man sich klar macht, dass Module in der Debatte um die massive Modularität des Geistes als funktional spezialisierte Einheiten definiert werden.

verlassen werden kann. Einmal gegebene Antworten können unumkehrbar sein. Der Aspekt der möglichen Reversibilität von plastischen Antworten wird im nächsten Abschnitt als eine Dimension von Plastizität aufgegriffen.

Bereits im ersten Kapitel wurde im Rahmen der historischen Betrachtungen die Unterscheidung zwischen der primären Plastizität von Zellen und der sekundären Plastizität von funktional differenzierten Organismen bemerkt (Baldwin 1960). Diese Unterscheidung findet sich nicht mehr in den neueren Wörterbuch-Artikeln, aber möglicherweise ist diese Unterscheidung relevant, wenn man die Plastizität von Zellen betrachtet. Es wird weiter unten darauf zurückzukommen sein, wenn es darum geht Arten von Plastizität zu unterscheiden. Aus der mechanistischen Perspektive kann gezeigt werden, dass die Unterscheidung von primärer und sekundärer Plastizität in dieser Hinsicht nicht haltbar ist.

Auch auf Ebenen der biologischen Organisation unterhalb von Zellen wird der Begriff Plastizität verwendet. Beispielsweise werden mehrere Phänomene auf der molekularen Ebene als Plastizität beschrieben (vgl. Morange 2009 und West-Eberhard 2003, S. 47 ff.). Proteine, die als Enzyme und Katalysatoren an intrazellulären, biochemischen Reaktionen beteiligt sind, zeigen strukturelle und verhaltensbezogene Variabilität, welche für ihre Funktion(en) eine wesentliche Rolle spielt. So gibt es Moleküle, so genannte „Chaparone“, welche die Faltung von neu synthetisierten Proteinen unterstützen. Diese Moleküle haben die Form eines Zylinders mit einer großen Aushöhlung, in der die zu faltende Polypeptidkette aufgenommen und manipuliert wird. Die Manipulation erfolgt durch Veränderungen an Form und Struktur der Aushöhlung. Wesentlich für die Erklärung dieses Vorgangs ist die Unterteilung des Chaparon-Moleküls in strukturelle Untereinheiten, welche die Bewegungen des Biegens und Drehens ermöglichen, ohne die das Molekül seine Funktion nicht ausführen könnte (vgl. West-Eberhard 2003, S. 49).

Es scheint also unproblematisch von Plastizität auch auf Ebenen unterhalb des Organismus zu sprechen. Doch was ist mit Systemen, die sich auf höheren Ebenen der biologischen Organisation befinden? Können auch Populationen und Ökosysteme als plastisch beschrieben werden? Man könnte ja mit dem Begriff Plastizität auch auf die Variabilität von Populationen verweisen, welche eng mit dem Begriff der „Evolvierbarkeit“ (*evolvability*) verbunden ist. Evolvierbarkeit bezeichnet eine Eigenschaft, welche sich auf die Wahrscheinlichkeit bezieht, mit der Populationen adaptive, phänotypische Variationen hervorbringen.

Manche Autoren argumentieren tatsächlich für einen starken Zusammenhang von Plastizität und Evolvierbarkeit (z.B. Lamm und Jablonka 2008). Die Mechanismen und Effekte von Plastizität, so die Annahme von Lamm und Jablonka, tragen auch zur Evolvierbarkeit einer Population bei. Durch epigenetische Mechanismen können plastische Antworten über Generationen hinweg vererbt werden. Schon im ersten Kapitel wurde erwähnt, dass Plastizität in der Evo-Devo Literatur häufig mit dem Finden von phänotypischen Verbesserungen in Verbindung gebracht wird. Plastizität, so die Annahme, erlaubt das explorative Erkunden von phänotypischen Verbesserungen innerhalb einer Generation und kann daher zur Evolvierbarkeit einer Population beitragen. Trotzdem sollte zwischen beiden Eigenschaften unterschieden werden. Auch Lamm und Jablonka (2008, S. 307) sehen Plastizität als eine Eigenschaft an, die wie in den bisher betrachteten Definitionen als eine Fähigkeit von Individuen zu verstehen ist. Evolvierbarkeit ist dagegen als eine Eigenschaft von Populationen zu verstehen.

Als Eigenschaft von biologischen Individuen bezieht sich Plastizität immer auf das Potential eines einzigen Genotyps mehrere unterschiedliche Phänotypen hervorzubringen. Eine grundlegende Bedingung für die Zuschreibung von Plastizität scheint in dieser Hinsicht darin zu liegen, dass die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp eines Systems möglich ist. DeWitt und Scheiner (2004) sehen Plastizität dementsprechend auch als die Fähigkeit eines Genotyps verschiedene Phänotypen hervorzubringen. Der Begriff des Phänotyps ist aber vage genug, um abhängig von der jeweiligen Fragestellung und dem Kontext sehr verschiedene Phänomene zu erfassen (vgl. DeWitt und Scheiner 2004, S. 2). Die Formulierung „Fähigkeit des Genotyps“ kann hier etwas problematisch erscheinen. Pigliucci (2001) weist darauf hin, dass Plastizität nicht als Eigenschaft des Genotyps verstanden werden sollte, da das System, welches diese Eigenschaft zeigt, nicht der Genotyp alleine sein kann. Um eine genozentristische Deutung zu vermeiden kann man vielleicht sagen, dass Plastizität die Relation zwischen einem einzigen Genotyp und mehreren potentiellen Phänotypen bezeichnet.

Im Falle des Organismus und seiner Teile kann die Unterscheidung zwischen Genotyp und Phänotyp sinnvoll getroffen werden. Selbst auf der molekularen Ebene, wie z.B. im RNA-Modell von Ancel und Fontana oder bei Proteinen, ist dies noch möglich. Bei Populationen ist dies jedoch nicht so eindeutig. Was könnte der Genotyp einer Population sein? Es ist also sinnvoll in dieser Hinsicht Plastizität als Eigenschaft von Organismen oder Systemen auf tieferen Ebenen zu betrachten, aber nicht als Eigenschaft von Populationen oder anderen Entitäten auf höheren Ebenen der biologischen Organisation.

Ein weiterer Grund für die Unterscheidung von Plastizität und Evolvierbarkeit ist, dass die Variabilität, auf die sich mit dem Begriff der Evolvierbarkeit bezogen wird, ihre Quelle auch in genetischen Veränderungen haben kann. Evolvierbarkeit kann auch die Wahrscheinlichkeit bezeichnen, mit der Individuen einer bestimmten Population oder Spezies durch Mutation einen Phänotyp mit verbesserter Fitness erreichen können. Um von Plastizität zu reden, ist es aber wichtig, dass die phänotypische Variation nicht aus zufälligen, genetischen Veränderungen hervorgeht. Plastizität bezieht sich auf phänotypische Variabilität, die eine Antwort auf sich ändernde Umweltbedingungen darstellt. Auch wenn Mutationen eine Ursache in der Umwelt haben können (z.B. Strahlung), so stellen die daraus resultierenden phänotypischen Veränderungen aber keineswegs eine Antwort auf diesen Umweltfaktor dar.

Im Rahmen einer (adaptiven) Antwort auf Umweltbedingungen ist es allerdings nicht auszuschließen, dass genetische Veränderungen eines Individuums vorgenommen werden. Mechanismen für Plastizität können (und werden sehr wahrscheinlich) auch Phänotyp-Genotyp-Interaktionen beinhalten. Beispielsweise werden auch bei der Wahl einer morphologischen Variante während der Entwicklung bestimmte Gensequenzen durch epigenetische Mechanismen aktiviert oder deaktiviert.

Die Bezeichnung „phänotypischen Plastizität“ kann als umfassendste Art von Plastizität verstanden werden, da sich Plastizität immer auf phänotypische Variation bezieht, welche durch Umstände der externen oder internen Umwelt eines Organismus ausgelöst werden. Mit dem Verweis auf die Plastizität eines bestimmten Merkmals, Organs oder Organsystems wird der Begriff Plastizität in der Regel sehr spezifisch interpretiert und auf ein konkretes Phänomen bezogen. Unter welchen Dimensionen und unter welchen Gesichtspunkten Plastizität im konkreten Fall spezifischer bestimmt wird, hängt vom betrachteten System, vom theoretischen Rahmen und der jeweiligen biologischen Disziplin ab.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass Plastizität allgemein als Fähigkeit eines Systems verstanden werden kann, adaptive Antworten auf Umweltbedingungen durch phänotypische Variation hervorzubringen. Systeme, denen diese Fähigkeit zugeschrieben werden kann, sind individuelle Organismen und Teile von Organismen auf verschiedenen Ebenen der biologischen Organisation, von der Organebene bis zur molekularen Ebene. Dabei ist allerdings eine Einschränkung zu machen: Die minimale Voraussetzung für die Zuschreibung von Plastizität ist die Möglichkeit, zwischen Genotyp und Phänotyp zu unterscheiden.

3.1.3 Die verschiedenen Dimensionen von Plastizität: Morphologie, Physiologie, Verhalten

Die phänotypischen Antworten, die ein plastisches System wie der Organismus auf Umweltbedingungen hervorbringt, können unter verschiedenen Gesichtspunkten beschrieben werden. Um an dieser Stelle nicht auch von „Ebenen“ reden zu müssen, wird hier von „Dimensionen“ der phänotypischen Variation gesprochen. Dementsprechend können die phänotypischen Veränderungen oder Variationen, die als Antworten auf Umweltreize hervorgebracht werden, verschiedenen Dimensionen zugeordnet werden. Dabei sind diese Zuordnungen nicht exklusiv.

In den weiter oben angeführten Definitionen von Plastizität wird schon eine ganze Reihe von unterschiedlichen Dimensionen genannt. In den Wörterbuch-Artikeln wurden Morphologie, Physiologie, Verhalten, Ökologie und Wachstum genannt. Sehr viel allgemeiner formuliert, werden in der Definition von West-Eberhard (2003) Form, Zustand, Bewegung und Rate der Aktivität erwähnt. Diese Liste von Arten der phänotypischen Variation lässt sich in drei wesentliche Dimensionen des Phänotyps zusammenfassen. Variationen in allen drei Dimensionen des Phänotyps erlauben es dem Organismus Antworten auf Herausforderungen der Umwelt zu produzieren (vgl. Pigliucci 2001, S. 42):

- 1) Morphologisch: Variation der (physikalischen) Form und Struktur des Körpers oder von Körperteilen (dazu können auch Variationen im Wachstum gehören).
- 2) Physiologisch: Variation von Zustand und Rate der Aktivität in Bezug auf physiologische Vorgänge, wie Atmung, Verdauung und andere Stoffwechselfvorgänge.
- 3) Verhalten: Variation in Bezug auf die Ausübung bestimmter Verhaltensweisen. Unter diese Dimension fallen auch die ökologischen Beziehungen eines Organismus als das Verhalten zu Nahrungsquellen oder Räubern, etc.

Die erste Dimension, in der Plastizität zu phänotypischer Variation führen kann, sind Form und Struktur eines Organismus und dessen Teilen. Häufig wird mit der Bezeichnung

„Entwicklungsplastizität“ (*developmental plasticity*) auf die Variabilität von morphologischen Merkmalen verwiesen.

Ein simples Beispiel für morphologische Plastizität findet sich bei Kaplan (2008, S. 205). Dort wird der Fall einer Wasserpflanze beschrieben, die zwischen zwei Entwicklungsoptionen für die Form ihrer Blätter „wählen“ kann. Das gewöhnliche Pfeilkraut (*Sagittaria sagittifolia*) bildet in einer trockenen Umwelt pfeilförmige Blätter aus, die für die Photosynthese an Land geeignet sind. Dagegen bildet diese Pflanze an einem unter Wasser liegenden Standort längliche, schmale Blätter aus, welche für die Photosynthese unter Wasser besser geeignet sind. Ein weiteres Beispiel für Variabilität in der morphologischen Dimension wurde im ersten Kapitel bereits erwähnt: Moostierchen (*bryozoans*) bilden unterschiedliche Formen aus, abhängig davon, ob Räuber in ihrer Umwelt vorhanden sind oder nicht (vgl. Godfrey-Smith 2002, S. 238).

Diese Beispiele zeigen wichtige Aspekte von genuiner Plastizität, wie weiter unten noch deutlich werden wird. In beiden Fällen wird eine bestimmte Umweltbedingung (das Vorliegen oder Nicht-Vorliegen eines trockenen Standortes bzw. das Vorliegen oder Nicht-Vorliegen einer bestimmten Chemikalie im Wasser) als Signal genutzt, um unter mehreren Entwicklungsoptionen, die für die vorliegende Umwelt passende auszuwählen. Die Umwelt instruiert in gewisser Weise den Organismus während der Entwicklung, welcher Phänotyp für die vorgefundene Umwelt passend ist. Bestimmte Schlüsselreize aus der Umwelt lenken die Entwicklung in eine von mehreren möglichen Richtungen.

Die phänotypische Variation eines Organismus kann in der morphologischen Dimension graduell oder diskret sein. In den oben betrachteten Beispielen des Pfeilkrautes und der Moostierchen werden diskrete phänotypische Varianten als Antwort auf einen Umweltreiz ausgewählt. Im Rahmen von plastischen Antworten auf veränderte Umweltbedingungen sind auch graduelle Variationen möglich. Doch wird durch die graduelle Variabilität eines morphologischen Merkmals häufig das Vorliegen von Entwicklungssensitivität nahegelegt, die von genuiner Plastizität unterschieden werden sollte. Beispielsweise zeigen viele Pflanzen graduelle Variationen in ihrer Größe in Abhängigkeit zur jeweils verfügbaren Nahrung. Obwohl diese Form der Variabilität auch adaptiv sein kann, wird der Phänotyp in vielen dieser Fälle nur über passive Mechanismen beeinflusst (vgl. Kaplan 2008, S. 209). Diskrete Variationen sind dagegen ein guter Hinweis darauf, dass es sich um Plastizität im engeren Sinne handelt (siehe Abschnitt 3.2.1).

Ein weiterer Aspekt, der gut an der morphologischen Dimension von phänotypischer Variation verdeutlicht werden kann, ist die Frage der Reversibilität von phänotypischer Variation. Phänotypische Antworten können umkehrbar oder unumkehrbar sein. Eine phänotypische Antwort kann in dem Sinn unumkehrbar sein, dass nach der Wahl eines spezifischen Entwicklungspfades, das jeweilige Ergebnis auch unter weiteren Änderungen der Umweltbedingungen beibehalten wird. Morphologische Variation gehört häufig zu den unumkehrbaren, phänotypischen Antworten. Der Begriff der Entwicklungsplastizität wird dementsprechend häufig mit unumkehrbaren Variationen während des Entwicklungsprozesses in Verbindung gebracht, während umkehrbare phänotypische Antworten oft als „Verhaltensplastizität“ bezeichnet werden. Allerdings zeigt sich bei genauerer Betrachtung, dass diese strikte Trennung nicht aufrechterhalten werden kann.

Die Variation in morphologischer Hinsicht geht häufig mit einer Variation des Verhaltens einher. Außerdem können Entwicklungsprozesse, welche die Veränderungen von morphologischen Merkmalen beinhalten, auch umkehrbar sein. Dies lässt sich gut an folgendem Beispiel verdeutlichen: Der Zitronenbuntbarsch ist in der Lage sein Geschlecht als Antwort auf Veränderungen in der Populationsdichte zu wechseln (vgl. Francis und Barlow 1993). Die Wahrnehmung der eigenen Größe in Relation zur Größe anderer Populationsmitglieder hat bei diesen Fischen Einfluss auf die Produktion von Hormonen, welche wiederum die Entwicklung des Geschlechtes bestimmen. Mit einer Veränderung der morphologischen Geschlechtsmerkmale gehen auch physiologische und verhaltensbezogene Änderungen einher. Außerdem ist der Vorgang der Geschlechtsänderung bei diesen Fischen umkehrbar.

Die zweite Dimension der phänotypischen Variation sind physiologische Anpassungen an Umweltbedingungen. Physiologische Variation umfasst die Aktivitätsrate von Organismen oder Organen. Die meisten Variationen in Bezug auf die Dimensionen Morphologie und Verhalten beinhalten auch physiologische Anpassungen.

Mit dieser Dimension von phänotypischer Variation werden häufig kurzfristige Veränderungen der Organaktivität oder des Stoffwechsels verbunden, die eine Antwort auf kurzfristige Veränderungen in der Umwelt darstellen können. Beispielsweise erhöht sich die Aktivitätsrate der Leber bei Alkoholkonsum oder die Leistung des Herz-Kreislauf-Systems wird beim Sport erhöht. Diese kurzfristigen und umkehrbaren Formen von phänotypischer Variation können die Grundlage für längerfristige, phänotypische Veränderungen sein. Durch wiederholtes Training verändern Muskeln schließlich ihre Form.

Die dritte Dimension der Variation von Phänotypen betrifft das Verhalten eines Organismus. Verhalten im engeren Sinn wird von Prozessen der Entwicklung und des Wachstums häufig darin unterschieden, dass Verhalten eine kurzfristige, schnellere und in der Regel umkehrbare Reaktion auf Umweltbedingungen darstellt. Viele Organismen verfügen über ein bestimmtes Repertoire von Verhaltensweisen. Verhalten bezieht sich häufig auf ökologische Aspekte, wie beispielsweise Veränderungen bei der Wahl oder Bevorzugung von Nahrungsquellen in Reaktion auf veränderte Umweltbedingungen. Abhängig von bestimmten Reizen aus der Umwelt, wird unter den möglichen Verhaltensoptionen gewählt. Weiterhin verfügen vor allem komplexere Organismen über Lernmechanismen, welche die Wahl von Verhaltensweisen verändern und so für Variabilität und individuelle Anpassung sorgen. Durch verschiedene Arten des Lernens können Bedingungen geändert werden, unter denen eine spezifische Verhaltensweise ausgeführt wird. So kann sich die Häufigkeit von bestimmten Verhaltensweisen ändern, Verhalten kann eingestellt oder unter neuartigen Umständen ausgeführt werden. Weiterhin können auch vollkommen neue Verhaltensweisen erlernt werden. Lernen wird in der Regel als aktiver Mechanismus verstanden, der für eine bessere Passung zwischen dem produzierten Verhalten und der jeweiligen Umwelt sorgt. Somit sollte die Anpassung von Verhalten durch Lernen in der Regel als genuine Plastizität betrachtet werden.

Organismen und deren Teile können im Rahmen einer plastischen Antwort auf veränderte Umweltbedingungen morphologische, physiologische und verhaltensbezogene phänotypische Variation hervorbringen. Die verschiedenen Dimensionen von Plastizität hängen auf vielfältige Art und Weise zusammen. Veränderungen in Bezug auf die Morphologie und Physiologie eines Organismus können zu Änderungen des Verhaltens beitragen und umgekehrt. So wurde schon erwähnt, dass beispielsweise mehr Sport zu physiologischen und schließlich morphologischen Veränderungen der Muskeln führt. Weiter oben wurde mit dem Fall der Zitronenbuntbarsche auch ein Beispiel angeführt, welches zeigt, wie morphologische Veränderungen mit der Änderung von physiologischen Vorgängen und des Verhaltens einhergehen.

Spezifische Bezeichnungen für Arten von Plastizität werden zum Teil häufig mit einer bestimmten Dimension von Plastizität in Verbindung gebracht, wie „Entwicklungsplastizität“ mit morphologischer Variabilität und „Verhaltensplastizität“ mit verhaltensbezogener Variabilität. Der Begriff „phänotypische Plastizität“ stellt hingegen das Verhältnis von Genotyp und Phänotyp in den Vordergrund und ist damit die breiteste Verwendungsweise.

In der Literatur finden sich einige Beispiele für den Versuch verschiedene Formen von Plastizität voneinander zu unterscheiden und in einer Art Taxonomie darzustellen (z.B. Piersma und van Gils 2011, S. 3 oder Pigliucci 2001, S. 42-45). Die Analyse verschiedener Einteilungen von Arten der Modularität hat bereits im letzten Kapitel gezeigt, dass die Bedeutung eines spezifischen Ausdrucks vom jeweiligen disziplinären und theoretischen Kontext abhängig ist. Dies sollte auch im Fall von Plastizität erwartet werden und würde mit der Einschätzung von Buller (2005) übereinstimmen, dass es keinen einheitlichen Gebrauch der speziellen Begriffe von Plastizität in der Biologie gibt. Anstatt also eine dieser Taxonomien von Plastizitätsbegriffen zu übernehmen oder diese im Detail zu analysieren, werden im nächsten Abschnitt im Rahmen der mechanistischen Perspektive die wichtige Unterscheidung zwischen Sensitivität und genuiner Plastizität eingeführt und zwei relevante Arten von Plastizität unterschieden.

3.2 Plastizität aus mechanistischer Perspektive

Der Begriff der Plastizität wurde bisher in seiner Vielfalt betrachtet. Es wurden verschiedene Arten von Systemen angeführt, welche typischerweise als „plastisch“ bezeichnet werden und die sich auf verschiedenen Ebenen der biologischen Organisation verorten lassen. Plastizität, so hat sich auch gezeigt, wird in der Regel als eine Fähigkeit von biologischen Systemen aufgefasst. Allgemeine Bedingung für die Zuschreibung von Plastizität ist die Möglichkeit zwischen Genotyp und Phänotyp des jeweiligen Systems unterscheiden zu können. Plastizität bezeichnet demnach die Fähigkeit eines Systems adaptive Antworten in der Form von phänotypischer Variation auf Veränderungen in der Umwelt hervorzubringen. Dabei lassen sich verschiedene Dimensionen der Plastizität von Systemen benennen, die allerdings auf vielfältige Weise zusammenhängen und nicht immer sauber zu trennen sind.

Die mechanistische Perspektive soll nun zunächst als Rahmen dienen, um Plastizität von anderen Formen der phänotypischen Variabilität abzugrenzen. Phänotypische Variabilität kann auf Umweltfaktoren beruhen oder auch nicht. Plastizität, so werde ich ausführen, sollte von phänotypischer Variabilität unterschieden werden, die nicht umweltinduziert ist und von einer anderen Art der umweltbezogenen Variabilität, die mit dem Begriff „Sensitivität“ bezeichnet wird. Auf diese Weise soll ein schärferer Begriff herausgearbeitet werden, der die Redeweise von Fähigkeit besonders gut einfängt (Abschnitt 3.2.1).

Nachdem der Begriff der Plastizität enger gefasst wurde, werden zwei Arten von Plastizität unterschieden: Plastizität erster und zweiter Ordnung. Die Unterscheidung beruht im Wesentlichen darauf, ob ein System nur die Fähigkeit hat, aus einer vorhandenen Bandbreite von möglichen Antworten auszuwählen, oder ob ein System darüber hinaus die Fähigkeit hat, weitere Optionen durch Lernen zu dieser Bandbreite hinzuzufügen. Weiterhin werde ich kurz auf das Verhältnis von Plastizität und Robustheit (im Sinne von Bateson und Gluckman 2011) eingehen (Abschnitt 3.2.2).

Schließlich werden die epistemischen Gesichtspunkte des Begriffs Plastizität untersucht. Auch wenn sich keine direkte epistemische Funktion wie im Fall von Modularität finden lässt, so zeigt die Verwendung des Begriffs in der Literatur doch typische epistemische Konnotationen. Plastizität als Fähigkeit der individuellen Anpassung stellt bestimmte Anforderungen an eine mechanistische Erklärung. In der Literatur werden typischerweise bestimmte Arten von Theorien (und damit bestimmte Arten von Mechanismen) diskutiert, welche Anpassungsvorgänge erklären sollen. Außerdem stellt Plastizität als Phänomen der Veränderung die mechanistische Herangehensweise vor bestimmte epistemische Herausforderungen (Abschnitt 3.2.3).

3.2.1 Die Unterscheidung zwischen Plastizität und Sensitivität

Bevor der Unterschied zwischen Plastizität und Sensitivität erläutert wird, muss an dieser Stelle zunächst noch einmal die Gemeinsamkeit von Plastizität und Sensitivität herausgestellt werden. Beide Formen von phänotypischer Variabilität haben ihre Quelle in der Umwelt bzw. werden durch Umweltbedingungen induziert. Es gibt aber auch phänotypische Variabilität, die weder eine Form von Plastizität noch von Sensitivität darstellt. Es gibt also phänotypische Variabilität, die ihre Quelle nicht in der Umwelt hat.

Was heißt es an dieser Stelle, die Umwelt als die Quelle der Variabilität zu bezeichnen? Im Fall von Plastizität und Sensitivität wird die jeweilige Variante eines Merkmals durch einen Faktor in der Umwelt des Systems bestimmt und die jeweiligen Variationen haben einen systematischen Zusammenhang zur Umwelt des Systems. Wenn die Quelle der phänotypischen Variabilität nicht die Umwelt ist, dann gehen die jeweiligen Varianten auf einen genetischen Ursprung zurück und zeigen keinen systematischen Zusammenhang zur Umwelt.

Damit können Plastizität und Sensitivität von anderen Formen der Variabilität in der Biologie unterschieden werden. Durch zufällige Mutation entstandene phänotypische

Variationen können beispielsweise nicht als eine Form von Plastizität oder Sensitivität betrachtet werden, da sie nicht durch einen Faktor aus der Umwelt des Systems ausgelöst werden und auch keinen systematischen Zusammenhang zu den Umweltbedingungen aufweisen.

Nun ließe sich einwenden, dass die Ursache einer Mutation in der Umwelt des Organismus liegen könnte, z.B. könnte Strahlung eine Ursache für eine Mutation sein. Wäre in diesem Fall nicht ebenfalls die Umwelt die „Quelle“ der Variation? Die Redeweise von „Quelle“ bezieht sich nicht einfach auf die Benennung eines kausalen Zusammenhanges, sondern bezieht sich auf die Art und Weise, wie ein bestimmter Umweltfaktor systematisch beeinflusst, welche phänotypischen Varianten beobachtet werden können. Dabei ist es möglich, dass kein direkter kausaler Zusammenhang zwischen einem bestimmten Umweltfaktor und der systematischen Variation eines Systems besteht. Stattdessen werden sich viele Fälle finden, in denen ein Umweltfaktor als Signal oder Schlüsselreiz dient, welcher durch ein System als Information über die bestehenden Umweltbedingungen interpretiert wird. Der bereits häufig erwähnte Fall der Moostierchen (*bryozoans*) kann dies illustrieren. Die Form der Moostierchen wird nicht direkt durch die chemischen Stoffe im Wasser verursacht. Die chemischen Stoffe stellen einen Schlüsselreiz dar, welcher als Input für einen Entwicklungsmechanismus dient. Ohne den entsprechenden Anpassungsmechanismus, der diesen Reiz als Signal für die Anwesenheit von Räubern interpretiert, hätte der Umweltfaktor keinen Einfluss auf den Phänotyp der Moostierchen.

An dieser Stelle wird es auch wichtig den zweiten Aspekt zu betrachten, den systematischen Zusammenhang zwischen Umweltfaktoren und phänotypischer Variation. Selbst wenn die kausale Ursache für eine Mutation, wie im Fall von Strahlung, in der Umwelt liegt und dabei der unwahrscheinlich Fall eintritt, dass eine nützliche phänotypische Variation hervorgebracht wird, lässt sich nicht von Plastizität oder Sensitivität sprechen. Die auf der Mutation beruhende Variation zeigt keinen systematischen Zusammenhang zur Umwelt und ist in diesem Sinne nur „zufällig“. Es spielt keine Rolle, ob das Ergebnis der Mutation einen negativen oder einen positiven Effekt für den Organismus in seiner Umwelt hat, ob die daraus resultierende phänotypische Variation adaptiv ist oder nicht. Die Quelle für die Variation ist in jedem Fall der durch die Mutation veränderte Genotyp und nicht die Umwelt des Organismus.

Nachdem noch einmal geklärt wurde inwiefern umweltinduzierte Variabilität wie Sensitivität und Plastizität von anderen Formen der phänotypischen Variabilität

unterschieden werden kann, welche ihre Quelle im Genotyp haben, soll an dieser Stelle eine Unterscheidung von zwei Arten von Sensitivität und genuiner Plastizität eingeführt werden:

1) kritische Sensitivität (*critical sensitivity*): Abhängigkeit von Umweltfaktoren oder einem Input aus der Umwelt. Das Ergebnis der Entwicklung ist aber bei Vorliegen des entsprechenden Faktors invariant oder zeigt nur graduelle Variabilität (z.B. Wachstum). Die Interaktion des Systems mit seiner Umwelt ist starr, aber z.B. zur Ausführung eines bestimmten Systemverhaltens ist ein Input aus der Umwelt erforderlich. Variation entsteht durch das Vorliegen oder Nicht-Vorliegen eines kritischen Faktors oder durch das Vorliegen von unterschiedlichen Mengen eines kritischen Faktors.

2) flexible Sensitivität (*flexible sensitivity*): Variabilität, die darauf zurückzuführen ist, dass der jeweilige Input, den ein System aus der Umwelt erhält, zu unterschiedlichen Ergebnissen führen kann. Die Interaktion des Systems mit seiner Umwelt ist nicht starr, wie im Fall der kritischen Sensitivität, aber auch passiv. Die Art und Weise der System-Umwelt-Interaktion oder der Systementwicklung ist von Faktoren in der Umwelt abhängig und nicht unter allen Bedingungen gleich.

3) Plastizität (*plasticity*): Im Fall von Plastizität gibt es einen aktiven Mechanismus, der eine adaptive Antwort produziert. Die Auswahl aus einer bestimmten Bandbreite von Antworten oder die Produktion von vollkommen neuen Antworten erfolgt als Reaktion auf einen Reiz oder ein Signal aus der Umwelt. Die Interaktion des Systems mit seiner Umwelt ist weder starr noch passiv. Variationen werden als adaptive Antworten auf Herausforderungen aus der Umwelt hervorgebracht.

Die Unterscheidung zwischen Sensitivität und Plastizität basiert auf einer Unterscheidung, die Kaplan (2008) einführt und hier als Grundlage dient. Kaplans Unterscheidung wird dabei verfeinert, so dass zwei Arten von Sensitivität und Fälle von genuiner Plastizität voneinander unterschieden werden können. In allen drei Fällen bringt der gleiche Genotyp in systematischer Abhängigkeit zur Umwelt verschiedene Phänotypen hervor. Doch Sensitivität und Plastizität unterscheiden sich im Hinblick auf die Annahmen, die man über den jeweiligen Mechanismus hinter diesen Phänomenen machen muss. Es ist also eine

Unterscheidung, die im Rahmen der mechanistischen Perspektive äußerst sinnvoll ist. Kaplan (2008, S. 209) unterscheidet zwischen „Sensitivität der Entwicklung“ (*developmental sensitivity*) und „Anpassung der Entwicklung“ (*developmental conversion*) als zwei Arten von Plastizität. Es wird hier vorgeschlagen, nur letzteres als Plastizität im engeren Sinne zu verstehen, da der Redeweise von Plastizität als Fähigkeit in dieser Weise besser Rechnung getragen wird.

Im Fall von Sensitivität der Entwicklung wird die Entwicklung des Organismus laut Kaplan durch „passive“ Mechanismen beeinflusst, d.h., der Mechanismus, der ein Merkmal hervorbringt ist z.B. abhängig von den in der jeweiligen Umwelt vorhandenen Rohstoffen (vgl. Kaplan 2008, S. 209). Umwelten, die sich im Hinblick auf die Menge von Rohstoffen unterscheiden, führen dann zu phänotypischer Variation. Diese Art der Variabilität lässt sich gut durch eine Reaktionsnorm darstellen und zeigt in der Regel graduelle Veränderungen.

Der einfachste Fall von Sensitivität wird als „kritische Sensitivität“ bezeichnet. Hier geht es darum, dass ein Mechanismus, welcher ein bestimmtes Systemverhalten erzeugt, für seine Arbeit auf einen bestimmten Input aus der Umwelt angewiesen ist. Viele Entwicklungsvorgänge zeigen solche Formen von kritischer Sensitivität. Beispielsweise sind Rohstoffe wie Wasser oder Nahrung ein solcher kritischer Input, der für ein biologisches System von großer Bedeutung ist. Eine bestimmte Pflanze, die auf eine Erhöhung der Nährstoffe im Boden mit schnellerem und größerem Wachstum reagiert, zeigt phänotypische Variabilität in Bezug auf einen spezifischen Umweltfaktor. Allerdings besteht die Erklärung für die Variabilität in solch einem Fall von kritischer Sensitivität in einer rein quantitativen Zunahme von Ressourcen, die als Input für den jeweils gleichbleibenden Entwicklungsmechanismus dienen. Das Wachstum basiert unter allen Umständen auf dem gleichen Mechanismus, welcher mit unterschiedlichen Mengen an Ressourcen zu unterschiedlichen Ergebnissen führt. Unterschiede im Wachstum können einfache Fälle von kritischer Sensitivität darstellen.

Die Bezeichnung „flexible Sensitivität“ soll hier genutzt werden, um eine zweite Form von Sensitivität abzugrenzen. Im Fall von flexibler Sensitivität zeigt der Mechanismus, welcher in einem System ein bestimmtes Verhalten hervorbringt, nicht nur eine Abhängigkeit von bestimmten Umweltfaktoren, die als Input benötigt werden, sondern Variation entsteht auch dadurch, dass Unterschiede im Input einem Unterschied im Produkt des Mechanismus machen. Variation im Input führt zu phänotypischer Variation.

Beispielsweise spielt bei vielen Tieren die Nahrung eine Rolle bei der Ausprägung der Fellfarbe. Die Fellfarbe von Katzen, Hunden oder Mäusen ist zwar im hohen Maße durch genetische Faktoren bestimmt, aber je nachdem welche Nahrung aufgenommen wird, können Individuen mit dem gleichen Genotyp eine Variation bezüglich dieses Merkmals zeigen. So wird die Fellfarbe durch Melanin-Pigmente bestimmt, die von bestimmten Zellen gebildet und während des Wachstums in das Haar eingelagert werden. Zur Produktion von Melanin werden bestimmte Aminosäuren benötigt, die mit der Nahrung aufgenommen werden. Nahrung, in denen eine erhöhte Menge dieser Aminosäuren enthalten ist, kann dementsprechend Einfluss auf die Fellfarbe haben.

Ein weiteres Beispiel für flexible Sensitivität sind einige Fälle so genannter „sensitiver Perioden“ in der Entwicklung von Organismen. So ist im Fall von einigen Reptilienarten das Geschlecht nicht genetisch bestimmt, sondern entscheidet sich aufgrund eines bestimmten Umweltfaktors, der innerhalb eines festgelegten Zeitfensters während der Entwicklung auftritt. Das Geschlecht von Schildkröten entscheidet sich z.B. durch die Temperatur des Sandes, in dem die Eier vergraben sind. Eier, bei denen der Sand unter 30 Grad Celsius aufweist, entwickeln sich zu männlichen Schildkröten, während Eier, die bei über 30 Grad Celsius im Sand vergraben sind, zu weiblichen Schildkröten werden (vgl. Bateson und Gluckman 2011, S. 49). Ein quantitativer Unterschied in der Umwelt macht in diesem Fall einen qualitativen Unterschied im Systemverhalten aus. Die Entwicklung wird durch einen äußeren Faktor beeinflusst, der Mechanismus ist aber passiv, d.h., es wird nicht direkt auf eine Herausforderung der Umwelt geantwortet. Die Schildkröten wählen ihr Geschlecht nicht, um damit auf einen Umweltfaktor zu reagieren, sondern der Umweltfaktor bestimmt als Input im Mechanismus der Geschlechtsbildung, welches Geschlecht entsteht.

Einen weiteren Fall von flexibler Sensitivität auf der molekularen Ebene wurde bereits im ersten Kapitel mit dem RNA-Modell von Ancel und Fontana (2000) vorgestellt (siehe Abschnitt 1.2.3). Was Ancel und Fontana dort als Plastizität beschreiben, sollte besser als Sensitivität aufgefasst werden. Die Faltung von RNA Sequenzen in sekundäre Strukturen ist abhängig von der Umgebungstemperatur. Ein einzelner Genotyp (die spezifische Sequenz) kann mehrere verschiedene Phänotypen hervorbringen (die sekundäre, gefaltete Form). Die phänotypische Variation ist zwar von einem Umweltfaktor abhängig, aber wird nicht durch einen aktiven Mechanismus hervorgebracht. Wir können nun festhalten, dass es sich in diesem Fall nicht um Plastizität im engeren Sinne handelt, sondern um eine Form von flexibler Sensitivität.

Die beiden Arten von Sensitivität haben gemeinsam, dass ein Umweltfaktor bestimmt, welche phänotypische Variation hervorgebracht wird. Der „Ort der Kontrolle“ (*locus of control*) liegt in beiden Fällen außerhalb des System (vgl. Bechtel und Richardson 2010 [1993], S. 41). Dagegen ist jede Form von Plastizität als Fähigkeit zur Anpassung mit einem aktiven Mechanismus verbunden, welcher die Veränderung in der Umwelt als Reiz wertet und eine passende Antwort auf diesen Reiz hervorbringt (vgl. Kaplan 2008, S. 210). Der Ort der Kontrolle ist im Fall von Plastizität das System. Die Arbeitsweise des Mechanismus, welcher die individuelle Anpassung hervorbringt, bestimmt die Wahl einer phänotypischen Variante, nicht die Quantität oder Qualität des Inputs aus der Umwelt.

Als Beispiel für einen solchen aktiven Mechanismus kann auch wieder ein Pflanzenbeispiel dienen: Das orangeblütige Springkraut (*Impatiens capensis*) verfügt, um Schatten zu vermeiden, über Plastizität in Bezug auf die Form und Länge seines Stils. Dafür ist ein spezieller Mechanismus zuständig, der Umweltreize interpretiert und die Antworten darauf kontrolliert. Eine Vielzahl von Proteinen in der Pflanze, die als Photorezeptor dienen (so genannte „Phytochrome“), misst das Verhältnis von hellrotem zu dunkelrotem Licht. Der daraus resultierende Reiz repräsentiert die Vegetationsdichte und wird von anderen Rezeptoren als Signal interpretiert, was zur Produktion einer von zwei möglichen phänotypischen Varianten führt. Eine Variante mit verlängertem Stil ist adaptiv in einer Umwelt mit hoher Vegetationsdichte, da die Blätter weiter oben produziert werden und so besser um das Licht konkurrieren können. Die alternative Variante ist adaptiv in einer weniger bewachsenen Umwelt, da durch einen kurzen Stil eine höhere Widerstandskraft gegenüber Beschädigung durch Wind und Regen geboten wird (vgl. Kaplan 2008, S. 210-211).

Das Beispiel zeigt, dass hier ein Wachstumsphänomen auch eine Form von genuiner Plastizität darstellen kann. Es lassen sich keine allgemeinen Voraussagen darüber machen, welche Arten und Dimensionen der phänotypischen Variabilität als Sensitivität oder Plastizität zu sehen sind. Aus mechanistischer Perspektive ist die Unterscheidungen zwischen Sensitivität und Plastizität aber wichtig, da die Art von Mechanismus, die zur Erklärung des jeweiligen Phänomens gesucht werden, sich unterscheiden. Im Fall von Sensitivität bedarf es nicht der Suche nach einem speziellen Mechanismus, der diese Variationen im Systemverhalten erklärt. Der gleiche Mechanismus bringt unterschiedliche Ergebnisse, weil der jeweilige Input quantitativ oder qualitativ unterschiedlich ist. Plastizität im engeren Sinn beinhaltet eine Art von Wahl. Organismen „wählen“ in ihrer Entwicklung einen Phänotyp auf der Grundlage von Input aus der Umwelt. Analog zu der

Art und Weise, wie Tiere sich in Abhängigkeit von der jeweiligen Situation für ein bestimmtes Verhalten entscheiden (vgl. Gotthard und Nylin 1995, S. 14).

Zur Erklärung von Plastizität wird dementsprechend ein Mechanismus gesucht, welcher Reize aus der Umwelt dazu nutzt, den Zustand der Umwelt zu bestimmen und eine adaptive Antwort in Form von passender phänotypischer Variation hervorzubringen. Die Anforderung an den jeweiligen Mechanismus, die Umweltbedingungen anhand von Reizen zu „erkennen“, macht nachvollziehbar, warum Godfrey-Smith alle Formen von phänotypischer Plastizität als „Proto-Kognition“ bezeichnet (vgl. Godfrey-Smith 2002, S. 236). Dabei macht es keinen Unterschied, welche Dimension von Plastizität betrachtet wird. Morphologische Veränderungen während der Entwicklung, physiologische Reaktionen oder die Auswahl von Verhaltensoptionen gehen häufig Hand in Hand und in allen Fällen bedarf es eines aktiven Mechanismus, der eine passende Antwort wählt, wenn es sich um Plastizität handeln soll. Die hier vorgeschlagene, engere Definition von Plastizität vermeidet es, zu weit und unspezifisch zu werden, kann aber gleichzeitig den allgemeinen Sprachgebrauch und die damit verbundene Redeweise von Fähigkeiten einfangen.

3.2.2 Arten von Plastizität

Nachdem Plastizität von anderen Arten der Variabilität abgegrenzt wurde, kann nun eine Unterscheidung von zwei Arten von Plastizität hervorgehoben werden, welche auch für die Anwendung auf die Fälle des Immunsystems und des Gehirns von Bedeutung sein wird. Aus mechanistischer Perspektive kann sinnvoll zwischen „Plastizität erster Ordnung“ und „Plastizität zweiter Ordnung“ unterschieden werden.

Diese Unterscheidung ist aber keineswegs gleichzusetzen mit der Unterscheidung zwischen primärer Plastizität von Zellen und sekundärer Plastizität von entwickelten oder ausdifferenzierten Organismen, wie sie im Rahmen der historischen Betrachtung im ersten Kapitel erwähnt wurde (Baldwin 1901). Eine ähnliche Unterscheidung zwischen einer Form von fundamentaler Plastizität und sekundärer Plastizität von strukturierten Systemen findet sich auch bei Ancel und Fontana (2000) und bei West-Eberhard (2003, S. 34).

Diese Unterscheidung ist aus mechanistischer Perspektive nicht haltbar. Zum einen hat sich schon gezeigt, dass das RNA-Modell von Ancel und Fontana besser als ein Fall von Sensitivität beschrieben werden sollte. Die Temperatur in der RNA-Umwelt ist kein Reiz auf den eine aktive Reaktion erfolgt. Weiterhin kann man einwenden, dass Zellen selbst

strukturierte Systeme sind, die sich aus Teilen zusammensetzen, die spezifische Aktivitäten ausüben und gemeinsam das Systemverhalten hervorbringen. Wenn eine Zelle genuine Plastizität zeigt, dann ist dies auch Plastizität eines strukturierten Systems und nicht irgendeine fundamentale oder besondere Form von Plastizität.

Auch eine weitere Unterscheidung, die in der Literatur manchmal getroffen wird, ist an dieser Stelle zweitrangig. Es wird von einigen Autoren (z.B. Stearns 1989) vorgeschlagen, dass die Bezeichnung „Flexibilität“ für umkehrbare Formen von phänotypischer Variabilität benutzt werden sollte, um diese von anderen Arten der Plastizität abzugrenzen. Damit würde vor allem Variabilität des Verhaltens und der Physiologie als Flexibilität zu bezeichnen sein, während unumkehrbare, phänotypische Variationen während der Entwicklung als Plastizität bezeichnet werden sollten. Diese Unterscheidung hat sich aber nicht einheitlich durchgesetzt (vgl. Morange 2009, S. 495). Es wird an dieser Stelle nicht zwischen umkehrbaren und unumkehrbaren Antworten auf Umweltbedingungen in dieser Weise unterschieden. Wie sich schon gezeigt hat, handelt es sich bei Verhalten und Morphologie um verschiedene Dimensionen von Plastizität, die beide umkehrbar sein können.

Die Unterscheidung zwischen Plastizität erster und zweiter Ordnung beruht darauf, ob ein System aus einer Reihe von Optionen auswählen kann oder ob ein System selbst weitere Optionen zu dieser Reihe durch Mechanismen des Lernens hinzufügen kann. Plastizität erster Ordnung liegt vor, wenn aus einer festen Reihe von möglichen Optionen eine Antwort gewählt wird, die den jeweiligen Umweltbedingungen angemessen ist oder sein soll. Dabei kann es sich um verschiedene Verhaltensweisen, physiologische Reaktionen oder morphologische Formen handeln. Plastizität zweiter Ordnung liegt vor, wenn das Repertoire von Optionen eines Systems erweitert und durch eine angemessene Option ergänzt werden kann, die vorher nicht vorhanden war. Plastizität zweiter Ordnung involviert Vorgänge des Lernens.

Die hier explizit getroffene Unterscheidung zwischen zwei Arten von Plastizität findet sich implizit auch bei Bateson und Gluckman (2011, S. 44). Dort wird vorgeschlagen, dass es begrifflich und aus mechanistischer Perspektive sinnvoll ist, zwischen zwei Arten von plastischen Antworten zu unterscheiden. Antworten, die in der Geschichte einer Spezies auf vollkommen neue Herausforderungen gegeben werden, sollten laut Bateson und Gluckman von Antworten unterschieden werden, welche auf Herausforderungen produziert werden, denen eine Spezies schon vorher in ihrer evolutionären Geschichte ausgesetzt war.

Im letzteren Fall ist es wahrscheinlich, dass das wiederholte Auftreten einer Herausforderung über evolutionäre Zeitspannen hinweg zu einer funktional spezifischen Adaptation geführt hat. Eine funktional spezifische Adaptation besteht in dieser Hinsicht in einem Mechanismus, welcher aus mehreren Optionen auf der Grundlage eines Signals aus der Umwelt eine passende Antwort auswählt. Auch für den Fall, dass ein biologisches System in der Lage ist neue Herausforderungen durch die Produktion neuer phänotypischer Varianten bewältigt, kann eine Adaptation vorliegen. Dabei wird es sich aber um einen Mechanismus handeln, der nicht nur eine passende Option wählen kann, sondern der auch selbst Variation produzieren kann und neue Optionen erprobt. Diese Überlegungen legen nahe, dass man erwarten sollte, dass sich die Mechanismen für Plastizität erster und zweiter Ordnung in wesentlichen Aspekten unterscheiden werden.

Ausgehend von der Analyse von Plastizität als Fähigkeit der individuellen Anpassung, lässt sich festhalten, dass Plastizität ein Anpassungsproblem löst. Plastizität erlaubt die individuelle Anpassung eines biologischen Systems an seine Umwelt. Laut Darden und Cain (1989) werden typischerweise Selektions- und Instruktionstheorien zur Lösung von Anpassungsproblemen herangezogen. Häufig besteht eine Konkurrenz zwischen Instruktions- und Selektionstheorien für die Erklärung eines spezifischen Anpassungsphänomens (vgl. Darden und Cain 1989, S. 126). Demnach sollte man erwarten, dass zur Erklärung von Plastizität instruktive oder selektive Mechanismen herangezogen werden, eben solche Mechanismen, die auf einer Instruktions- oder Selektionstheorie basieren. Je nachdem, ob ein Fall von Plastizität erster Ordnung oder zweiter Ordnung vorliegt, könnte damit eine bestimmte Form von Mechanismus zu erwarten sein. Die Unterscheidung zwischen instruktiven und selektiven Mechanismen für Plastizität könnte mit der Unterscheidung zwischen den beiden Arten von Plastizität einhergehen.

Die unterschiedlichen Blattformen von bestimmten Wasserpflanzen sind ein einfaches Beispiel für den Fall von Plastizität erster Ordnung, welche durch einen instruktiven Mechanismus erklärt werden kann. Die jeweils produzierte Blattform stellt eine adaptive Antwort dar, die auf einem einfachen Reiz aus der Umwelt basiert. Das Vorhandensein oder die Abwesenheit von Wasser instruiert den Organismus darüber, welche Blattform ausgebildet werden soll. Um eine adaptive Antwort für den Fall hervorzubringen, dass die Herausforderung in der Vergangenheit der Spezies bisher nicht aufgetreten ist, kann ein solch einfacher instruktiver Mechanismus möglicherweise nicht ausreichend sein.

Aber auch für den Umgang mit neuen Herausforderungen kann dem Organismus ein evolvierter Mechanismus zur Verfügung stehen. Zwei Beispiele für diese Art der Plastizität sind das Immunsystem und Kognition. Wie sich noch zeigen wird, kann die Fähigkeit des Immunsystems, adaptive Antworten zu produzieren, durch einen Mechanismus erklärt werden, welcher auf einer Selektionstheorie basiert. Manche Autoren sehen im Immunsystem sogar ein treffendes Modell für die grundlegenden Mechanismen, die der Fähigkeit zum Lernen allgemein zugrunde liegen (z.B. Edelman 1987). Es ist also möglich, dass Selektion allgemein als wichtiger Bestandteil eines Mechanismus auftritt, der Antworten auf neuartige Herausforderungen bereitstellt. Ob und inwiefern eine Korrelation von Selektionsmechanismen und Plastizität zweiter Ordnung besteht ist natürlich eine empirische Frage.

Die hier getroffenen begrifflichen Unterscheidungen zwischen zwei Arten von Sensitivität und zwei Arten von Plastizität werden in Tabelle 2 zusammengefasst:

	Flexibel	Aktiv	Hinzufügen von neuen Optionen
Kritische Sensitivität	Nein	Nein	Nein
Flexible Sensitivität	Ja	Nein	Nein
Plastizität erster Ordnung	Ja	Ja	Nein
Plastizität zweiter Ordnung	Ja	Ja	Ja

Tabelle 2: Die unterschiedlichen Arten von Sensitivität und Plastizität im Überblick.

Bevor auf die epistemischen Aspekte des Begriffs Plastizität eingegangen wird, soll an dieser Stelle noch einmal auf die Beziehung der Begriffe Plastizität und Robustheit geschaut werden, mit der sich auch Bateson und Gluckman (2011) befassen. Der Begriff der Plastizität bezieht sich auch für Bateson und Gluckman auf die vielfältigen und zum Teil qualitativ unterschiedlichen Antworten auf Umweltbedingungen in der Entwicklung und im Verhalten von Individuen mit demselben Genotyp (vgl. Bateson und Gluckman 2011, S. 8). Robustheit wird von Bateson und Gluckman als ein weiteres zentrales Charakteristikum der Entwicklung von Organismen und anderen biologischen Systemen

gesehen. Bestimmte Merkmale und Eigenschaften werden auch unter sehr unterschiedlichen Umweltbedingungen konstant gehalten oder zuverlässig während der Entwicklung ausgeprägt. Robustheit von Entwicklungsvorgängen sorgt dafür, dass Organismen sich zu Individuen entwickeln können, welche stabile Funktionen und charakteristische Merkmale ihrer biologischen Art zeigen.

Der Begriff der Robustheit ist verwandt mit dem Begriff der Kanalisierung der Entwicklung (*canalization*). Obwohl Robustheit als gespiegelter Begriff oder sogar als Gegenbegriff zu Plastizität erscheint, argumentieren Bateson und Gluckman dafür, diese Trennung nicht zu stark zu machen, da beiden Arten von Phänomenen die gleichen Mechanismen zugrunde liegen sollen (vgl. ebd., S. 46). Laut Bateson und Gluckman lässt sich die Trennung von Plastizität und Robustheit aus einer mechanistischen Perspektive nicht aufrechterhalten. In ganz ähnlicher Weise wird auch bei Kaplan (2008, S. 216) das Phänomen der zuverlässigen Entwicklung von phänotypischen Merkmalen, deren „Kanalisierung“, als Art von Plastizität charakterisiert. Die Kanalisierung phänotypischer Merkmale während der Entwicklung ist für Bateson und Gluckman aber nur ein Beispiel für Robustheit. Robustheit soll auch Fälle von Insensitivität der Entwicklung, die Reparatur von beschädigten Systemen und die Redundanz in biologischen Systemen erfassen.

Auch die Regulation oder die konstante Beibehaltung bestimmter Systemparameter unter unterschiedlichen Umweltbedingungen fällt für Bateson und Gluckman (2011, S. 27) unter den Begriff der Robustheit. Beispielsweise sorgen viele Lebewesen durch die Regulation der Körpertemperatur für einen (relativ) konstanten Wert, der unter vielen verschiedenen Bedingungen beibehalten wird. Solche Phänomene der Homöostase beinhalten die Anpassung von Verhalten und physiologischen Stoffwechselfvorgängen. D.h., damit ein bestimmter Parameter konstant gehalten werden kann, müssen Variationen in anderen Systemeigenschaften möglich sein. Auf diese Weise wird veranschaulicht, wie Robustheit und Plastizität zusammenhängen.

Andere Beispiele lassen sich finden in denen Robustheit im Sinne von Bateson und Gluckman auch mit weitreichenden morphologischen Veränderungen einhergeht. So können Verletzungen oder Störungen in der frühen Entwicklung in einigen Fällen durch Veränderungen in der morphologischen und verhaltensbezogenen Dimension ausgeglichen werden. Ein berühmter Fall ist die so genannte „zweibeinige Ziege“. Eine Ziege, die nur mit ihren zwei Hinterbeinen auf die Welt kommt, entwickelt eine spezifische Muskulatur und Anpassungen des Knochenbaus für die Fortbewegung auf zwei Beinen (vgl. Bateson

und Gluckman 2011, S. 32 und West-Eberhard 2003, S. 51). Der Organismus war trotz seiner gestörten Entwicklung lebensfähig. Die Variabilität in der Morphologie und im Verhalten generiert in solchen Fällen die Robustheit einer bestimmten Funktion (vgl. Bateson und Gluckman 2011, S. 34). Im Fall der zweibeinigen Ziege konnte die Funktion der Fortbewegung durch entsprechende Anpassungen erhalten werden.

Auf diese Weise lässt sich auch die Plastizität des Immunsystems als die Aufrechterhaltung einer robusten Funktion beschreiben. Wird die Funktion des Immunsystems als Beseitigung von im Organismus eingedrungenen Erregern beschrieben, so stellt die Aufrechterhaltung dieser Funktion durch die Plastizität der humoralen Immunantwort gleichzeitig einen Fall von Robustheit der Funktion dar. Obwohl es Variation in einem entscheidenden Umweltfaktor gibt, wenn neue Erreger im Körper auftauchen, kann das Immunsystem seine Funktion weiter ausführen. Die Robustheit der Funktion erfordert aber quasi eine nach innen gerichtete Plastizität des Immunsystems. Bestimmte Teile (z.B. B-Zellen und Antikörper) des Systems müssen angepasst werden, damit nach außen die Funktion aufrechterhalten werden kann.

Ein anderes bekanntes Beispiel für ein System, das eine Robustheit von Funktionen aufweist, ist das Gehirn. Auch im Fall des Gehirns können Verletzungen und Schäden teilweise ausgeglichen werden, indem interne Veränderungen vorgenommen werden, die zur Anpassung an die neuen Bedingungen führen. Das Gehirn „reorganisiert“ strukturelle und funktionale Elemente, um verlorene Funktionen wiederherzustellen oder deren Verlust auszugleichen. So wird beispielsweise bei blind geborenen Kindern festgestellt, dass das Areal, welches eigentlich für die visuelle Verarbeitung zuständig ist, für die Verarbeitung von auditiven und taktilen Input genutzt wird (vgl. Bateson und Gluckman 2011, S. 33).

Das Verhältnis von Plastizität und Robustheit beinhaltet viele interessante Aspekte und kann hier nicht abschließend behandelt werden. Bateson und Gluckman (2011) argumentieren, dass die Unterscheidung zwischen Plastizität und Robustheit aufgrund mechanistischer Überlegungen nicht strikt aufrechterhalten werden kann. Die Robustheit von bestimmten Funktionen geht mit der Variabilität des Systems in anderen funktionalen oder strukturellen Aspekten einher. Allerdings könnte es sein, dass Robustheit in einigen Fällen auch durch Sensitivität ermöglicht wird. Der Begriff der Robustheit lässt zunächst offen, ob (nach innen) gerichtete Plastizität oder Sensitivität vorliegt. Es wäre also weitere begriffliche Arbeit nötig, um das Verhältnis von Plastizität und Robustheit genauer zu bestimmen, die hier aber nicht geleistet werden kann. Möglicherweise ist das Vorliegen

von Plastizität oder Sensitivität im jeweiligen Fall auch eine empirische Frage, die von Fall zu Fall geklärt werden muss.

3.2.3 Epistemische Aspekte

Bei der Analyse des Begriffs der Modularität hat sich gezeigt, dass dem Begriff aus mechanistischer Perspektive eine wichtige epistemische Funktion zukommt. Modularität wurde im Rahmen der mechanistischen Perspektive als ein Begriff identifiziert, der eine zentrale Vorannahme über ein biologisches System einfängt. Die Annahme, dass das jeweilige System aus funktionalen und strukturellen Untereinheiten besteht, die zusammen das zu untersuchende Verhalten hervorbringen, macht die Anwendung der heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation möglich.

Der Begriff der Modularität beschreibt ein System auf der Ebene der Organisation. Die Organisation eines Systems wird wiederum in einer mechanistischen Erklärung als Teil des Explanans angeführt. Plastizität dagegen wurde hier als Begriff identifiziert, der sich auf eine Fähigkeit von biologischen Systemen bezieht, d.h., das System wird durch diesen Begriff auf der Ebene des Verhaltens beschrieben. Das Verhalten eines Systems kann aus mechanistischer Perspektive ein zu erklärendes Phänomen darstellen. Aus mechanistischer Perspektive wird mit Plastizität demnach ein bestimmtes Verhalten des betrachteten Systems oder Systemteils hervorgehoben, das einer Erklärung bedarf und die Frage nach einem entsprechenden Mechanismus aufwirft. Plastizität bezeichnet in der hier eingenommenen Perspektive also ein Explanandum.

Die Frage nach Mechanismen für Plastizität ist tatsächlich ein wichtiges Thema in der Literatur (z.B. West-Eberhard 2003, Kaplan 2008 und Bateson und Gluckman 2011). Auch die hier eingeführten begrifflichen Unterscheidungen beruhen ganz wesentlich auf mechanistischen Überlegungen. Die Unterscheidung zwischen Plastizität und Sensitivität basiert auf Annahmen, die man über den jeweiligen Mechanismus machen muss, welcher den unterschiedlichen Arten von umweltinduzierter Variabilität zugrunde liegt. So wurde festgestellt, dass im Fall von Sensitivität kein spezieller Mechanismus postuliert werden muss, der aktiv auf Signale oder Reize aus der Umwelt reagiert. Das Vorliegen von Plastizität erfordert allerdings die Suche nach einem Mechanismus, welcher erklärt, warum das untersuchte System in der Lage ist, diese Fähigkeit zu zeigen. Plastizität erfordert auch, dass der gesuchte Mechanismus eine aktive Komponente hat, d.h., dass der Mechanismus

aufgrund der Aufnahme eines Reizes oder Signals eine passende Reaktion unter verschiedenen Alternativen auswählt oder eine neue Antwort produziert.

Der Begriff der Plastizität hat im Gegensatz zum Begriff der Modularität aus mechanistischer Perspektive keine direkte epistemische Funktion. Allerdings verweist der Begriff Plastizität (und zum Teil auch der Begriff Sensitivität) auf epistemische Herausforderungen für die mechanistische Perspektive. So zeigen sich drei epistemische Aspekte, die aus mechanistischer Perspektive problematisch sind:

- 1) Komplexität der System-Umwelt-Interaktion: Die Variabilität im Systemverhalten in den verschiedenen phänotypischen Dimensionen erfordert den Einbezug von Umweltfaktoren in die Untersuchung des Mechanismus. Dies trifft für Sensitivität und Plastizität gleichermaßen zu.
- 2) Problem der Verallgemeinerung: Plastizität und Sensitivität machen die Arbeitsweise eines Mechanismus kontextabhängig. Dementsprechend wird es schwierig, von einem einmal gefundenen Mechanismus über Kontexte hinweg Generalisierungen aufzustellen.
- 3) Holismus: Plastizität verweist auch auf die Interaktion zwischen Komponenten und auf die nicht-sequenzielle Organisation eines Mechanismus. Die Identifikation von funktionalen und strukturellen Einheiten in einem Mechanismus, dessen Komponenten hochgradig interaktiv und dynamisch organisiert sind, wird erschwert oder unmöglich.

In Bezug auf das erste Problem lässt sich festhalten, dass sich schon in der Geschichte des Begriffs Plastizität (siehe Kapitel 1) gezeigt hat, dass Plastizität zunächst als etwas Störendes interpretiert wurde, als zusätzliche Komplexität in der Organismus-Umwelt-Interaktion, die unter Laborbedingungen ausgeschaltet werden muss. Die Begriffe Plastizität und auch Sensitivität weisen darauf hin, dass die Erklärung eines bestimmten Systemverhaltens, wie die Ausprägung einer spezifischen morphologischen Form, die Ausführung eines bestimmten Verhaltens oder die spezifische Fellfarbe (als Fall von flexibler Sensitivität), nicht alleine durch Bezug auf Teile des Systems erreicht werden kann. Der Einfluss von Umweltfaktoren auf das Systemverhalten bedeutet, dass die Teile des Systems unter unterschiedlichen Bedingungen möglicherweise unterschiedlich arbeiten. Die Systemteile verschleiern in gewisser Weise ihre „normale“ Arbeitsweise und es wird

schwerer die jeweiligen einzelnen Beiträge eines Teils zu bestimmen (vgl. Bechtel und Richardson 2010 [1993], S. 23).

Aus mechanistischer Perspektive besteht zudem ganz allgemein die Herausforderung, dass zur Erklärung eines bestimmten Phänomens zunächst das jeweilige System definiert werden muss, welches das zu erklärende Phänomen produziert. Das System muss von seinem Kontext unterschieden werden und seine Grenzen müssen bestimmt werden (vgl. Bechtel und Richardson 2010 [1993], S. 39). Die Bestimmung der Systemgrenzen und der für ein bestimmtes Verhalten relevanten Teile wird schwieriger im Fall von Plastizität und Sensitivität. Die Entdeckung von Wechselwirkungen zwischen Umwelt und System kann unter gewissen Umständen sogar eine Neubestimmung der jeweiligen Systemgrenzen erforderlich machen.

Ein extremes Beispiel für die Neubestimmung der Systemgrenzen kann im Fall der so genannten „Theorie der Entwicklungssysteme“ (*developmental systems theory*) gesehen werden (z.B. Oyama, Griffiths und Gray 2001). Traditionell gilt der Organismus als ein sich entwickelndes System, also als das System, welches für das Phänomen der Entwicklung verantwortlich ist. Aber motiviert durch die Einsicht, dass die Umwelt auf die Entwicklung des Organismus Einfluss nimmt (z.B. als Sensitivität oder Plastizität) und gleichzeitig der Organismus in seiner Entwicklung auf die Umwelt Einfluss nimmt (ein Phänomen, welches als „Nischenkonstruktion“ bezeichnet wird), wird die traditionelle Unterscheidung zwischen Organismus und Umwelt in der Theorie der Entwicklungssysteme aufgegeben. Das Entwicklungssystem ist aus dieser Sicht eine Sammlung aus genetischen, epigenetischen und umweltbezogenen Faktoren, dessen Grenzen nicht der traditionellen Organismus-Umwelt-Unterscheidung entsprechen.

Das Problem der Verallgemeinerung hängt eng mit der Komplexität der System-Umwelt-Interaktion zusammen. Der Anspruch von mechanistischen Erklärungen ist zwar nicht, gesetzesartige Beziehungen zwischen Teilen eines Systems aufzudecken, die dann für alle Systeme gelten müssen, aber mechanistische Erklärungen beanspruchen, in einem gewissen Rahmen Verallgemeinerungen treffen zu können. Der Mechanismus der Energiegenerierung im Zitronensäurezyklus muss z.B. nicht für jede Zelle neu beschrieben werden, wenn er einmal entdeckt ist. Zumindest für Zellen des gleichen Typs oder Zellen mit gemeinsamer evolutionärer Herkunft würde man erwarten, dass sich die Annahmen über den Mechanismus verallgemeinern lassen. Die Verallgemeinerung oder Generalisierung erscheint in Anbetracht von plastischen Systemen jedoch problematisch. Die in einem spezifischen Kontext produzierte phänotypische Antwort eines plastischen

Systems kann in anderen Kontexten ganz anders aussehen. Selbst die Arbeitsweise eines Mechanismus kann sich im Rahmen einer plastischen Antwort ändern. Die Herausforderung besteht dann darin, alle relevanten Kontexte zu identifizieren und die möglichen Variationen des Systems zu entdecken.

Ein hypothetisches Beispiel soll hier zur Veranschaulichung dienen. Man könnte, wie im Fall des Pfeilkrautes, eine Pflanze annehmen, die in Abhängigkeit zu den jeweiligen Umweltbedingungen verschiedene Blattformen ausbildet. Die Plastizität der Pflanze stellt insofern eine Herausforderung dar, als dass unsicher ist, ob die Erkenntnisse über den Mechanismus über alle Kontexte hinweg verallgemeinerbar sind. Selbst wenn man die Plastizität der phänotypischen Entwicklung als Antwort auf einen bestimmten Umweltfaktor, wie die Feuchtigkeit des Standortes, identifiziert hat (an Land vs. Unterwasser), so ist nicht sicher, ob damit alle relevanten Kontexte identifiziert sind, in denen Variation auftreten kann. Möglicherweise gibt es weitere Umweltfaktoren, die Einfluss auf die Blattform haben, oder weitere Variationen, die bisher nicht aufgetreten sind, weil der entsprechende Kontext noch nicht betrachtet wurde. Die Pflanze könnte noch eine weitere phänotypische Variante für sehr trockene Standorte haben. Zudem besteht die Möglichkeit, dass der Mechanismus, der das Signal aus der Umwelt verarbeitet, interpretiert und eine Option auswählt, seine Arbeitsweise dem jeweiligen Kontext anpasst. D.h., es kann funktionale und strukturelle Änderungen geben, die eine Verallgemeinerung der mechanistischen Beschreibung erschweren.

Auch das Problem des Holismus hängt eng mit den beiden schon behandelten Problemen zusammen. Besonders die letzte Überlegung zum hypothetischen Pflanzenbeispiel verweist auf ein schwerwiegendes epistemisches Problem der mechanistischen Vorgehensweise in Bezug auf plastische Systeme. In plastischen Systemen sollten wir Feedback, Rückkopplungen und Regulation zwischen den verschiedenen Elementen und Umweltfaktoren erwarten. Die Aktivitäten von Teilen im Mechanismus werden von anderen Teilen und deren Aktivitäten beeinflusst. Der Mechanismus kann funktionalen und strukturellen Veränderungen unterworfen sein. Nicht nur das Endergebnis (z.B. bei der Wahl einer Entwicklungs- oder Verhaltensoption) kann sich ändern, sondern auch die jeweilige Funktion bestimmter Teile, deren Struktur oder sogar die Art und Weise, wie Teile zusammenwirken, ihre Organisation. Plastizität ist ein Hinweis auf die nicht-sequenzielle und dynamische Organisation eines Mechanismus. Das System kann unter diesen Umständen möglicherweise nicht sinnvoll in funktionale und strukturelle Module zerlegt werden, da eine hohe Interaktion zwischen Komponenten

vorliegt und somit die Annahme der Modularität des Systems sich nicht halten lässt. Am Beispiel des Gehirns wird sich im sechsten Kapitel zeigen, dass hier ein echtes Problem für die mechanistische Position besteht.

Vertreter der mechanistischen Position wie Bechtel (2011) gestehen ein, dass viele biologische Phänomene nur erklärt werden können, wenn Feedback und Rückkopplungen mit Umweltfaktoren berücksichtigt werden. Dabei gesteht er auch ein, dass der „einfache Ansatz“ (*basic account*) in der Regel zunächst davon ausgeht, dass die Aktivitäten der Komponenten in einem Mechanismus das zu erklärende Verhalten durch eine sequentielle Anordnung hervorbringen. Damit hat der einfache mechanistische Ansatz natürlich ein Problem die nicht-sequentielle Organisation von biologischen Systemen zu erfassen. Doch Bechtel (2011) unterscheidet den einfachen Ansatz mechanistischer Erklärungen von „dynamischen mechanistischen Erklärungen“ (*dynamic mechanistic explanations*), welche durch weitere Forschung und Verbesserung an einfachen mechanistischen Modellen entstehen.

Der einfache Ansatz bleibt wichtig, um einen ersten Zugang zu einem System zu ermöglichen: “Assuming repeatable sequential ordering of qualitatively characterized operations is not only natural, it often provides a valuable first approach to explaining a biological process” (Bechtel 2011, S. 536). Weiterhin wird durch den Fokus auf die heuristische Funktion der Strategien der Dekomposition und Lokalisation darauf verwiesen, dass die Postulierung eines Mechanismus immer nur vorläufig ist. Um einen guten Startpunkt für die weitere Ausarbeitung eines Mechanismus zu haben, kann die Annahme, dass dieser eine sequentielle Abfolge von Operationen sei, hilfreich sein. Das resultierende, (zu) einfache Bild bietet dann die Möglichkeit herauszuarbeiten, an welchen Stellen ein postulierter Mechanismus überarbeitet werden muss. Ein Problem ergibt sich für die mechanistische Vorgehensweise allerdings, wenn die Anwendung der heuristischen Strategien von vornherein scheitert und das zu untersuchende System nur holistisch betrachtet werden kann.

3.3 Zusammenfassung: Plastizität als Herausforderung für die mechanistische Strategie

Die Betrachtung verschiedener Definitionen von Plastizität in Wörterbüchern und in der theoretischen Literatur hat gezeigt, dass Plastizität in der Regel als die Fähigkeit von biologischen Systemen aufgefasst wird, sich individuell an Umweltbedingungen anzupassen. Dabei setzt die Beschreibung eines Systems als plastisch voraus, dass sinnvoll zwischen Genotyp und Phänotyp unterschieden werden kann. Beide Begriffe sind vage genug, um die vielfältigen Phänomene zu beschreiben, die unter dem Begriff der Plastizität gefasst werden. Vor allem, was als Phänotyp verstanden wird, ist stark von dem jeweiligen Kontext abhängig. Plastizität kann dementsprechend also als die Fähigkeit eines biologischen Systems aufgefasst werden, phänotypische Variation als adaptive Antwort auf sich verändernde Umweltbedingungen hervorzubringen. Es lassen sich drei verschiedene, aber eng miteinander zusammenhängende, Dimensionen von phänotypischer Variationen im Rahmen von Plastizität unterscheiden: Morphologie, Physiologie und Verhalten.

Der Begriff der Plastizität wurde dann enger gefasst und von zwei Arten der Sensitivität abgegrenzt. Sensitivität stellt auch eine Form von umweltinduzierter Variabilität von biologischen Systemen dar, die aber im Gegensatz zu Plastizität passiv ist. D.h., die Kontrolle über die Variation liegt nicht im System, sondern in der Umwelt. Die engere Definition von Plastizität kann die Redeweise von Fähigkeiten besonders gut einfangen und vermeidet es zu weit und unspezifisch zu werden.

Durch die Bezeichnung als Fähigkeit wird Plastizität eindeutig auf die Verhaltensebene eines Systems bezogen. So kann schließlich die Frage nach dem Verhältnis von Modularität und Plastizität als die Frage nach dem Verhältnis von Organisation und Verhalten in einem System betrachtet werden. Zur Erklärung von Plastizität wird ein Mechanismus gesucht, welcher Reize aus der Umwelt dazu nutzt, den Zustand der Umwelt zu bestimmen und eine adaptive Antwort in Form von phänotypischer Variation hervorzubringen.

Aus mechanistischer Perspektive stellt die Erklärung von Plastizität also bestimmte Anforderungen an den gesuchten Mechanismus. Gleichzeitig bedeutet die Plastizität eines Systems auch eine epistemische Herausforderung für die mechanistische Vorgehensweise. So wird durch Komplexität der System-Umwelt-Interaktion die Bestimmung der jeweiligen Beiträge von einzelnen Systemteilen und von Systemgrenzen schwieriger. Aus der Kontextabhängigkeit des Verhaltens von einzelnen Teilen des Systems ergibt sich das

Problem der Verallgemeinerung. Es wird möglicherweise schwieriger, aus Erkenntnissen über einen Mechanismus, die in einem bestimmten Kontext entstanden, über mehrere Kontexte hinweg Generalisierungen aufzustellen. Mit dem Verweis auf die dynamische Interaktion von Systemteilen und die möglichen unterschiedlichen Arbeitsweisen eines Mechanismus in verschiedenen Kontexten deutet der Begriff der Plastizität auf eine möglicherweise holistische Sichtweise des zu untersuchenden Systems.

Auch wenn Vertreter der mechanistischen Position optimistisch sind, was den Umgang mit dynamischen und interaktiven Systemen angeht, so wird sich noch zeigen, dass im Fall des Gehirns sich in dieser Hinsicht eine echte Herausforderung für das mechanistische Vorgehen ergibt (siehe Kapitel 6). Im nächsten Kapitel wird das Immunsystem, welches schon einige Male als Beispiel erwähnt wurde, einer eingehenden Analyse unterzogen. Im Fall des Immunsystems lassen sich bestimmte Formen von Plastizität beobachten, die eine Erklärung verlangen. Beispielsweise kann man danach fragen, warum es in der Lage ist, eine Vielzahl von verschiedenen und auch neuartigen Krankheitserregern zu bekämpfen.

Nun kann im Fall des Immunsystems tatsächlich eine mechanistische Erklärung für die beobachtete Plastizität gegeben werden. Das Immunsystem bietet damit einen kontrastierenden Fall zum Gehirn. Die mechanistische Erklärung, die gegeben wird, um die Plastizität des Immunsystems zu erklären, kann dann auf das Verhältnis von Plastizität und Modularität hin untersucht werden. Spielt Modularität eine interessante Rolle bei der Erklärung von Plastizität? Das Immunsystem wird in der Debatte um die massive Modularität herangezogen, um dafür zu argumentieren, dass Plastizität durch eine modulare Organisation begünstigt wird. Trägt die modulare Organisation des Systems zur Plastizität bei? Welche Rolle spielen funktionale und strukturelle Module bei der Produktion von adaptiven Antworten?

4 Modularität und Plastizität im Immunsystem

Nachdem in den vorherigen Kapiteln die biologischen Begriffe Modularität und Plastizität jeweils einzeln analysiert wurden, ist es nun an der Zeit die Anwendung an einem konkreten Beispiel zu untersuchen und die Beziehung der beiden Begriffe darzustellen. In beiden Fällen konnte trotz der Pluralität und der uneinheitlichen Verwendungen der Begriffe eine Art begrifflicher Kern herausgearbeitet werden.

Im Fall von Modularität war es zur Bestimmung eines begrifflichen Kerns nötig eine epistemische Perspektive einzunehmen, d.h., zu untersuchen, welche Rolle der Begriff beim Finden und Formulieren von mechanistischen Erklärungen in bestimmten Bereichen der Biologie spielt. Dabei hat sich gezeigt, dass Modularität die Eigenschaft von biologischen Systemen bezeichnet, in funktionale oder strukturelle Einheiten unterteilt werden zu können. Um die heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation anzuwenden, ist es nötig davon auszugehen, dass das zu untersuchende System zumindest einen gewissen Grad an Modularität zeigt. Die epistemische Perspektive zeigt damit, dass der Begriff Modularität selbst eine heuristische Funktion hat.

Weiterhin wurde die wichtige Unterscheidung von funktionaler und struktureller Modularität im Kontext mechanistischer Erklärungen eingeführt und ausbuchstabiert. Die Unterscheidung von funktionaler und struktureller Modularität spiegelt die unterschiedlichen Arten der Dekomposition eines biologischen Systems wider. Bei der Formulierung einer mechanistischen Erklärung wird es jedoch wichtig, diese unterschiedlichen Dekompositionen wieder auf einander abzubilden, auch wenn nicht immer eine Eins-zu-Eins-Abbildung möglich ist (z.B. im Fall einer komplexen Lokalisation). Funktionale und strukturelle Modularität beziehen sich beide auf eine Systemeigenschaft auf der Beschreibungsebene der Systemorganisation.

Bei der Analyse des Begriffs Plastizität konnten zwei Arten von umweltbezogener Variabilität begrifflich unterschieden werden: Sensitivität und (genuine) Plastizität. Um der Redeweise von Plastizität als Fähigkeit gerecht zu werden, wurde Plastizität als aktive Antwort des biologischen Systems interpretiert, welche bestimmte Anforderungen an eine mechanistische Erklärung stellt. Nach der Eingrenzung des Plastizitätsbegriffs konnten noch einmal zwei Arten von Plastizität begrifflich unterschieden werden: Plastizität erster und zweiter Ordnung. Während Plastizität erster Ordnung die Fähigkeit eines Systems beschreibt, zwischen mehreren Optionen wählen zu können, verweist Plastizität zweiter

Ordnung auf die Fähigkeit, neue Optionen der Bandbreite an Antworten hinzuzufügen zu können. Im Rahmen der mechanistischen Perspektive wird mit dem Begriff der Plastizität in beiden Fällen eine Eigenschaft auf der Beschreibungsebene des Systemverhaltens bezeichnet, die eine Erklärung erfordert.

Es ist wichtig, Ebenen der biologischen Organisation nicht mit Ebenen der Systembeschreibung zu verwechseln. Die Verwendung des Begriffs der Ebenen der biologischen Organisation wurde im zweiten Kapitel schon erläutert und wird in dieser Arbeit weiterhin im Sinne eines lokalen Ebenen-Begriffs gebraucht. Ebenen der Organisation ergeben sich demnach aus der jeweiligen lokalen und kontextabhängigen Dekomposition eines Systems. Dagegen beziehen sich „Ebenen der Systembeschreibung“ auf verschiedene Arten ein System zu beschreiben, z.B. kann man das bloße Verhalten eines Systems beschreiben oder seinen Aufbau und seine Organisation in Untereinheiten. Im zweiten Fall spielen die Ebenen der Organisation natürlich wieder eine Rolle, da man genau diese beschreibt. Während Plastizität als Phänomen auf verschiedenen Ebenen der biologischen Organisation auftreten kann, bezieht sich der Begriff auf der Beschreibungsebene immer auf das Verhalten eines Systems. Dagegen bezieht sich der Begriff Modularität auf der Beschreibungsebene immer auf die Organisation eines Systems.

In einer mechanistischen Erklärung wird ein bestimmtes Systemverhalten nun durch eine Beschreibung der Teile des Systems, deren jeweiligen Beiträge zum Systemverhalten und der Organisation der Teile nachvollziehbar gemacht. Auf diese Weise lässt sich eine Beziehung zwischen den beiden Begriffen Plastizität und Modularität herstellen, die an einem konkreten Beispiel geprüft werden kann. So lässt sich auf ein bestimmtes System bezogen fragen, wie die modulare Organisation dieses Systems und dessen Plastizität auf der Verhaltensebene zusammenhängen. Begünstigt die funktionale oder strukturelle Modularität in der Organisation eines Systems die Plastizität desselbigen, oder ist Modularität sogar eine notwendige Bedingung für Plastizität? Besteht möglicherweise ein Konflikt oder gar ein Gegensatz zwischen Modularität und Plastizität? Im letzten Kapitel hat sich gezeigt, dass Plastizität eine epistemische Herausforderung für die mechanistische Strategie darstellt. Es wäre ja denkbar, dass das Immunsystem wie andere plastische Systeme eher zu solchen Systemen gehört, die eine hohe System-Umwelt-Komplexität aufweisen, oder es könnte sein, dass es Aspekte oder Teile des Systems gibt, die holistisch zu betrachten sind.

In diesem Kapitel wird das Immunsystem nun als Fallbeispiel dienen, um die entwickelten Begriffsunterscheidungen anzuwenden und den Zusammenhang von Modularität und Plastizität herauszuarbeiten. Wie schon im ersten Kapitel dargelegt, ist das Immunsystem ein besonders geeignetes Beispiel, um das Verhältnis von Modularität und Plastizität zu untersuchen. So wird besonders häufig das Immunsystem als ein herausragendes Beispiel für plastische Systeme genannt (z.B. Bateson und Gluckman 2011, S. 42-43 und West-Eberhard 2003, S. 40-41). Weiterhin wird das Immunsystem auch herangezogen, um das Verhältnis von Modularität und Plastizität zu thematisieren. Dabei werden häufig nur Behauptungen über den Zusammenhang aufgestellt und eine tiefer gehende Analyse bleibt aus.

So soll der Fall des Immunsystems zeigen, dass die Modularität eines Systems dessen Plastizität ermöglicht und, dass Modularität in gewisser Weise eine Voraussetzung für Plastizität sei. Wie im ersten Kapitel dargestellt, behaupten Barrett und Kurzban beispielsweise, dass die „modulare Architektur“ des adaptiven Immunsystems dafür verantwortlich sei, dass neuartige Erreger bekämpft werden können (Barrett und Kurzban 2006, S. 635). Diese Behauptung gilt es in diesem Kapitel zu überprüfen und zu spezifizieren. Dabei wird sich zeigen, dass das Verhältnis von Modularität und Plastizität sich in diesem Fall relativ unproblematisch bestimmen und die Behauptung von Barrett und Kurzban sich in einem spezifischen Sinne bestätigen lässt. Allerdings nicht ohne Einschränkung und nur unter der Berücksichtigung der Unterscheidung zwischen strukturellen und funktionalen Modulen, die hier von größter Bedeutung ist.

Das Immunsystem ist auch ein besonders interessantes Beispiel, um es mit dem Fall des Gehirns zu vergleichen. In seiner Komplexität und Dynamik wird es häufig mit dem zentralen Nervensystem verglichen (vgl. Schütt und Bröker 2011, S. 2). Wie das Gehirn, ist das Immunsystem ein System, welches fähig ist zu lernen. Gerald Edelman (1987) sah im Immunsystem sogar ein Model für das Verständnis der Mechanismen des Lernens im Allgemeinen. Wie sich allerdings schon gezeigt hat, besteht in der Debatte um Modularität und Plastizität im Gehirn Klärungsbedarf, was die Verwendung der Begriffe in diesem Fall angeht. Nun soll das Immunsystem zunächst als Beispiel betrachtet werden, in dem sich die Anwendung der beiden Begriffe relativ gut ausbuchstabieren lässt. Die Analyse der Begriffe im Fall des Immunsystems wird dann als Muster dienen, um Gemeinsamkeiten und Unterschiede für beide Fälle herauszuarbeiten. Die Debatte um die massive Modularität des Geistes, welche die Frage nach dem Verhältnis von Modularität und

Plastizität überhaupt erst aufgeworfen hat, wird im anschließenden fünften Kapitel genauer betrachtet.

Es werden zunächst eine Beschreibung der allgemeinen Funktionsweise des menschlichen Immunsystems gegeben und anschließend einige Vorbemerkungen zum Fall des Immunsystems gemacht, um die weitere Analyse sinnvoll einzugrenzen und das Vorgehen zu rechtfertigen (Abschnitt 4.1). Daran anschließend wird der Fokus auf die so genannte „humorale Immunantwort“ gelegt. Wobei zunächst die dominante Theorie über diese Immunantwort, die Theorie der klonalen Selektion, dargelegt und dann eine mechanistische Erklärung rekonstruiert wird, die zeigt, welche Teile einen Beitrag leisten und wie diese Teile miteinander interagieren (Abschnitt 4.2). Schließlich wird die eigentliche Analyse der Anwendung der Begriffe Modularität und Plastizität durchgeführt und die Beziehung der beiden Beschreibungsebenen untersucht (Abschnitt 4.3).

4.1 Das Immunsystem als Anwendungsfall für die biologischen Begriffe Modularität und Plastizität

In diesem Abschnitt soll das Immunsystem als Beispielfall für die Anwendung der biologischen Begriffe Modularität und Plastizität eingeführt werden. In einem ersten Schritt werde ich eine allgemeine Darstellung des Immunsystems geben. Es werden zunächst die wichtigsten Organe und Zelltypen vorgestellt, die als Teile im Immunsystem wichtige Rollen einnehmen und das Zusammenspiel dieser Elemente grob nachgezeichnet, um dem Leser einen allgemeinen Eindruck der Abläufe bei einer Immunantwort zu geben. Schließlich wird es in einem zweiten Schritt darum gehen, das weitere Vorgehen zu erläutern und zu rechtfertigen. So soll die Eingrenzung der genaueren Analyse auf die so genannte „humorale Immunantwort“, welche auf der Bekämpfung von Erregern durch Antikörper beruht und wo die Plastizität des Immunsystems am deutlichsten wird, erläutert werden.

Um mögliche Einwände vorwegzunehmen werde ich das hier gewählte Vorgehen diskutieren und die Verwendung von Lehrbüchern als Ausgangsmaterial thematisieren, sowie die Darstellung der Immunologie als kompositionelle Biologie rechtfertigen. Weiterhin soll die Möglichkeit einer Rekonstruktion der humoralen Immunantwort als Mechanismus gerechtfertigt werden, da die Theorie der klonalen Selektion, abstrakt betrachtet, eine ähnliche Struktur wie die Theorie der natürlichen Selektion aufzeigt. Es ist

keineswegs klar, ob ein Prozess wie natürliche Selektion als Mechanismus im Sinne der mechanistischen Perspektive verstanden werden kann.

4.1.1 Aufbau und Funktionsweise des Immunsystems

Eine Beschreibung des menschlichen Immunsystems und seiner Funktionsweise, die auf den Ansätzen und Beschreibungen heutiger Immunologie-Lehrbücher basiert (Schütt und Bröker 2011 und Janeway und Murphy 2009), soll an dieser Stelle einen Eindruck von der Komplexität und Vielschichtigkeit geben, die einen mechanistischen Ansatz auch im Fall des Immunsystems vor gewisse Herausforderungen stellt.

Das Immunsystem besteht aus einer Vielzahl von unterschiedlichen Zelltypen, Proteinen und Molekülen, die mit einander interagieren, um den Organismus gegen eine ebenfalls große Vielzahl von sehr unterschiedlichen „Eindringlingen“ zu schützen, die sich parasitär im Organismus vermehren würden und diesen dabei schädigen können. Zu diesen Eindringlingen und Krankheitserregern gehören Bakterien, Viren, Pilze und Parasiten. Im Anschluss an eine Immunreaktion stattet das Immunsystem den Körper häufig mit einer lang andauernden Immunität gegen einmal abgewehrte Erreger aus. Aber auch Krebszellen, d.h., Körperzellen, die mutieren, ihre normale Funktion aufgeben und sich unkontrolliert vermehren, werden durch das Immunsystem gesucht und zerstört. Die unterschiedlichen Zellen und Proteine, welche zum Immunsystem gezählt werden, wirken in beeindruckender Art und Weise zusammen, um diese Aufgaben zu erfüllen. Besonders bemerkenswert ist die dezentrale Organisation des Immunsystems. Die Zellen des Immunsystems sind verteilt im ganzen Körper anzutreffen. Tritt ein Erreger im Körper auf, werden Immunzellen durch chemische Signale an die entsprechenden Stellen geleitet. Immunreaktionen sind auch durch komplexe Feedback-Mechanismen gesteuert und reguliert. Chemische Signale werden genutzt, um eine Immunantwort zu verstärken oder abzuschwächen.

Bei der folgenden Beschreibung, die notwendigerweise eine starke Vereinfachung darstellt, werden grob drei Ebenen der biologischen Organisation unterschieden: die Organebene, die Zellebene und die molekulare Ebene. Bei dieser Einteilung in Ebenen der biologischen Organisation ist der Organismus als Ganzes das Bezugssystem, von dem Teile auf den drei Ebenen einen Beitrag zu den Funktionen des Immunsystems leisten. Dabei ist zu beachten, dass diese Einteilung zunächst vorläufig ist und der Orientierung dient. In dieser Arbeit wird weiterhin ein lokaler Ebenenbegriff verwendet, wenn es darum

geht, einen Mechanismus zu beschreiben. Die Ebenen eines Mechanismus entsprechen nicht unbedingt der typischen Redeweise von Ebenen der biologischen Organisation, wie sie in Lehrbüchern vermittelt wird (siehe Kapitel 2).

Auf der Ebene der Organe gibt es nicht so etwas, wie „das Immunorgan“. Obwohl sich mehrere für das Immunsystem wichtige Organe identifizieren lassen, gibt es kein zentrales Immunorgan. Dennoch gibt es auf der Ebene der Organe mehrere Teile des Organismus, die einen Beitrag zum Immunsystem leisten. Bei diesen Organen wird zwischen den so genannten primären und sekundären lymphatischen Organen (*lymphoid organs*) unterschieden.

Die primären lymphatischen Organe sind für die Produktion und Reifung der Zellen zuständig, die dann Funktionen im Immunsystem übernehmen. Dazu gehören das Knochenmark, wo alle Zellen des angeborenen und erworbenen Immunsystems gebildet werden, und der Thymus, wo die T-Zellen reifen. Genau wie die anderen zellulären Bestandteile des Blutes, stammen die Zellen des Immunsystems von Vorläuferzellen im Knochenmark ab, die wiederum von so genannten „pluripotenten Stammzellen“ abstammen. Diese Stammzellen zeigen nicht das gleiche Entwicklungspotential wie embryonale Stammzellen, aber sie sind auch noch nicht auf eine bestimmte Entwicklungsrichtung festgelegt.

Nachdem die Immunzellen die primären Organe verlassen, siedeln sie sich im ganzen Körper an, aber in sehr viel höheren Konzentrationen in den sekundären oder peripheren lymphatischen Organen. Zu diesen sekundären Organen gehören die Lymphknoten, die Milz und das mukosale Lymphsystem, welches direkt unter den Schleimhäuten des Körpers, wie z.B. den Schleimhäuten des Darms und der Atemwege, liegt. In den sekundären lymphatischen Organen finden sich Zellen des angeborenen Immunsystems und naive (d.h., noch nicht aktivierte) Lymphozyten des adaptiven Immunsystems in großen Mengen.

Neben den primären Organen, in denen die Immunzellen produziert werden, und den sekundären Organen, in denen sich eine große Anzahl dieser Zellen dann aufhält, können hier noch die Haut und die Schleimhäute zu den Organen des Immunsystems gezählt werden. Diese übernehmen wichtige Barrierefunktionen. So bilden Epithelzellen in der Haut und den Schleimhäuten eine einlagige Grenzschicht, die hohes Regenerationspotential und eine Polarität zeigt. So sind diese Zellen nach außen weniger durchlässig als auf ihrer Innenseite, welche die Epithelzellen mit dem darunter liegenden Gewebe verbindet.

Die hier genannten Organe sind allerdings nicht nur an den Aktivitäten des Immunsystems beteiligt. Beispielsweise produziert das Knochenmark auch rote Blutkörperchen, die wichtige Funktionen bei der Versorgung des Körpers mit Sauerstoff übernehmen. Die Milz hat auch eine Funktion bei der Entsorgung von überalterten roten Blutkörperchen. Und die Schleimhäute des Darms spielen eine Rolle bei der Verdauung. Die hier genannten Organe sind also nicht exklusiv als funktionale Einheiten des Immunsystems anzusehen, sondern übernehmen auch in anderen Organsystemen Funktionen.

Die Zellen, die an Immunreaktionen beteiligt sind, werden für gewöhnlich zwei unterschiedlichen „Teilsystemen“ des Immunsystems zugeordnet. In der Literatur und den hier verwendeten Lehrbüchern werden die Zellen des „angeborenen“ und des „adaptiven Immunsystems“ unterschieden.³⁷ Diese „Teile“ des Immunsystems konstituieren aber nicht Module im Sinne der mechanistischen Perspektive. Beide Teile des Immunsystems sind eng miteinander verwoben und reagieren auf Erreger im engen Zusammenspiel. Die Unterscheidung zwischen angeborenem und adaptivem Immunsystem ist also im strengen Sinne weder eine Unterscheidung zwischen funktionalen Modulen noch zwischen strukturellen Modulen. Diese Unterscheidung beruht auf einer Einteilung, der am Immunsystem beteiligten Zellen, nach den von ihnen verwendeten Erkennungsmechanismen für Eindringlinge.

Die Zellen des angeborenen Immunsystems verfügen über unspezifische Rezeptoren und reagieren auf alles „Fremde“ im Körper. Häufig werden kleine Infektionen bereits durch die unspezifische Reaktion des angeborenen Immunsystems beseitigt, bevor eine spezifische Antwort durch das adaptive Immunsystem gegeben wird, welche mehr Zeit benötigt. Die Zellen des adaptiven Immunsystems verfügen über sehr spezifische Rezeptoren und reagieren jeweils individuell nur auf ganz bestimmte Erreger oder Stoffe. Der genaue Ablauf einer solchen Reaktion wird weiter unten dargestellt. Obwohl das Immunsystem immer als Ganzes reagiert, können zwei Arten von Immunantworten unterschieden werden. Während die Zellen des angeborenen Immunsystems unspezifisch auf Erreger reagieren, bringen die Zellen des adaptiven Immunsystems spezifische Antworten gegen bestimmte Erreger hervor. Diese spezifischen Immunantworten, welche in der Regel die Erzeugung von Antikörpern gegen bestimmten Erreger beinhalten, werden in der immunologischen Literatur als „adaptive“ oder „erworbene“ Immunantworten bezeichnet (vgl. Janeway und Murphy 2009, S. 4). Um die Bedeutung der Antikörper bei

³⁷ In der Literatur wird das adaptive Immunsystem auch manchmal als „erworbenes Immunsystem“ bezeichnet. Hier wird einheitlich der erstere Ausdruck verwendet.

den spezifischen Reaktionen des adaptiven Immunsystems zu betonen, spricht man auch von einer „humoralen Immunantwort“. Zwar wird die humorale Immunantwort vor allem durch Zellen des adaptiven Immunsystems hervorgebracht, aber selbst dort sind Zellen des angeborenen Immunsystems beteiligt, z.B. wenn es um die Ausschaltung oder die Zersetzung von Erregern geht.

Die Zellen als Teile des Immunsystems werden in der Immunologie wie in anderen biologischen Disziplinen durch einen Partitionsrahmen im Sinne von Winther (2006) identifiziert. Ein Partitionsrahmen enthält, wie im zweiten Kapitel festgestellt wurde, sowohl funktionale als auch strukturelle Kriterien. Die Zellen des Immunsystems sind zum Teil hochgradig funktional spezialisiert. Die Funktion einer Zelle bestimmt, ob sie als ein Teil des Immunsystems angesehen wird und um welche Art von Teil es sich handelt. Die Identifikation und Unterscheidung von verschiedenen Zellarten, die im Rahmen des Immunsystems jeweils spezifische Funktionen erfüllen, geschieht in vielen Fällen wiederum über strukturelle Merkmale, wie z.B. Größe, Form und Färbung des Zellkerns. In einigen Fällen finden sich funktionale Unterscheidungen, die noch nicht mit strukturellen Unterschieden in Verbindung gebracht werden können. Beispielsweise wurden bei T-Zellen, die verschiedene Aufgaben ausführen, bisher die entsprechenden strukturellen Unterschiede nicht gefunden. Andererseits werden auch strukturelle Unterschiede (also Unterschiede in der physikalischen Beschaffenheit) beobachtet, ohne dass der funktionale Unterschied vollständig bekannt ist (z.B. bei Granulozyten). Das Fehlen von einer Zuordnung von Funktionen und Strukturen wird allerdings als Problem wahrgenommen und die immunologische Forschung richtet sich zum Teil darauf, diese Fragen zu klären.

Wie bereits erwähnt, besteht der wichtigste Unterschied zwischen den Zellen des angeborenen und des adaptiven Immunsystems in der Art und Weise, wie Erreger und andere Fremdkörper von diesen Zellen „erkannt“ werden. Die Zellen des angeborenen Immunsystems sind mit Rezeptoren auf ihrer Zelloberfläche ausgestattet, die einfache Moleküle und Proteinmuster erkennen können, die auf vielen Erregern zu finden sind, aber nicht auf körpereigenen Zellen (vgl. Janeway und Murphy 2009, S. 19). Alles was fremd ist, wird von diesen Zellen angegriffen.

Zu den wichtigsten Zelltypen des angeborenen Immunsystems gehören Makrophagen, die aber auch im Verlauf einer humoralen Immunantwort eine Rolle spielen. Mindestens drei zentrale Funktionen von Makrophagen sind bekannt: Erstens nehmen Makrophagen im Rahmen der angeborenen und humoralen Immunantwort eingedrungene

Erreger auf und zerstören sie. Zweitens tragen Makrophagen durch die Ausschüttung von Signalproteinen (die Botenstoffe von Immunzellen werden auch „Cytokine“ genannt) zur Entstehung von Entzündungen bei. Drittens, beseitigen Makrophagen als Fresszellen tote Zellen und Zellreste. Makrophagen sind im ganzen Körper anzutreffen. Nach der Bildung im Knochenmark durchwandern die Makrophagen als so genannte Monozyten die Blutbahn, bevor sie sich dann im Körpergewebe ansiedeln und dort spezifische Formen und Funktionen ausbilden. In verschiedenen Gewebearten bilden Makrophagen leicht unterschiedliche Eigenschaften aus (z.B. als Kupffersche Sternzellen in der Leber oder als Mikrogliazellen im Gehirn) (vgl. Schütt und Bröker 2011, S. 2). Durch ihre Präsenz in allen Gewebearten gehören Makrophagen in der Regel zu den ersten Zellen, die Kontakt mit einem eingedrungenen Erreger haben. Die Rezeptoren der Makrophagen sind zwar Erreger-unspezifisch, können aber die gemeinsamen Bestandteile vieler Bakterienoberflächen oder anderer Erreger binden und so zu einer Aktivierung führen. Aktivierte Makrophagen nehmen Erreger auf und zerstören sie, geben gleichzeitig Cytokine und Chemokine ab. Diese Botenstoffe rufen weitere Reaktionen bei benachbarten Zellen des Immunsystems hervor. Sie umschließen und zersetzen jeden Erreger, auf den sie stoßen in intrazellulären Vesikeln. Fragmente der zersetzten Erreger (*antigenic peptides*) werden an die Zelloberfläche transportiert. Dort zeigt eine Makrophage auf diese Weise, welchen Erreger sie als letztes „verdaut“ hat und es steht zur weiteren Erkennung durch T-Zellen bereit (siehe unten).

Neben den Makrophagen gibt es eine ganze Reihe weiterer Zellen, die zum angeborenen Immunsystem gezählt werden und zum Teil sehr spezifische Funktionen übernehmen. Auch wenn nicht alle Zellen und deren Unterarten hier im Detail vorgestellt werden können, sollen zumindest die wichtigsten kurz erwähnt werden, besonders diejenigen, die eine Verbindung zum adaptiven Immunsystem darstellen. Dazu gehören Granulocyten, dendritische Zellen und natürliche Killerzellen.

Granulocyten sind im Vergleich zu den Makrophagen relativ kurzlebige Zellen, die nur wenige Tage im Körper verbleiben und in größeren Mengen bei einer Infektion produziert werden, wenn sie das Blut verlassen und zu Entzündungsherden wandern. Es werden drei Arten von Granulocyten anhand der Färbungseigenschaften des Zellkerns unterschieden: neutrophile, eosinophile und basophile Zellen. Während über die Funktionen der eosinophilen und basophilen Zellen keine genauen Kenntnisse bestehen (man vermutet, dass die Toxine und Enzyme, die von diesen Zellen freigesetzt werden können, zur Bekämpfung von größeren Erregern wie Parasiten dienen), ist die Rolle der

neutrophilen Zellen genauer bestimmt. Diese Zellen nehmen wie die Makrophagen Erreger auf und verdauen diese in intrazellulären Vesikeln.

Dendritische Zellen spielen eine sehr zentrale Rolle bei der Aktivierung der adaptiven Immunantwort (genau wie die Makrophagen). Diese Zellen lagern sich nach ihrer Reifung im Knochenmark über die Blutbahn im Gewebe ein. Ähnlich wie Nervenzellen, besitzen dendritische Zellen lange Fortsätze über die sie große Mengen extrazellulärer Flüssigkeit und darin befindliches Material aufnehmen. Auf diese Weise aufgenommene Erreger werden wie bei Makrophagen und neutrophilen Zellen durch Enzyme zerstört. Allerdings besteht die Hauptfunktion der dendritischen Zellen nicht in der Zerstörung von Erregern, sondern in der Aktivierung von T-Zellen. Durch die Aufnahme von Erregern reifen die dendritischen Zellen zu besonderen Zellen heran, die auf ihrer Oberfläche die Proteine der verdauten Erreger präsentieren und in die peripheren lymphatischen Organe wandern. Dort können sie von passenden T-Zellen erkannt werden, wodurch der erste Schritt zu einer adaptiven Immunantwort ausgelöst wird. Neben den Makrophagen sind die dendritischen Zellen ein wichtiges Bindeglied zwischen angeborenem und adaptivem Immunsystem (vgl. Janeway und Murphy 2009, S. 12).

Natürliche Killerzellen gehen zwar aus den gleichen Vorläuferzellen hervor wie die Lymphozyten des adaptiven Immunsystems, doch verfügen sie nicht über den Antigen-spezifischen Rezeptor der T- und B- Zellen. Sie werden deshalb als Teil des angeborenen Immunsystems betrachtet. Die natürlichen Killerzellen können anormale Zellen, wie Tumorzellen oder durch Herpesviren infizierte Zellen, erkennen und töten. Weiterhin reagieren sie auf Zellen, welche durch Antikörper vorher markiert wurden.

Im Unterschied zu den Zellen, welche dem angeborenen System zugeordnet werden, haben die Zellen des erworbenen Immunsystems sehr spezifische Rezeptoren zur Erkennung von Erregern auf der Zelloberfläche. Die Zellen des adaptiven Immunsystems werden in T- und B-Lymphozyten unterschieden, auch T- und B-Zellen genannt. Beide Arten von Lymphozyten tragen Rezeptoren an ihrer Außenfläche, die in der Lage sind spezifische Antigene zu erkennen.

Mit „Antigen“ wird eine spezifische Oberflächenstruktur an einem Erreger gemeint, die in der Lage ist, eine adaptive Immunantwort auszulösen an der Antikörper beteiligt sind (Antigen = **Antikörper erzeugend**). Dazu gehören die für einen Erreger spezifischen Proteine, Glykoproteine oder Polysaccharide auf dessen Oberfläche. Darüber hinaus können aber auch andere chemische Verbindungen erkannt werden, die normalerweise für den Organismus harmlos sind. Dazu gehören Metalle, Medikamente oder bestimmte

Nahrungsmittel. Wird eine Reaktion durch einen eigentlich harmlosen Stoff aufgelöst, spricht man auch von einer Allergie. In einem weiten Sinn werden also alle Erreger und Stoffe als Antigen bezeichnet, die vom adaptiven Immunsystem erkannt werden können und so eine Reaktion auslösen (vgl. Janeway et al. 2009, S. 4).

Die Rezeptoren der T- und B-Zellen können sich mit Oberflächenproteinen von Erregern verbinden, was zu einer Aktivierung der jeweiligen Zelle führt. Die Zellen des erworbenen Immunsystems bleiben also so lange inaktiv, bis sie auf das passende Antigen treffen. So lange keine Infektion vorliegt, finden sich die Lymphozyten als unscheinbare, inaktive Zellen im Blut. Bis in die 1960er Jahre wurden sie in Lehrbüchern als Zellen ohne bekannte Funktion angeführt. Inaktive Lymphozyten werden auch als naiv oder ungeprägt bezeichnet. „Diese kleinen Lymphozyten besitzen tatsächlich keine funktionelle Aktivität, bevor sie auf ihr spezifisches Antigen treffen“ (Janeway und Murphy 2009, S. 13).

T-Zellen werden durch die Verbindung mit Proteinstücken aktiviert, die von Zellen des angeborenen Immunsystems (z.B. von Makrophagen oder dendritischen Zellen) auf ihrer Oberfläche präsentiert werden, nachdem sie zuvor einen Erreger aufgenommen und verdaut haben. Aktivierte T-Zellen können unterschiedliche Funktionen bei der Immunabwehr haben. Dabei lassen sich die Funktionen im Wesentlichen in drei Bereiche einteilen: Abtötung, Aktivierung und Regulation.

Eine bestimmte Sorte von T-Zellen, die sogenannten zytotoxischen T-Zellen, erkennt auch infizierte Körperzellen, wenn diese beispielsweise von einem Virus befallen sind und entsprechende Proteine auf ihrer Oberfläche zeigen. Aber auch andersartig erkrankte bzw. dysfunktionale Körperzellen (z.B. Krebszellen) werden von den zytotoxischen T-Zellen erkannt und durch Herbeiführung eines kontrollierten Zelltodes ausgeschaltet. Von den zytotoxischen T Zellen lassen sich die T Helferzellen unterscheiden, die vor allem durch die Ausschüttung von Cytokinen zur B-Zellen Aktivierung beitragen und eine Immunantwort unterstützen. Cytokine spielen eine wichtige Rolle bei der Aktivierung von B-Zellen und deren Reifung zu Plasmazellen, die Antikörper produzieren. Da der Kontakt einer B-Zelle mit einem Antigen alleine nicht ausreicht, um eine Immunreaktion auszulösen, übernehmen die T-Zellen vermutlich gleichzeitig dabei eine wichtige regulierende Rolle, indem die unnötige Aktivierung durch harmlose Stoffe verhindert wird. Nach ihrer Aktivierung reproduzieren sich T-Zellen, wobei alle Nachkommen einer Zelle exakte Klone der ursprünglichen Zelle sind, welche die gleichen Rezeptoren auf der Außenhülle tragen.

B-Zellen sind wie die T Zellen in der Lage spezifische Antigene zu erkennen und nach ihrer Aktivierung Klone zu produzieren, die über die gleiche immunologische Spezifität wie die Ausgangszelle verfügen. Ihr wichtigster Beitrag zur Immunantwort besteht darin, Antikörper zu produzieren. Die B-Zellen als Teile der humoralen Immunantwort und deren Aktivitäten werden weiter unten noch im Detail betrachtet.

Wichtig ist es an dieser Stelle noch zu erwähnen, dass T- und B-Zellen das so genannte „immunologische Gedächtnis“ bilden. Das immunologische Gedächtnis wird durch Gedächtniszellen gebildet, die auch Klone von aktivierten B- und T- Zellen sind, aber über lange Zeit im Körper verbleiben. Die B- und T- Zellen des adaptiven Immunsystems spielen damit auch eine wichtige Rolle beim langfristigen Schutz des Organismus vor Erregern, die schon einmal im Körper aufgetreten sind. Ein Vorgang der auch „Immunisierung“ genannt wird.

Auch auf der molekularen Ebene bzw. auf der subzellulären Ebene gibt es Teile, die eine Funktion in den Abläufen des Immunsystems übernehmen. Einige dieser Teile, wie die als Botenstoff dienenden Cytokine und Chemokine, wurden bereits genannt. Daneben gibt es noch eine Reihe von Toxinen und Enzymen, die hier aber nicht behandelt werden.

Die Cytokine beeinflussen das Verhalten von anderen Immunzellen direkt und führen beispielsweise zu deren Aktivierung, während die Chemokine zu einer Erweiterung und stärkeren Durchlässigkeit der lokalen Blutgefäße führen und weitere Zellen des Immunsystems aus den Blutgefäßen in das infizierte Gewebe locken. Dieser Vorgang, der sich wie eine Kettenreaktion verbreitet, löst die Entzündung des entsprechenden Gewebes aus. Außerdem locken Cytokine weitere Zellen des Immunsystems zur infizierten Stelle, dienen der Aktivierung der B-Zellen und spielen schließlich auch eine wichtige Rolle bei der Aktivierung von ganzkörperlichen Reaktionen auf eine Infektion, wie beispielsweise die Erhöhung der Körpertemperatur, was dann zu Fieber führt.

Auf der molekularen (oder subzellulären) Ebene der biologischen Organisation sind auch die von den B-Zellen produzierten Antikörper einzuordnen. Antikörper, auch Immunglobuline genannt, leisten einen wesentlichen Beitrag zur adaptiven Immunantwort, indem sie sich an Erreger binden und diese so „markieren“. Auf diese Weise werden Erreger für die Zellen des angeborenen Immunsystems besser erkennbar und können durch diese bekämpft werden. Die Zerstörung der Erreger wird also vom angeborenen Immunsystem geleistet, während das adaptive Immunsystem die Erreger häufig nur durch Antikörper markiert. Viele Arten von Antikörper sind auch dazu in der Lage, so genannte Effektormechanismen auszulösen, die durch enzymatische Kettenreaktionen zur

Zerstörung der Erreger führen. Die meisten Formen der adaptiven Immunantwort nutzen zur Zerstörung der Erreger die Aktivierung der Effektormechanismen (Janeway und Murphy 2009, S. 5).

Es lässt sich festhalten, dass am Immunsystem verschiedene Organe, und im ganzen Körper verteilte Zellen und Moleküle beteiligt sind. Die Zellen des Immunsystems lassen sich aufgrund der Art der Rezeptoren, die auf ihrer Oberfläche zu finden sind, in zwei Klassen von Zellen unterteilen. Es werden die Zellen des angeborenem Immunsystems, welche über einen unspezifischen Rezeptor verfügen, von den Zellen des adaptiven Immunsystems, welche über hoch spezifische Rezeptoren verfügen, unterschieden.

Alle Teile des Immunsystems tragen auf spezifische Art und Weise zu dessen Leistungen bei. Dabei werden einige Funktionen auch mehrfach besetzt. So bilden sowohl Makrophagen als auch dendritische Zellen, beides Zellen des angeborenen Immunsystems, eine Verbindung zum adaptiven Immunsystem, indem sie die Proteine von verdauten Erregern an ihrer Oberfläche präsentieren. Die wesentlichen Aufgaben des Immunsystems lassen sich in vier Punkten zusammenfassen (vgl. Janeway und Murphy 2009, S. 5-6):

- 1) **Immunologische Erkennung:** Das Immunsystem erkennt Fremdkörper und Erreger als fremd, als etwas, das nicht zum Organismus gehört. Dies geschieht durch die unspezifischen Rezeptoren der Zellen des angeborenen Immunsystems (wie den Makrophagen) und den spezifischen Rezeptoren der Zellen des adaptiven Immunsystems (den T- und B- Zellen).
- 2) **Eindämmung und Abwehr:** Die Erkennung von Erregern führt zu einer Aktivierung der erkennenden Zelle(n), die gewöhnlich in einer Art Kettenreaktion über den Austausch von chemischen Botenstoffen zur Aktivierung und Bereitstellung weiterer Immunzellen führt. Erkannte Erreger werden durch eine schnelle Reaktion des angeborenen und eine später einsetzende Reaktion des adaptiven Immunsystems bekämpft.
- 3) **Immunologisches Gedächtnis:** Nach einer erfolgreichen Antwort durch das adaptive Immunsystem, bleiben T- und B- Zellen mit den entsprechenden Rezeptoren als Gedächtniszellen über lange Zeiträume im Körper zurück. Dadurch kann bei einem erneuten Kontakt mit dem entsprechenden Erreger eine viel schnellere Reaktion des adaptiven Immunsystems hervorgerufen werden. Der Organismus ist gegen den Erreger „immunisiert“.

- 4) **Immunregulation:** Neben der Verstärkung einer Immunreaktion durch die Ausschüttung entsprechender Botenstoffe (Cytokine), gehört auch die Eindämmung einer Immunreaktion zu den Aufgaben des Immunsystems. Geraten Immunantworten außer Kontrolle, entwickeln sich die typischen Krankheitsbilder von Allergien und Autoimmunerkrankungen.

Die humorale Immunantwort, die weiter unten im Mittelpunkt stehen wird, hat besondere Bedeutung für die Bildung eines immunologischen Gedächtnisses. Auch die Erkennung und Abwehr von Erregern wird am Beispiel der humoralen Immunantwort genauer betrachtet werden. Die Regulation von Immunantworten wird hier nicht weiter behandelt werden, obwohl dies in der immunologischen Forschung natürlich ein zentrales Thema ist. Für die Fragestellung der Arbeit sind allerdings die Produktion von adaptiven Antworten und das „Lernen“ des Immunsystems von zentraler Bedeutung, da sich hier die Plastizität des Immunsystems zeigt.

Wie deutlich geworden ist, wird das Immunsystem als aus funktional und strukturell unterscheidbaren Teilen bestehend beschrieben. In diesem Abschnitt wurden einige der zentralen Komponenten des Immunsystems, deren Beiträge zu einer Immunantwort und deren Interaktionen vorgestellt. Dabei kann die Darstellung der Komplexität des Immunsystems aus Platzgründen nicht wirklich gerecht werden. Aber ein gewisses Grundverständnis der Vorgänge im Immunsystem wird die Rekonstruktion der humoralen Immunantwort nachvollziehbarer machen. Im nächsten Abschnitt werden wichtige Eingrenzungen vorgenommen und einige kritische Punkte vorweggenommen, die gegen das Vorgehen bei dieser Analyse sprechen könnten.

4.1.2 Eingrenzung der Analyse und Rechtfertigung des Vorgehens

Bevor die beiden Begriffe Modularität und Plastizität und ihre Verwendung für den Fall des Immunsystems analysiert werden, sind einige Anmerkungen zur Eingrenzung und zur Rechtfertigung des weiteren Vorgehens nötig.

Eine erste Eingrenzung betrifft die Redeweise von „Immunsystem“. Wenn in dieser Arbeit vom Immunsystem die Rede ist, dann wird damit das menschliche Immunsystem gemeint. Auch in der Immunologie steht das menschliche Immunsystem im Mittelpunkt der Forschung, obwohl sich viele der Erkenntnisse auf das Immunsystem anderer Wirbeltiere übertragen lassen, oder die in der Forschung gewonnen Erkenntnisse auf

Untersuchungen und Experimenten an Modellorganismen (wie Mäusen oder Hühnern) basieren.

Eine weitere Eingrenzung wurde schon angekündigt: Die Analyse der Verwendung der Begriffe Modularität und Plastizität wird auf eine mechanistische Beschreibung der humoralen Immunantwort begrenzt. Die Plastizität des Immunsystems wird im Fall der humoralen Immunantwort besonders deutlich und die Eingrenzung erlaubt die Rekonstruktion einer spezifischen Reaktion des Immunsystems als Mechanismus. Im weiteren Verlauf dieses Kapitels wird die humorale Immunantwort, bei der vor allem die Beiträge der Antikörper und der die B-Zellen im Mittelpunkt stehen, genauer dargestellt und eine mechanistische Erklärung für die Fähigkeit des Immunsystems rekonstruiert, den Organismus gegen eine große Vielzahl von Erregern zu verteidigen, auch gegen solche die neuartig sind, d.h., sowohl in der Ontogenese als auch der Phylogenese des jeweiligen Organismus noch nicht aufgetreten sind. Dabei wird es vor allem um die Erkennung, Abwehr und Bildung eines Gedächtnisses gehen, die eng mit den speziellen Rollen von B-Zellen und Antikörpern zusammenhängen. Inwiefern eine Regulation der humoralen Immunantwort stattfindet und durch welche Mechanismen, wird aus Platzgründen nicht weiter thematisiert.

Bevor mit der Darstellung der humoralen Immunantwort fortgefahren wird, sollen drei Punkte hier aufgegriffen und mögliche Einwände vorweggenommen werden: 1) die Verwendung von Lehrbüchern bei der Rekonstruktion von Theorien und mechanistischen Beschreibungen, 2) die Darstellung der Immunologie als kompositionelle Biologie und 3) die Darstellung eines Selektionsvorganges als Mechanismus.

4.1.2.1 Die Verwendung von Lehrbüchern

Der erste hier zu thematisierende Punkt ist eigentlich relativ unproblematisch und betrifft die Verwendung von Lehrbüchern (*textbooks*) als Material zur Rekonstruktion von theoretischen Perspektiven und zur Bestimmung des theoretischen Stils einer Disziplin. Der theoretische Stil einer Disziplin gibt vor, welche Arten von Erklärungen in einer Disziplin akzeptiert werden. Der theoretische Stil der kompositionellen Biologie ist durch eine zentrale Rolle von Teilen und damit von mechanistischen Erklärungen geprägt. Während der kompositionelle Stil von mehreren Disziplinen geteilt wird, verfügt jede Disziplin über eine eigene theoretische Perspektive. Der Partitionsrahmen, nach dem Teil in einer Disziplin bestimmt werden, wird unter anderem durch die jeweilige theoretische

Perspektive vorgegeben (vgl. Winther 2006, S. 475). Der Partitionsrahmen legt fest, nach welchen strukturellen und funktionalen Kriterien Teile eines Mechanismus identifiziert werden. Also ist die Rekonstruktion einer mechanistischen Erklärung der humoralen Immunantwort, die eine Untersuchung der Anwendung der beiden Begriffe Modularität und Plastizität erlauben würde, auch davon abhängig, was explizit oder implizit ein Lehrbuch über die theoretische Perspektive der Immunologie mitteilt. Wie bei der obigen Darstellung der Funktionsweise des Immunsystems und der wichtigsten beteiligten Elemente, werde ich auch weiter unten bei der Rekonstruktion des Mechanismus der humoralen Immunantwort auf Lehrbücher zurückgreifen.

Die Verwendung von Lehrbüchern als Grundlage für die philosophische (oder historische) Rekonstruktion von Theorien und disziplinären Perspektiven könnte im Anschluss an Thomas Kuhn als problematisch angesehen werden und macht eine (kurze) Rechtfertigung dieses Vorgehens nötig. Nach Kuhn (1970) sind Lehrbücher als Teil der Normalwissenschaft Bestandteil von immer schon veralteten Forschungsergebnissen. Lehrbücher treten als Autoritäten auf und verschleiern eine mögliche Pluralität von Methoden oder Standpunkten in einer Disziplin. Nun könnte man im Anschluss daran argumentieren, dass die wirklich interessanten wissenschaftlichen Streitpunkte und Forschungsergebnisse noch gar nicht Einzug in die Lehrbücher erhalten haben. Die wirklichen Aktivitäten einer Disziplin, so könnte man fortfahren, sind dort nicht zu finden. Will man die theoretische Perspektive einer Disziplin nachvollziehen, so sind Lehrbücher nach dieser Auffassung scheinbar nutzlos.

Gegen den Mythos der Nutzlosigkeit von Lehrbüchern verteidigt Rasmus Winther (2006) deren Verwendung. Obwohl kanonische Lehrbücher Vereinfachungen enthalten und auch eine rhetorische Funktion haben, indem sie sich als Autoritäten in einem Gebiet präsentieren, zeigen sie dennoch die gemeinsamen Theorien, Methoden und Daten einer Disziplin. Lehrbücher enthalten Hinweise auf allgemein akzeptierte Theorien, sowie die Einschränkungen, Verpflichtungen und Normen innerhalb einer Disziplin (Winther 2006, S. 478). Auch welche Arten von Erklärungen in einer Disziplin akzeptiert werden, kann auf diesen Weg herausgefunden werden. Es ist Winther zuzustimmen, dass Lehrbücher eine wertvolle empirische Grundlage darstellen, um zentrale Grundannahmen einer Disziplin und damit die jeweilige theoretische Perspektive zu rekonstruieren.

Mit Hinblick auf das vorliegende Thema dieser Arbeit wird nach einer mechanistischen Erklärung der humoralen Immunantwort gesucht, welche nach dem Verhältnis von Modularität und Plastizität geprüft werden kann. Es bietet sich daher an,

zunächst die allgemein anerkannte Theorie der humoralen Immunantwort aus Lehrbüchern zu rekonstruieren. Außerdem kann anhand der Lehrbücher auch der theoretische Stil der Immunologie deutlich gemacht werden. So zeigt, sich bei einer Betrachtung der verwendeten Modelle und Erklärungsmuster in den immunologischen Lehrbüchern, dass der kompositionelle Stil und damit die Suche nach Mechanismen von zentraler Bedeutung sind.

4.1.2.2 Der kompositionelle Stil in der Immunologie

Im vorliegenden Fall geht es darum, aus den Beschreibungen und Inhalten der Lehrbücher eine mechanistische Erklärung für die humorale Immunantwort zu rekonstruieren und anhand dieser, die Verwendung der Begriffe Modularität und Plastizität und deren Verhältnis zu betrachten. Doch inwieweit kann die Immunologie eigentlich als kompositionelle Biologie beschrieben werden? Welche Rolle spielen mechanistische Erklärungen und Modelle in der Immunologie? Ein Blick in die Lehrbücher zeigt, dass der allgemeine Arbeitsmodus der Immunologie dem der kompositionellen Biologie entspricht. Immunologische Vorgänge werden durch Bezug auf die beteiligten Teile und deren Aktivitäten oder Wechselwirkungen mit anderen Teilen beschrieben und erklärt. Mechanistische Erklärungen spielen in der Immunologie eine zentrale Rolle, wenn es darum geht das Verhalten des Immunsystems zu erklären und zu verstehen (und damit Manipulationen zugänglich zu machen). So schreiben Janeway und Murphy (2009, S. 5) über den Inhalt ihres Lehrbuches folgendes: „Der Schwerpunkt dieses Buches liegt auf den *verschiedenartigen Mechanismen* der erworbenen Immunität, bei der spezialisierte Gruppen von Lymphozyten pathogene Mikroorganismen oder infizierte Zellen erkennen und angreifen“ (meine Hervorhebung).

Damit einhergehend werden immunologische Vorgänge in den Lehrbüchern in einer Art und Weise präsentiert, die für Mechanismen typisch ist. Bechtel und Abrahamsen (2005) argumentieren dafür, dass die Verwendung mechanistischer Erklärungen mit bestimmten typischen Formen der Präsentation solcher Mechanismen einhergeht, die sich in den wissenschaftlichen Veröffentlichungen und Lehrbüchern zeigt. Die Verwendung von Diagrammen ist eine solche typische Repräsentation von Mechanismen, die bestimmte Vorteile gegenüber einer rein sprachlichen Darstellung von Mechanismen hat:

The motivation for using diagrams to represent mechanisms is obvious. Unlike linguistic representations (except those found in signed languages), diagrams make use of space to convey information. As we have already seen in the diagram of a heart, spatial layout and organization is often critical to the operation of a mechanism. As in a factory, different operations occur at different locations. (Bechtel and Abrahamsen 2005, S. 428)

Für die Darstellungen von Abläufen und Vorgängen werden in den immunologischen Lehrbüchern eben solche charakteristischen Skizzen und Diagramme gewählt, die Teile und ihre räumliche oder zeitliche Anordnung zeigen.

Die Immunologie kann (zumindest teilweise) als kompositionelle Biologie im Sinne Winthers (2006) verstanden werden. Die Leistungen des Immunsystems werden durch den Verweis auf die Operationen von Teilen dieses Systems und deren Wechselwirkungen beschrieben und erklärt. Die Erklärungen folgen damit dem Schema von mechanistischen Erklärungen, wie sie in Kapitel 2 vorgestellt wurden.

Mit der hier abgegebenen Einschätzung der Immunologie stimmt auch der Befund von Baetu (2014, S. 47) überein, wo eine Übersicht über die Arten von verwendeten Modellen in der Immunologie gegeben wird. Zwar finden unterschiedliche Modellarten in der Immunologie Anwendung, aber mechanistische Modelle werden laut Baetu in der Immunologie am häufigsten benutzt. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass neben mechanistischen Modellen auch andere Arten von Modellen zum gleichen Phänomen oder Phänomenbereich erstellt werden. Baetu (2014) führt neben mechanistischen Modellen auch so genannte „strukturelle Modelle“ und mathematische Modelle an, die in der Immunologie von Bedeutung sind. Zwischen mechanistischen Modellen und strukturellen Modellen besteht eine interessante Beziehung. Beide Arten von Modell sind laut Baetu miteinander verwoben, da strukturelle Modelle als „Nahaufnahmen“ von Teilen angesehen werden können, die eine Rolle in mechanistischen Modellen spielen. Strukturelle Modelle können dann zeigen, wie ein bestimmtes Teil seine Rolle im Mechanismus durch seine spezifische physikalische Beschaffenheit ausführen kann. „For example, structural models provide more detailed explanations of how molecular parts interact with each other, or how structure enables these parts to play a certain role in the context of the mechanism“ (Baetu 2014, S. 52). Beispielsweise kann ein strukturelles Modell durch die Darstellung der Zelloberfläche einer Immunzelle zeigen, wie diese im Verlauf einer Immunantwort durch einen Erreger aktiviert wird. Die Darstellung der physikalischen Beschaffenheit zeigt, wie die Zelle ihre Rolle bei einer Immunantwort erfüllen kann.

4.1.2.3 Rechtfertigung der Rekonstruktion der humoralen Immunantwort als Mechanismus

Einen weiteren Einwand, den ich an dieser Stelle vorwegnehmen und entkräften werde, betrifft die Rekonstruktion der humoralen Immunantwort als Mechanismus, welche unter gewissen Gesichtspunkten als rechtfertigungsbedürftig erscheinen kann. Die humorale Immunantwort wird durch eine Theorie erklärt, die Bezug auf einen Selektionsprozess nimmt. Es handelt sich um einen bestimmten Typ von Theorie, eine so genannte „Selektionstheorie“ im Sinne von Darden und Cain (1989). Darden und Cain argumentieren dafür, dass wissenschaftliche Theorien in bestimmte Typen eingeteilt werden können. Bestimmte Typen von Theorien sollen bestimmte Typen von Problemen lösen und weisen dementsprechend charakteristische Gemeinsamkeiten auf. Die dominierende Theorie über die humorale Immunantwort, die Theorie der klonalen Selektion, kann wie die Theorie der natürlichen Selektion abstrakt zu den Selektionstheorien (*selection type theories*) gezählt werden. Dieser Typus von Theorien hat gewisse gemeinsame Merkmale und wird in der Regel herangezogen, um Probleme der Anpassung zu lösen (vgl. Darden und Cain 1989, S. 106).³⁸

Die Rekonstruktion von natürlicher Selektion als Mechanismus im Sinne der „neuen mechanistischen Philosophie“ (Glennan 1996 und Machamer, Darden und Craver 2000) kann als problematisch erscheinen. So stehen beispielsweise Skipper und Millstein (2005) der Idee, natürliche Selektion als Mechanismus zu rekonstruieren, eher kritisch gegenüber. Skipper und Millstein (2005, S. 335) stimmen Darden und Cain im Wesentlichen zu und sehen im abstrakten „Mechanismus der Selektion“³⁹ einen Ansatz, um sehr unterschiedliche Phänomene in der Evolutionsbiologie, der Immunologie und der Neurobiologie zu erklären. Die Probleme, die sich laut Skipper und Millstein für die Darstellung der natürlichen Selektion als Mechanismus ergeben, könnten demnach auch für andere Selektionstheorien relevant sein.

Die Formulierung einer mechanistischen Erklärung erfordert die Identifikation von Teilen, deren Aktivitäten und eine Beschreibung der Organisation dieser Teile und

³⁸ Darden und Cain (1989) führen neben der Theorie der natürlichen Selektion und der Theorie der klonalen Selektion auch Edelmans (1978) Theorie der neuronalen Selektion als Beispiel für eine Selektionstheorie an. Alle drei Theorien werden können durch sehr ähnliche Abstraktionen dargestellt werden. Die Ähnlichkeit und Vergleichbarkeit von Selektionstheorien wird auch bei Hull, Langman und Glenn (2001) deutlich, die versuchen einen allgemeinen Begriff von Selektion zu entwickeln, der neben natürlicher Selektion und klonaler Selektion auch Selektionsprozesse beim operanten Lernen einschließt.

³⁹ Skipper und Millstein sprechen von Selektion zwar als „Mechanismus“, behaupten aber, dass die Ansätze der neuen mechanistischen Philosophie diese Art von Mechanismus nicht vollständig erfassen können.

Aktivitäten. Es ist laut Skipper und Millstein im Fall von natürlicher Selektion schwierig zu bestimmen, was die Teile und Aktivitäten des Mechanismus sein sollen. Sind Organismen oder Populationen Teile im Mechanismus der natürlichen Selektion? Was sind die Aktivitäten dieser Teile, die zum Vorgang der Selektion beitragen? Von der Organisation eines Mechanismus wird weiter gefordert, dass die Teile und Aktivitäten eine bestimmte räumliche und zeitliche Ordnung aufweisen (Machamer, Darden und Craver 2000), oder dass sie eine stabile Konfiguration bilden, die ein robustes Verhalten hervorbringt (Glennan 1996). Es wird also gefordert, dass sich die Aussagen über einen bestimmten Mechanismus verallgemeinern lassen. Diese Anforderung wird vom Vorgang der natürlichen Selektion nicht erfüllt. Organismen und ihre Aktivitäten haben keine bestimmte räumliche oder zeitliche Ordnung. Weder die Ergebnisse der Selektion, noch die Konfiguration der beteiligten Elemente ist stabil. Stattdessen ist Variation eine notwendige Bedingung für natürliche Selektion (vgl. Skipper und Millstein 2005, S. 338).

Obwohl natürliche Selektion von Biologen gemeinhin mit dem Wort „Mechanismus“ bezeichnet wird, erscheint es Skipper und Millstein problematisch, natürliche Selektion als Mechanismus im Sinne der neuen mechanistischen Philosophie zu verstehen, da natürliche Selektion keine Organisation, produktive Kontinuität oder Regularität zeigt (vgl. Skipper und Millstein 2005, S. 343). Natürliche Selektion erscheint eher als Abfolge einzelner Schritte statt als geschlossenes System, über das sich allgemeine Aussagen treffen lassen.

Im Anschluss an die kritische Einschätzung von Skipper und Millstein (2005) entstand eine Debatte um die Rekonstruktion von natürlicher Selektion als Mechanismus. So verteidigt Barros (2008) in Reaktion auf Skipper und Millstein den mechanistischen Ansatz und bietet eine Interpretation von natürlicher Selektion als stochastischen Mechanismus an. Diese Verteidigung des mechanistischen Ansatzes wird wiederum durch Havsted (2011) kritisiert. Es gibt noch eine Reihe von weiteren Beiträgen zu dieser Debatte, die hier allerdings nicht in allen Einzelheiten betrachtet werden kann.

An dieser Stelle ist ein Ergebnis der Debatte für die hier angestellten Betrachtungen wichtig. Unabhängig davon, ob die Verteidigung des mechanistischen Ansatzes von Barros (2008) erfolgreich ist oder nicht, wird in der Debatte zugestanden, dass Selektion auf weniger abstrakten Ebenen durchaus als Mechanismus rekonstruiert werden kann:

Both MDC's and Glennan's definitions stipulate that mechanisms must have entities/parts and activities/interactions. Given these stipulations, mechanistic accounts might be provided at the levels of objects and specific cases of natural selection. At both of these levels, there are specifiable entities/parts and activities/interactions. But proceeding up the hierarchy of levels, the next degree of abstraction becomes far more problematic as a candidate for mechanism. (Havsted 2011, S. 521)

Selbst wenn es abstrakt nicht möglich ist natürliche Selektion als Mechanismus zu rekonstruieren, gibt es möglicherweise konkrete Fälle in denen dies möglich ist. Die Rekonstruktion von Selektionsvorgängen ist davon abhängig, ob konkrete Teile und Aktivitäten identifiziert werden können.

Im Fall der klonalen Selektion ist die Identifikation von Teilen und deren Aktivitäten durchaus möglich. Klonale Selektion ist ein Vorgang, der sich auf konkrete physikalische Objekte und deren Aktivitäten bezieht und daher zu den weniger abstrakten Fällen von Selektion gehört. Die jeweiligen Aktivitäten von Teilen können im Fall von klonaler Selektion auch mit spezifischen strukturellen Eigenschaften in Verbindung gebracht werden. Im Gegensatz zu natürlicher Selektion, wo nicht klar ist, welche Ebenen der biologischen Organisation betrachtet werden müssen, können die Ebenen, die für die klonale Selektion relevant sind, sehr genau bestimmt werden. Ein weiterer wichtiger Unterschied zwischen natürlicher Selektion und klonaler Selektion ist, dass natürliche Selektion iterativ ist, klonale Selektion dagegen nicht.

Es gibt also signifikante Unterschiede zwischen der Theorie der natürlichen Selektion und der Theorie der klonalen Selektion, die dazu führen, dass klonale Selektion ein viel weniger abstrakter Fall von Selektion darstellt, in dem Teile und Aktivitäten identifiziert werden können. Klonale Selektion kann als Mechanismus dargestellt werden, auch wenn dies für natürliche Selektion nicht ohne weiteres gilt.

Nun ließe sich zwar immer noch einwenden, dass selbst wenn Teile identifiziert werden können, diese keineswegs Teile eines hierarchisch geordneten Mechanismus darstellen, wie Machamer, Darden und Craver (2000) ihn definieren. Mechanismen und deren Teile können aus Sicht dieser Position nur durch kompositionelle und hierarchische Beziehungen charakterisiert werden. Nun wird sich zeigen, dass im Fall der klonalen Selektion auch Interaktionen zwischen Teilen beschrieben werden, die keine kompositionelle Beziehung haben (z.B. interagieren B-Zellen und Erreger).

Hier zeigt sich der Vorteil der mechanistischen Position von Bechtel und Richardson (2010 [1993]), die wesentlich offener interpretiert werden kann. Der Ansatz von Bechtel

und Richardson lässt bereits eine Viele-zu-Vielen-Beziehung zwischen Funktionen und Strukturen zu. Selbst einzelne Aktivitäten können als Funktion von über den Raum verteilten Komponenten gesehen werden, wie im Fall einer komplexen Lokalisation. Es scheint nichts dagegen zu sprechen, dass bei der Beschreibung eines Mechanismus auch Teile der gleichen Ebene interagieren oder sogar Teile, die eigentlich nicht Bestandteil eines Systems sind, als Input für den Mechanismus dienen. Der Ansatz von Bechtel und Richardson vermeidet eine zu starke ontologische Deutung des Mechanismusbegriffs und die damit verbundenen Probleme.

4.2 Die humorale Immunantwort

Nachdem zunächst ein in gewisser Hinsicht grober Überblick über die verschiedenen Funktionen und den Aufbau des Immunsystems gegeben wurde, gehe ich nun etwas detaillierter auf die humorale Immunantwort ein, die auch Hauptgegenstand der weiteren Analyse sein wird. Zunächst wird die zugrundeliegende Theorie der klonalen Selektion eingeführt, die für die nachfolgende mechanistische Beschreibung als Ausgangspunkt dient (Abschnitt 4.2.1). Dabei werde ich kurz darstellen, was die Kernannahmen dieser Theorie sind und worin sie sich von konkurrierenden Instruktionstheorien der Immunität unterscheidet. Anschließend wird die Beschreibung als mechanistische Erklärung der humoralen Immunantwort rekonstruiert. Es werden die an der humoralen Immunantwort beteiligten Komponenten, deren Aktivitäten und deren Zusammenspiel herausgearbeitet (Abschnitt 4.2.2).

4.2.1 Die Theorie der klonalen Selektion

In der Geschichte der Immunologie ist die Theorie der klonalen Selektion die bedeutendste Theorie über die Bildung einer humoralen Immunantwort, die auch heute noch dominant ist. Die humorale Immunantwort bezeichnet eine Reaktion des Immunsystems auf Erreger oder andere Stoffe mit einer durch Antikörper vermittelten Immunantwort. Der Anspruch der Theorie der klonalen Selektion ist es, zu erklären wie das (adaptive) Immunsystem den Organismus gegen eine große Vielfalt von Erregern verteidigen kann. Wie im dritten Kapitel bereits erwähnt, gibt es bei der Erklärung solcher Anpassungsprobleme häufig konkurrierende Selektions- und Instruktionstheorien. Dies lässt sich auch im Fall der

humoralen Immunantwort feststellen. Seit den 1960er Jahren konnte sich diese Theorie gegenüber verschiedenen Versionen einer Instruktionstheorie durchsetzen, welche eine konkurrierende Erklärung für die Fähigkeit des Immunsystems anboten, auf eine Vielzahl von Erregern, auch auf unbekannte oder neue, zu reagieren (vgl. Schaffner 1992).

Die Gemeinsamkeit der verschiedenen Versionen der Instruktionstheorie, die zwischen 1930 und 1960 entwickelt wurden, liegt in der gegebenen Erklärung für die große Vielfalt von spezifischen Antikörpern. Laut der Instruktionstheorie werden bei einer Immunantwort Informationen vom Antigen auf den Antikörper produzierenden Mechanismus übertragen, so dass das jeweilige Antigen zur Vorlage für einen entsprechenden Antikörper wird. Das Antigen „instruiert“ also die Produktion entsprechender Antikörper. Ein Problem für diese Theorien war aber die beobachtete Immunität nach einer Infektion bzw. die stärkere und sehr viel schnellere Antwort des Immunsystems bei einer zweiten Infektion (vgl. Silverstein 2002). Das Phänomen des Lernens konnte also durch diese Theorien nicht gut erfasst werden.

Die Theorie der klonalen Selektion geht in ihrer heutigen Fassung auf Frank Macfarlane Burnet zurück, welcher diese bereits 1957 vorschlug. Im Kern lässt sich die Theorie von Burnet in fünf grundlegenden Annahmen darstellen (vgl. Schaffner 1992, S. 192):

- 1) Antikörper werden von Zellen produziert, wobei die Struktur eines Antikörpers (*pattern*) durch einen genetischen Mechanismus im Zellkern festgelegt werden.
- 2) Zellen, die in der Lage sind einen entsprechenden Antikörper zu produzieren, werden durch Antigene stimuliert, die somit die Vermehrung der entsprechenden Zelle und die Antikörperfreisetzung anregen.
- 3) Eine Zelle produziert nur einen Typ von Antikörper (außer unter sehr abnormalen Bedingungen).
- 4) Alle Nachkommen einer antikörperproduzierenden Zelle produzieren den gleichen Typ Antikörper.
- 5) Es gibt einen genetischen Mechanismus, welcher aus einer großen, aber nicht unendlichen Bandbreite, zufällig die Antikörper-Struktur einer heranreifenden Zelle bestimmt, so dass im Körper zumindest einige Zellen vorhanden sind, die auf einen bestimmten Eindringling reagieren können.

Die Theorie der klonalen Selektion wurde nach 1960 die dominante, allgemeine Theorie der humoralen Immunantwort. Wichtigster Unterschied zu den vorherigen Instruktionstheorien ist, dass davon ausgegangen wird, dass alle Informationen, die zur Bildung von Antikörpern genutzt werden, bereits im Immunsystem vorhanden sind. Theorien, die sich mit kleinteiligeren Fragen in Bezug auf den Mechanismus der humoralen Immunantwort befassen, die sich z.B. mit zellulären und molekularen Komponenten befassen, wurden dann auf ihre Konsistenz mit dieser zentralen Theorie geprüft (vgl. Schaffner 1992, S. 192). Zwar gibt es auch weiterhin Herausforderungen für die Theorie der klonalen Selektion, doch zeigt laut Silverstein die Geschichte der Theorie, dass sie bisher sehr erfolgreich war. So konnten Fragen nach detaillierten Mechanismen, die sich aus der ursprünglichen Theorie ergaben zum Teil beantwortet werden (vgl. Silverstein 2002).⁴⁰

Im Folgenden wird also die Theorie der klonalen Selektion als dominante Theorie zur Erklärung der humoralen Immunantwort angenommen.⁴¹ Diese Theorie gilt es nun als Mechanismus zu rekonstruieren und herauszuarbeiten, inwiefern es sich um eine mechanistische Erklärung für die Plastizität des Immunsystems handelt.

4.2.2 Rekonstruktion der mechanistischen Erklärung

Wie funktioniert die humorale Immunantwort nun im Detail? Wie lässt sich der Mechanismus rekonstruieren, der diese Fähigkeit des Immunsystems erklärt? Welche Teile tragen mit ihren Aktivitäten zur humoralen Immunantwort bei? Der Mechanismus der humoralen Immunantwort kann in zwei übergeordnete Teil-Mechanismen gegliedert werden. In einem ersten Schritt wird bei der Bildung der B-Zellen im Knochenmark Variation erzeugt. In einem zweiten Schritt werden aus der vorhandenen Variation bestimmte B-Zellen durch Interaktion mit dem entsprechenden Erreger selektiert. Dabei ist

⁴⁰ Zu den Herausforderungen gehören Fragen bezüglich der immunologischen Toleranz und der Fähigkeit von Immunzellen zwischen körpereigenen und körperfremden Zellen und Stoffen zu unterscheiden. Herausforderer der Theorie der klonalen Selektion verweisen auf die Unfähigkeit dieser Theorie eine Erklärung für diese Phänomene zu liefern. Silverstein (2002) hält dagegen, dass die Hauptaussagen der Theorie dadurch nicht widerlegt werden.

⁴¹ Die Theorie der klonalen Selektion ist allerdings nicht die einzige aktuell diskutierte Theorie und bezieht sich nur auf Immunantworten des adaptiven Immunsystems, also auf Immunantworten, die durch T- und B-Zellen mit ihren spezifischen Rezeptoren vermittelt werden. Neuere, zum Teil noch sehr spekulative Ansätze versuchen eine umfassende Theorie der immunologischen Reaktion zu liefern. Ein solcher Versuch ist die „Diskontinuitätstheorie der Immunität“ (*discontinuity theory of immunity*) von Pradeu, Jaeger und Vivier (2013). Dieser Ansatz ist aber noch spekulativer und keineswegs so allgemein akzeptiert wie die Theorie der klonalen Selektion.

zu beachten, dass die Bildung der B-Zellen im Knochenmark zeitlich vor den Selektionsprozess liegt, welcher zur B-Zellen Aktivierung und anschließenden Antikörperproduktion führt.

Um den Ablauf der humoralen Immunantwort mechanistisch zu erklären, müssen mehrere Ebenen betrachtet werden. Auf der Ebene von Zellen gibt es ein Zusammenspiel von mehreren Komponenten, die mit ihrer Operation jeweils einen bestimmten Beitrag leisten. Einige davon wurden bereits kurz vorgestellt. Aber auch auf der molekularen Ebene finden sich Komponenten, die für eine Erklärung der humoralen Immunantwort in Betracht gezogen werden müssen. Insbesondere bei der Wirkungsweise von Antikörpern und auch bei der Zerstörung von Erregern ist die molekulare Ebene relevant. Schließlich muss eine dritte Ebene bei der Produktion von Variation betrachtet werden: Teile von Antikörpern.

Wenn die Rede von Ebenen der Organisation ist, dann wird wie bisher ein lokaler Begriff von Ebenen verwendet, der sich aus der Dekomposition der am Prozess der humoralen Immunantwort beteiligten Komponenten ergibt. Zum besseren Verständnis wird aber weithin auf die typischen Ebenen der biologischen Organisation verwiesen, sofern dies möglich ist. Dabei ist das, was hier als Zellebene bezeichnet wurde, die erste Ebene der Organisation, die für den Mechanismus der humoralen Immunantwort betrachtet wird. Antikörper können eine Ebene unter den beteiligten T- und B-Zellen verortet werden, da sie als Teile der B-Zellen auftreten, sie finden sich auf deren Oberfläche und werden von diesen produziert. Weiterhin können Antikörper in strukturelle und funktionale Komponenten aufgeteilt werden, welche dann eine dritte Organisationsebene bilden. Zur Erklärung der Leistungen von Antikörpern und der Bereitstellung von Antikörpervielfalt bei der Produktion von B-Zellen muss auch diese dritte Ebene der Antikörperteile in Betracht gezogen werden.

Wie oben schon dargestellt wurde, spielen die B-Zellen eine zentrale Rolle bei humoralen Immunantworten, da sie im Sinne der Theorie der klonalen Selektion als antikörperproduzierende Zellen identifiziert werden können. B-Zellen werden im Knochenmark produziert und sind anschließend überall im Organismus anzutreffen. Ohne vorherigen Kontakt zu einem passenden Antigen, werden B-Zellen als „naiv“ bezeichnet und bleiben inaktiv. Die naiven B-Zellen finden sich im Blutkreislauf und im Gewebe, aber in besonders großer Anzahl im Lymphsystem des Organismus.

Laut der Theorie der klonalen Selektion wird die humorale Immunantwort durch das Antigen selbst ausgelöst. Allerdings nicht im Sinne der oben erwähnten Instruktionstheorie,

die besagt, dass das Antigen Informationen in den antikörperproduzierenden Mechanismus überträgt. Stattdessen ist jede B-Zelle mit individuell spezifischen Rezeptoren auf ihrer Außenhülle ausgestattet. Es ist zwar nicht ausgeschlossen, dass B-Zellen mit der gleichen Spezifität auftreten, aber die Vielfalt von Rezeptoren ist riesig.⁴²

Durch den Kontakt mit einem passenden Antigen (und unterstützt durch T-Zellen) werden die B-Zellen aktiviert. Nach ihrer Aktivierung produziert eine B-Zelle zunächst eine große Anzahl an Nachkommen mit der gleichen genetischen Ausstattung. Da diese Zellen genetisch identisch sind, spricht man auch von Klonen. Die Klone einer B-Zelle differenzieren sich aus zu Plasmazellen, die dann Antikörper produzieren und diese im Gewebe freisetzen. Einige der B-Zellen werden auch zu so genannten „Gedächtniszellen“, die selbst nach Abklingen einer Infektion im Körper verbleiben und so zum immunologischen Gedächtnis beitragen.

Der spezifische Rezeptor jeder individuellen B-Zelle wird durch den gleichen DNS-Abschnitt festgelegt, der auch die Bindungsstelle eines Antikörpers bestimmt. Die Rezeptoren auf der Außenhülle einer B-Zelle stimmen daher mit der Bindungsstelle der jeweils produzierten Antikörper überein. Die Rezeptoren von B-Zellen werden daher auch als auf der Zelloberfläche gebundene Antikörper bezeichnet. Mit ihrer charakteristischen Bindungsstelle verbinden sich Antikörper mit den Erregern und markieren diese für die Zellen des angeborenen Immunsystems oder führen deren Zerstörung durch das Komplementsystem herbei. Durch die Markierung mit einem Antikörper werden Erreger z.B. schneller und besser durch Makrophagen erkannt, welche diese dann aufnehmen und zersetzen.

Die Ausstattung von verschiedenen B-Zellen mit jeweils spezifischen Rezeptoren und Antikörpern hängt mit der speziellen Weise zusammen, in der sich B-Zellen im Knochenmark entwickeln. Wenn B-Zellen aus Stammzellen hervorgehen, werden bestimmte Abschnitte der DNS zufällig neu angeordnet, um einen individuellen Rezeptor zu erzeugen. Die Rekombination von DNS-Abschnitten, die mit bestimmten strukturellen Teilen von Rezeptoren und Antikörpern korrelieren, ist ein zentraler Bestandteil der mechanistischen Erklärung für die Plastizität der humoralen Immunantwort. Da die genetische Ausstattung und damit auch die Spezifität der Rezeptoren einer B-Zelle nach der Reifung im Knochenmark festgelegt sind, produzieren B-Zellen und deren Klone alle

⁴² Laut Edelman und Gally (2001) zeigt das Immunsystem im Hinblick auf die Rezeptoren der B-Zellen auch einen hohen Grad an Degeneration (*degeneracy*). Rezeptoren mit unterschiedlichen Strukturen können funktional gleichwertig sein, wenn sie die gleichen Typen von Erreger erkennen. Selbst wenn dies zutrifft, kann die jeweilige Spezifität von B-Zellen-Rezeptoren trotzdem sehr hoch sein.

Antikörper mit der gleichen Spezifität. Die Spezifität des produzierten Antikörpers wird also beim Heranreifen der B-Zelle festgelegt und ist dann durch die genetische Ausstattung der Zelle fixiert.⁴³

Auf der Ebene der Zellen finden sich allerdings noch andere Zelltypen, die eine wichtige Rolle in der humoralen Immunantwort spielen. Dazu gehören die T-Zellen und auch Zellen des angeborenen Immunsystems. T-Zellen werden parallel zu den B-Zellen aktiviert und haben während einer Immunantwort mehrere Funktionen, wie oben schon kurz beschrieben wurde. Die Aktivierung von T-Zellen erfolgt nicht direkt durch ein Antigen, sondern in der Regel durch Zellen des angeborenen Immunsystems, die Proteinstücke von gerade verdauten Erregern auf ihrer Hülle präsentieren. Dies können Makrophagen oder dendritische Zellen sein, die in das Lymphgewebe gewandert sind. Hier zeigt sich das intensive Zusammenspiel von angeborenem und adaptivem Immunsystem.

Im Rahmen der humoralen Immunantwort spielen die T-Zellen eine wichtige Rolle: Sie helfen bei der Aktivierung der B-Zellen durch die Ausschüttung von Cytokinen. Erst der Kontakt mit dem entsprechenden Antigen und die Cytokin-Ausschüttung von T-Zellen führen zu einer erfolgreichen Aktivierung der B-Zelle.

Abbildung 2 fasst den bisher beschriebenen Vorgang auf den zellulären und molekularen Ebenen zusammen. Die Darstellung des Mechanismus zeigt die beteiligten T- und B-Zellen mit ihren spezifischen Rezeptoren, das die Reaktion auslösende Antigen, sowie die produzierten Antikörper. Dabei wird die Interaktion der Elemente durch ihre räumliche Anordnung verdeutlicht, während die Pfeile auf eine zeitliche Abfolge hinweisen.

⁴³ Die Annahme, ob B-Zellen nur einen oder mehrere spezifische Antikörper produzieren können, wird in der immunologischen Forschung noch diskutiert (z.B. Cohn et al. 2007). Wichtig für den Punkt hier ist, dass die Spezifität der Antikörper, die von einer bestimmten B-Zelle produziert werden können, stark eingeschränkt ist. Diese Annahme scheint relativ unumstritten zu sein, selbst wenn die Spezifität einer B-Zelle mehr als ein Antigen umfasst.

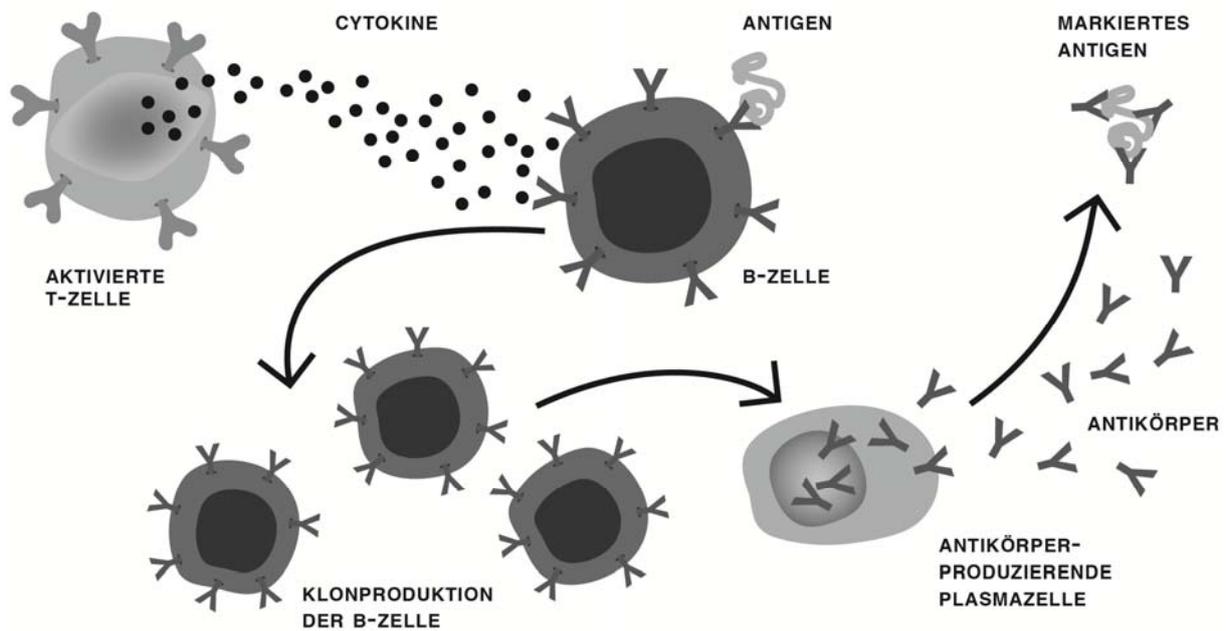


Abbildung 2: Ablauf einer humoralen Immunantwort. Es wird die B-Zellen Aktivierung durch Kontakt mit einem passenden Antigen und der Cytokin-Ausschüttung einer bereits aktivierten T-Zelle gezeigt, sowie die anschließende Klonbildung und Ausdifferenzierung zu antikörperproduzierenden Plasmazellen. Die produzierten Antikörper können aufgrund ihrer Spezifität die eingedrungenen Erreger markieren und für deren Zerstörung sorgen.

Bis hierhin wurde hauptsächlich die Selektion und Aktivierung von B-Zellen erläutert. Ein weiterer wichtiger Punkt ist die Erzeugung von Variation in den B-Zellen-Rezeptoren bei der Reifung der Zellen im Knochenmark. Dieser Vorgang ist zeitlich der Selektion und Aktivierung von B-Zellen vorgeordnet.

Es wurde schon erwähnt, dass Antikörper in ihrer Spezifität den Rezeptoren der jeweiligen produzierenden B-Zelle entsprechen. Die Fähigkeit eines Rezeptors oder eines Antikörpers, sich mit einem bestimmten Antigen zu verbinden, beruht auf der physikalischen Struktur des Rezeptors oder Antikörpers. D.h., die physikalischen Eigenschaften des Antikörpers entscheiden, ob eine Bindung möglich ist oder nicht. Für die weitere Erläuterung des Mechanismus, der Variation hervorbringt, ist es wichtig, noch einmal genau den Aufbau eines Antikörpers zu betrachten. Damit wechseln wir auf eine dritte Ebene und betrachten die Teile eines Antikörpers.

Durch biochemische Analysen kann man zeigen, dass Antikörpermoleküle aus verschiedenen Abschnitten bestehen (vgl. Janeway und Murphy 2009, S. 22). So bestehen alle Antikörper aus einer konstanten Region und aus einer variablen Region (siehe Abbildung 3).

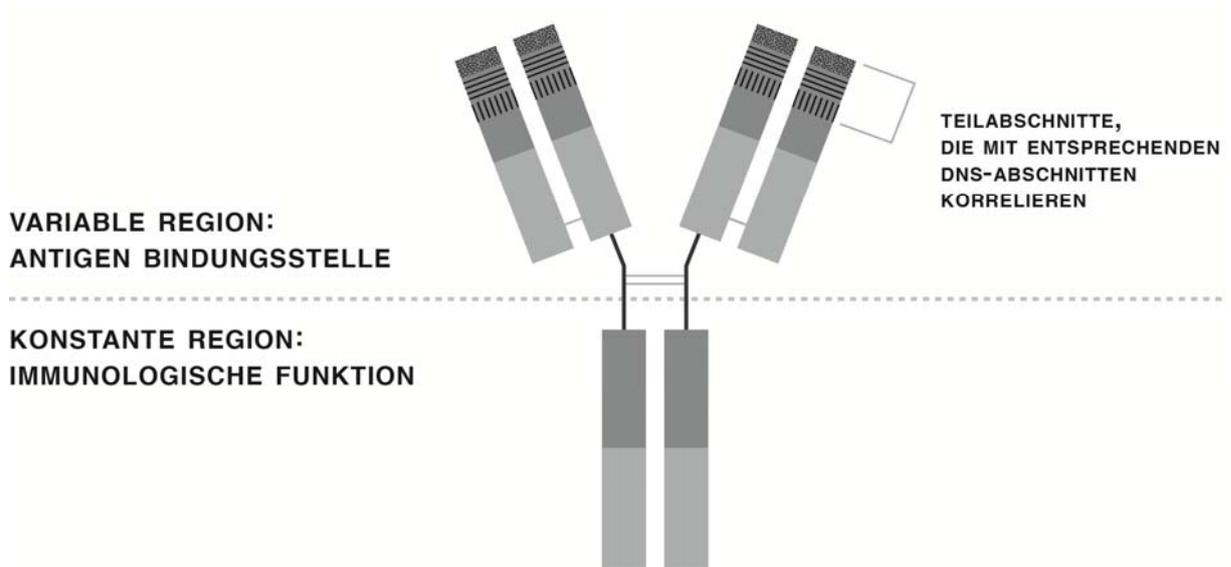


Abbildung 3: Die Struktur eines Antikörpers (nach Schütt und Bröker 2011, S. 7). Es lassen sich unterschiedliche Abschnitte identifizieren, deren (physikalische) Struktur sowohl die Spezifität, als auch die immunologische Funktion des Antikörpers bestimmen. Der obere Teil ist die variable Region und zugleich die Antigenbindungsstelle. Variation in diesem Abschnitt eines Antikörpers entsteht durch die Rekombination von DNS-Segmenten und deren korrelierenden Aminosäuresequenzen. Die konstante Region kommt nur in fünf (bisher bekannten) Varianten vor, welche die Klassifizierung von Antikörpern ermöglichen und die weitere Reaktion nach einer Bindung bestimmen.

Die konstante Region eines Antikörpers kann nur eine von fünf biochemisch unterscheidbaren Formen annehmen. Die Form oder Struktur der konstanten Region des jeweiligen Antikörpers bestimmt, welche weitere Reaktion nach der Bindung an einen Erreger ausgelöst wird. Anhand der unterschiedlichen Formen, welche die konstante Region aufweisen kann, werden fünf Klassen von Antikörpern unterschieden (vgl. Schütt und Bröker 2011, S. 10). Verschiedene Typen von Antikörper erfüllen verschiedene immunologische Funktionen, in dem Sinne, dass sie einen jeweils unterschiedlichen Beitrag zur Immunantwort leisten. Eine Klasse von Antikörpern dient der Auslösung des Komplementsystems und somit der Vernichtung von Erregern. Eine andere Antikörperklasse dient der Neutralisation von Giftstoffen, indem die Bindung des Giftstoffes an seine Zielstruktur verhindert wird. Bei anderen Antikörperklassen ist die immunologische Funktion noch unbekannt (vgl. Schütt und Bröker, S. 11).

Die variable Region eines Antikörpers bildet seine Bindungsstelle. Die Struktur der Bindungsstelle bestimmt, mit welchen Antigenen sich der jeweilige Antikörper verbinden kann. Alle Klassen von Antikörpern zeigen eine Vielfalt an Variation in Bezug auf die

Bindungsstelle. Diese besteht aus mehreren Teilabschnitten, die mit entsprechenden DNS-Abschnitten korrelieren. Die Rekombination der DNS-Abschnitte und damit der entsprechenden Teilabschnitte der variablen Region sorgt für die Vielfalt an spezifischen Antigenrezeptoren.

Die physikalische Struktur des Antikörpers bestimmt wortwörtlich auf der einen Seite seine immunologische Funktion, während die Struktur der anderen Seite die (funktionale) Spezifität des Antikörpers bestimmt. So kann der Antikörper während der humoralen Immunantwort wie ein Adapter wirken: Er verbindet eine immunologische Wirkung mit einer hochgradig selektiven Antigenerkennung.

Die Rekombination von DNS-Abschnitten während der Bildung von B-Zellen leistet vermutlich den größten Beitrag zur Antigenrezeptor-Vielfalt. Man spricht auch von „somatischer Rekombination“. Bei diesem Vorgang werden drei Typen von Gensegmenten, die in unterschiedlichen Varianten vorliegen, zu einem vollständigen Gen für die variable Region durch zufällige Umlagerung zusammengesetzt. Dabei wird während der Rekombination die Vielfalt von möglichen Rezeptoren noch erhöht durch das Hinzufügen und Entfernen von Nukleotiden an den Verknüpfungsstellen (vgl. Janeway und Murphy 2009, S. 194). Allerdings gibt es weitere Mechanismen zur Erzeugung von Variation, die diese Vielfalt noch erhöhen. Neben der somatischen Rekombination, die relativ gut erforscht ist, gibt es zusätzlich Mechanismen, die somatischen Mutationen in den DNS-Abschnitten der variablen Region induzieren. In Bezug auf diese Mechanismen gibt es noch einige offene Fragen. Allerdings wird das Potential möglicher Variationen so noch einmal stark erweitert.⁴⁴

Es wurde nun dargestellt, wie der Mechanismus der humoralen Immunantwort sich über mehrere Ebenen der biologischen Organisation hinweg und über mehrere Schritte in der Zeit verteilt rekonstruieren lässt. Durch die Bildung der B-Zellen im Knochenmark wird eine große Menge an Variation bereitgestellt, bevor die Selektion einer B-Zelle über den Kontakt mit einem passenden Antigen erfolgt.

Die unterschiedliche Spezifität der B-Zellen ergibt sich aus der strukturellen Beschaffenheit der Rezeptoren, die jeweils nur auf sehr spezifische Antigene reagieren. Der Kontakt führt, wie beschrieben, zur Aktivierung und Vermehrung der betreffenden

⁴⁴ In der Literatur wird auch diskutiert, ob durch wiederholte Durchgänge von B-Zellen-Selektion und daran anschließender somatischer Mutation bei der Produktion von Klonen weitere Vielfalt und schließlich noch größere Spezifität von Antikörpern geschaffen werden kann (vgl. Neuberger 2008). Aus Platzgründen werde ich hier nicht weiter auf die somatische Mutation eingehen.

Zelle und schließlich zur Produktion der spezifischen Antikörper. Damit stellt die humorale Immunantwort eine für die jeweilige Situation angemessene Antwort bereit.

4.3 Analyse der mechanistischen Beschreibung

Bisher wurden einzelne Komponenten des Immunsystems, deren Funktionen, sowie deren Zusammenspiel beschrieben. Nun gilt es noch einmal, etwas kritischer auf die Anwendung der im zweiten und dritten Kapitel analysierten Begriffe Modularität und Plastizität zu schauen. Zunächst wird noch einmal betrachtet inwiefern dem Immunsystem Plastizität als Fähigkeit (*ability*) zugeschrieben werden kann (Abschnitt 4.3.1). Daran anschließend werde ich die mögliche Anwendung des Begriffs der Modularität betrachten. In welchem Sinn können funktionale und strukturelle Module im Fall des Immunsystems bzw. der humoralen Immunantwort identifiziert werden? (Abschnitt 4.3.2) Es gilt schließlich noch die Beziehung zwischen Modularität und Plastizität im Fall der humoralen Immunantwort zu bestimmen (Abschnitt 4.3.4).

4.3.1 Die Plastizität der humoralen Immunantwort

An dieser Stelle wird zunächst festgehalten, in welcher Weise der Begriff der Plastizität auf die humorale Immunantwort angewendet werden kann.⁴⁵ Bei der Beschreibung der Komponenten und deren Beiträgen zu einer humoralen Immunantwort wurden schon einige Aspekte der Plastizität des Immunsystems angesprochen, die hier noch einmal herausgestellt werden sollen. Die humorale Immunantwort lässt sich unter drei Aspekten als plastisch beschreiben:

- 1) Produktion von adaptiven Antworten auf eine große Bandbreite von unterschiedlichen Erregern.
- 2) Für den Organismus vollkommen neue Erreger können bekämpft werden.
- 3) Das Immunsystem kann im Rahmen einer humoralen Immunantwort lernen:
Einmal bekämpfte Erreger werden wiedererkannt und schneller bekämpft.

⁴⁵ An dieser Stelle wird die Untersuchung auf die humorale Immunantwort eingeschränkt. Der Begriff der Plastizität wird in der Literatur auch genutzt, um Eigenschaften von spezifischen Immunzellen zu beschreiben. Galli, Borregaard und Wynn (2011) untersuchen beispielsweise die phänotypische und funktionale Plastizität von Mastzellen und anderen Zellen des angeborenen Immunsystems.

In Bezug auf den ersten Aspekt lässt sich feststellen, dass die humorale Immunantwort den Organismus gegen eine große Vielzahl von unterschiedlichen Erregern verteidigen kann, dazu gehören Viren, Bakterien, Pilze und Parasiten. Jedes Bakterium und jeder Virus besitzen eine spezifische Oberflächenstruktur von Proteinen. Alle diese speziellen Oberflächenstrukturen stellen für das Immunsystem ein (oder mehrere) mögliche Antigene dar, die eine Immunantwort auslösen können. Dabei ist auch zu beachten, dass jede einzelne (Sub-)Spezies von Bakterien oder Pilz einen eigenständigen Typ von Antigen darstellt. Kleine Unterschiede in der molekularen Oberflächenstruktur können einen großen Unterschied für die Erkennung durch das adaptive Immunsystem ausmachen.

Beeindruckend ist aber nicht nur die pure Vielfalt der Arten von Erregern und Antigenen, auf die das erworbene Immunsystem reagieren kann. Das Immunsystem ist mit der humoralen Immunreaktion auch in der Lage eine adaptive Antwort auf Antigene zu geben, mit denen es noch nie zuvor, weder in der ontogenetischen noch der phylogenetischen Geschichte des Organismus, in Kontakt gekommen ist. Die Herausforderung durch neuartige Erreger ist der zweite Aspekt unter dem die Plastizität des Immunsystems zu betrachten ist. Wurde einmal eine adaptive Antwort gegen ein bestimmtes Antigen gefunden, so kann diese Antwort bei einem zweiten Befall durch dieses Antigen viel schneller hervorgebracht werden, da bestimmte B-Zellen als Gedächtniszellen im Körper verbleiben. Das adaptive Immunsystem ist also in gewisser Hinsicht fähig zu lernen und das vorhandene Repertoire an Antworten zu verändern und zu erweitern.

Das Immunsystem zeigt eine aktive Fähigkeit zur individuellen Anpassung an das Vorkommen bestimmter Erreger in der Umwelt des jeweiligen Organismus. Die phänotypische Variation besteht in der Auswahl und Vermehrung spezifischer B-Zellen, die dann Antikörper freisetzen. Die so produzierten Antikörper passen auf vorhandene Erreger. Damit liegt eine Form von genuiner Plastizität vor.⁴⁶ Darüber hinaus handelt es sich um Plastizität zweiter Ordnung, da einmal gefundene Antworten auf einen bestimmten Erreger dem immunologischen Gedächtnis hinzugefügt werden und somit ins vorhandene Repertoire aufgenommen werden. Alle drei Aspekte der Plastizität, die hier im Rahmen der

⁴⁶ Wie im dritten Kapitel schon angesprochen wurde, erzeugt die Plastizität der humoralen Immunantwort in gewisser Weise gleichzeitig die funktionale Robustheit des Immunsystems. Die Funktion der humoralen Immunantwort ist das Markieren und Ausschalten von Erregern. Diese Funktion kann unter vielen Umwelten aufrechterhalten werden, die Variation in Bezug auf die vorhandenen Erreger zeigen.

humoralen Immunantwort angesprochen wurden, werden durch die skizzierte mechanistische Beschreibung erklärt.

4.3.2 Modularität im Immunsystem

Bevor die Rolle von Modulen in der humoralen Immunantwort genauer untersucht wird, soll kurz das Immunsystem als Ganzes betrachtet werden. Ist das Immunsystem ein Modul? Kann das Immunsystem sinnvoll als strukturelle oder funktionale Untereinheit eines Organismus charakterisiert werden? Die Beantwortung dieser Frage ist zwar nicht direkt relevant für die eigentliche Problemstellung dieses Kapitels, die Frage nach dem Verhältnis von Modularität und Plastizität im Immunsystem, aber sie wird noch einmal die Bedeutung der begrifflichen Unterscheidung von struktureller und funktionaler Modularität hervorheben.

Betrachtet man diese Frage aus der Perspektive des strukturellen Modularitätsbegriffs, so scheint es wenig Sinn zu machen, das Immunsystem als eigenständiges Modul zu sehen. Das Immunsystem zeigt keine physikalischen Grenzen, wie Zellen oder Organe. Die physikalische Lokalisation des Immunsystems ist nicht einfach (anders als beispielsweise im Fall des Verdauungssystems). Statt eines zentralen „Immunorgans“ finden sich die Komponenten, die einen Beitrag zur Funktion des Immunsystems leisten, in allen Teilen des Organismus, im gesamten Blutkreislauf, sowie in jeder Art von Gewebe. Zwar gibt es Gewebeschichten, die eine verhältnismäßig große Anzahl von Zellen des Immunsystems beherbergen, aber dennoch ist das Immunsystem ein klarer Fall von komplexer Lokalisation. Das Immunsystem kann aber unter der Perspektive des funktionalen Modularitätsbegriffs sehr wohl als Modul verstanden werden. Im Hinblick auf seine Funktion kann das Immunsystem als Einheit charakterisiert werden, deren Komponenten interagieren und zusammenwirken. Die Bedeutung der Unterscheidung der beiden Modularitätsbegriffe wird hier besonders deutlich.

Eine Ebene tiefer können Organe und Zellen identifiziert werden, die einen bestimmten Beitrag zur Arbeit des Immunsystems leisten. Die verschiedenen Zellarten des angeborenen und erworbenen Immunsystems stellen mit ihren spezifischen Beiträgen zu einer Immunantwort funktionale Einheiten dar. Die Einteilung nach Typen von Immunzellen wird wiederum häufig über strukturelle Merkmale geleistet. Die physikalische Beschaffenheit der Zelle (Oberfläche, Zellkern, etc.) dient also als Kriterium zur Identifikation ihrer Funktion. Unterschiede in den physikalischen Merkmalen von

Zellen werden mit sehr spezifischen Funktionen in Verbindung gebracht, d.h., eine Lokalisation von Funktionen in bestimmten physikalisch zu unterscheidenden Zelltypen ist im Immunsystem möglich.

Auch für den Fall der humoralen Immunantwort konnten spezifische Funktionen in bestimmten strukturellen Komponenten lokalisiert werden. Die B-Zellen und T-Zellen übernehmen während einer humoralen Immunantwort jeweils spezifische Funktionen. Dabei sind alle an einer konkreten Immunantwort beteiligten T- und B- Zellen in der Regel Klone von einer einzigen (oder wenigen) Vorläuferzelle, welche zuvor aktiviert wurde. Die T-Zellen-Klone haben dabei eine aktivierende und regulierende Funktion in Bezug auf die B-Zellen, während die Klone einer aktivierten B-Zelle die Produktion von Antikörpern und die Bildung von Gedächtniszellen übernehmen.

Die Bereitstellung von Variation ist eine Voraussetzung für die anschließende Selektion von passenden B-Zellen durch Antigenkontakt. Die Selektion von T- und B-Zellen mit der jeweils passenden immunologischen Spezifität ist allerdings funktional eigenständig. Wie im Fall von natürlicher Selektion ist die Produktion von Variation im Immunsystem nicht zielgerichtet. Vielmehr ist die Produktion von Variation in gewisser Weise zufällig oder ungerichtet. Die Rekombination von Protein-Bausteinen ist allerdings nicht vollkommen zufällig oder unverursacht, sondern erfolgt in einem stark begrenzten und genetisch kontrollierten Rahmen. Schließlich sollen am Ende immer noch funktionsfähige Rezeptoren und Antikörper produziert werden. Dennoch ist die Bildung einer bestimmten Kombination von Bausteinen nicht funktional mit dem Auftreten eines bestimmten Erregers verbunden. Aus (neo-) darwinistischer Sicht werden Variation und Selektion im Fall von natürlicher Selektion auch als „entkoppelt“ (*decoupled*) beschrieben. D.h., es wird angenommen, dass es keine Korrelation gibt zwischen den Faktoren, welche neue Varianten hervorbringen, und solchen Faktoren, die bei der Selektion von Varianten eine Rolle spielen (vgl. Kronfeldner 2011, S. 22).

Im Fall des Immunsystems lässt sich diese Entkopplung von Variation und Selektion auch mechanistisch Beschreiben. Die auf der Theorie der klonalen Selektion basierende mechanistische Erklärung für die Plastizität der humoralen Immunantwort basiert im Wesentlichen auf zwei Teil-Mechanismen: Erzeugung von Variation (durch Rekombination von strukturellen Komponenten) und Selektion von passenden B-Zellen. Die Mechanismen der Variation und der Selektionsmechanismus lassen sich selbst als funktionale Module der humoralen Immunantwort verstehen. Es sind funktionale Teile

eines größeren Mechanismus, die jeweils spezifische Beiträge zur Plastizität des Immunsystems liefern und zusammen diese Plastizität erklären.

Ein strukturelles Modell im Sinne von Baetu (2014), eine Nahaufnahme der physikalischen Beschaffenheit, kann erklären, warum eine T-Zelle oder eine B-Zelle auf einen bestimmten Erreger reagiert. Bei den B-Zellen ist es eine physikalisch-geometrische Passung zwischen Rezeptor und der Erregeroberfläche, die zu einer Aktivierung führt. Dabei erklären die physikalischen Eigenschaften des B-Zellen-Rezeptors dessen Bindungseigenschaften und damit die funktionale Spezifität der B-Zelle. Da die anschließend jeweils produzierten Antikörper in ihrer Bindungsstelle mit den Bindungseigenschaften des B-Zellen-Rezeptors übereinstimmen, weisen diese die gleiche Spezifität wie die B-Zelle selbst auf.

An dieser Stelle kann die Rolle von strukturellen Modulen bei der Erzeugung von Variation hervorgehoben werden. Wie schon beschrieben wurde, bestehen Antikörper aus funktional und strukturell unterscheidbaren Teilen. Funktional lassen sich bei einem Antikörper die Bindungsstelle oder variable Region, welche die immunologische Spezifität des jeweiligen Antikörpers festlegt, und die konstante Region, welche die immunologische Funktion des Antikörpers bestimmt, unterscheiden. Die Bindungsstelle oder variable Region besteht wiederum aus mehreren strukturellen Komponenten, aus Protein-Bausteinen, die mit bestimmten DNS-Einheiten korrelieren. Bei der Reifung von B-Zellen im Knochenmark werden die korrelierenden DNS-Segmente durch Rekombination neu angeordnet. „Each immunological receptor is composed from a basic set of protein building blocks that are knitted together in an essentially, though not entirely, random way” (Sarnecki 2007, S. 532). So kann mit Hilfe weniger Gene eine große kombinatorische Vielfalt erreicht werden, die zusammen mit Mechanismen der somatischen Mutation eine riesige Menge an Variation von B-Zellen-Rezeptoren für die anschließende Selektion bereitstellt. Da die meisten der produzierten Varianten niemals eine aktive Rolle bei einer Immunantwort spielen werden, kann man sagen, dass im Immunsystem eine Überproduktion von phänotypischen Varianten stattfindet. Es muss festgehalten werden, dass die strukturelle Modularität der B-Zellen-Rezeptoren und Antikörper wesentlich zur Bereitstellung der für den Selektionsvorgang benötigten Variation beiträgt.

In gewisser Weise setzt jede mechanistische Erklärung ein Minimum von Modularität voraus (siehe Kapitel 2). Es muss angenommen werden, dass ein System aus funktionalen und strukturellen Untereinheiten besteht, die in ihrem Zusammenspiel das zu

erklärende Verhalten hervorbringen, um die heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation anzuwenden. Kann eine mechanistische Erklärung für das Verhalten eines Systems gegeben werden, so ist das System in einem trivialen Sinne auch als (in einem gewissen Grad) modular anzusehen.

Doch im Fall der humoralen Immunantwort spielt Modularität bei der Erklärung von Plastizität auch eine interessante Rolle. Die strukturelle Modularität der Rezeptoren und Antikörper ist nicht nur eine Hintergrundannahme, sondern Teil der mechanistischen Beschreibung. Die Organisation des Antikörpers in strukturelle Einheiten ist ein wesentliches Element, um dessen Funktionsweise zu verstehen. Außerdem basiert der Mechanismus, welcher die Variation der Rezeptoren der T- und B-Zellen erzeugt, wesentlich auf der Kombination von strukturellen Modulen. Ohne die explizite Beschreibung von Antikörpern und deren spezifischen Struktur, ließe sich nicht nachvollziehen, wie der Mechanismus der humoralen Immunantwort Variation bereitstellt. Die Rekombination der strukturellen Module erzeugt Vielfalt, aber auch Neues. Bei der Bereitstellung der Variation kann also eine interessante Rolle von strukturellen Modulen festgestellt werden.⁴⁷

Die Überproduktion von phänotypischer Variation und die anschließende Selektion passender oder belohnter Varianten spielen auch in anderen Anpassungsmechanismen eine Rolle. In der biologischen Literatur wird diese Idee unter der Bezeichnung der „somatischen Selektion“ (*somatic selection*) diskutiert. Gemeinsam ist allen Fällen von somatischer Selektion, dass eine Vielzahl von (im oben erläuterten Sinn) zufälligen phänotypischen Varianten produziert werden, von denen einige selektiv erhalten oder verstärkt werden, während die meisten Varianten wieder verschwinden. Solche Anpassungsmechanismen der somatischen Selektion führen zu einer funktionalen Passung von Systemen und deren Umwelt, die keine zentrale Koordination der beteiligten Elemente benötigt (vgl. West-Eberhard 2003, S. 37). Weitere Beispiele für Vorgänge der somatischen Selektion sind laut West-Eberhard das „Trial-and-Error-Lernen“ (oder auch „operantes Lernen“ genannt) und das Wachstum von Neuronen im zentralen Nervensystem (vgl. West-Eberhard 2003, S. 39 und 41). Beide Fälle werden im nächsten Kapitel noch thematisiert.

⁴⁷ Strukturelle Modularität spielt auch eine Rolle bei der Erklärung der Plastizität einiger Erreger. Erreger stehen auch einem Anpassungsproblem gegenüber. Sie müssen dem Immunsystem des jeweiligen Wirtes widerstehen. Eine modulare Oberflächenstruktur bei einigen Viren ermöglicht die Rekombination von Proteinbausteinen und Mutationen in bestimmten Bereichen und erschwert damit eine Erkennung durch das Immunsystem (vgl. Lorentz, Jeng und Deem 2011, S. 148).

4.4 Zusammenfassung: Variation und Selektion als Grundlagen für Plastizität

In diesem Kapitel wurde das Immunsystem einer detaillierten Betrachtung unterzogen. Dabei wurde gezeigt, wie die Begriffe Modularität und Plastizität auf die humorale Immunantwort angewendet werden können. Anhand des Falls der humoralen Immunantwort wurde auch untersucht, inwiefern im Rahmen einer mechanistischen Erklärung die Beziehung dieser Begriffe interpretiert werden kann.

Die Plastizität der humoralen Immunantwort besteht in der Fähigkeit des Systems auf viele unterschiedliche Erreger mit einer Reaktion zu antworten und auch neuartige Erreger bekämpfen zu können. Bekannte Erreger können vom Immunsystem schneller bekämpft werden, da das immunologische Gedächtnis dafür sorgt, dass einmal gefundene Antworten weiter zur Verfügung stehen. Das Immunsystem kann sein Repertoire an Antworten in gewisser Weise erweitern und wir haben es daher mit Plastizität zweiter Ordnung zu tun.

Wie im vierten Kapitel festgestellt wurde, werden Anpassungsprobleme in der Regel durch Instruktions- oder Selektionstheorien erklärt. Allerdings wurde auch spekuliert, dass im Fall von Plastizität zweiter Ordnung eher zu erwarten ist, dass eine Selektionstheorie erforderlich ist. Tatsächlich wird dies auch durch den Fall des Immunsystems veranschaulicht, wo mit der Theorie der klonalen Selektion erklärt werden kann, wie neue Antworten gefunden werden. Konkurrierende Instruktionstheorien konnten den Effekt des Lernens nicht erklären und wurden schließlich aufgegeben. Ausgehend von der Theorie der klonalen Selektion wurde hier eine mechanistische Erklärung der humoralen Immunantwort rekonstruiert, die zeigt wie die Erkennung von Erreger geleistet wird. Die mechanistische Erklärung zeigt weiterhin, wie eine Antwort unter den zur Verfügung stehenden Optionen ausgewählt wird und wie neue Optionen zum Repertoire hinzugefügt werden.

Die Beschreibung der mechanistischen Erklärung, die hier gegeben wurde, ist natürlich in vielen Hinsichten eine starke Vereinfachung. Doch diese eher grobkörnige Beschreibung gibt einen Überblick über die wesentlichen Elemente des Mechanismus und macht es möglich, das Verhältnis von Modularität und Plastizität zu beschreiben. Viele Vorgänge könnten noch viel detaillierter betrachtet werden, z.B. die Interaktion zwischen T- und B-Zellen, die Bindung von Antikörpern und Erregern oder die Zerstörung von Erregern durch das Komplement-System. Aus Platzgründen und für eine bessere Übersicht wurden viele der zum Teil gut erforschten Teil-Mechanismen nicht weiter betrachtet. In

einigen Fällen gibt es auch noch keine gesicherten Erkenntnisse. So sind nicht alle immunologischen Funktionen aller Arten von Antikörpern bekannt. Auch die Mechanismen der somatischen Mutation werden noch diskutiert und sind nicht im Detail verstanden. Hier zeigt sich übrigens die heuristische Natur des mechanistischen Vorgehens: Auch wenn ein Mechanismus nur unvollständig beschrieben werden kann, so weist die vorläufige Beschreibung auf die Lücken im Wissen hin und kann weitere Forschung anregen.

Ein wichtiges Ergebnis der Betrachtungen ist, dass der Mechanismus für Plastizität im Fall des Immunsystems auf den zwei funktionalen Teil-Mechanismen Variation und Selektion beruht. Diese Einsicht ist natürlich nicht neu oder überraschend, da als Ausgangspunkt für die Rekonstruktion des Mechanismus eine Selektionstheorie gewählt wurde. Doch nach der bisherigen Analyse lässt sich genauer sagen, inwiefern Module in diesem Mechanismus eine interessante Rolle spielen. Obwohl es auch funktional spezialisierte Teile gibt, die als funktionale Module des Immunsystems beschrieben werden können (z.B. die Gesamtheit der dendritischen Zellen, deren Hauptfunktion die Aktivierung von T-Zellen ist), spielt vor allem die strukturelle Modularität der T- und B-Zellen-Rezeptoren und der Antikörper eine wesentliche Rolle bei der Bereitstellung von Variation. Die für eine mechanistische Herangehensweise notwendige Vorannahme oder Hintergrundannahme, dass das zu erklärende System einen gewissen Grad an Modularität zeigt, tritt bei der Erklärung der humoralen Immunantwort in den Vordergrund. Die modulare, physikalische Struktur der B-Zellen-Rezeptoren und der Antikörper ist ein expliziter Bestandteil der mechanistischen Beschreibung.

Bei der Behandlung der Debatte um die massive Modularität des Geistes im ersten Kapitel wurde deutlich, dass das Immunsystem von einigen Verteidigern der massiven Modularität als Vergleichsfall zum Gehirn herangezogen wird, um für eine Vereinbarkeit von Plastizität und Modularität zu argumentieren. Barrett und Kurzban (2006) stellen die Behauptung auf, dass im Fall des Immunsystems die modulare Architektur erklären kann, warum das Immunsystem auf neuartige Erreger eine adaptive Antwort produzieren kann (vgl. Barrett und Kurzban 2006, S. 635).

Nachdem nun die Rolle von Modulen bei der Erzeugung von Variation im Detail betrachtet wurde, kann man sagen, dass Barrett und Kurzban einen wichtigen Punkt machen können. Dabei muss die Behauptung von Barrett und Kurzban allerdings um zwei wichtige Aspekte erweitert bzw. spezifiziert werden:

- i) Der Fall des Immunsystems macht auch die Bedeutung der Unterscheidung von struktureller und funktionaler Modularität deutlich. Die Rekombination von strukturellen Modulen erzeugt Vielfalt, welche wiederum eine wesentliche Rolle bei der Erklärung der Plastizität spielt.
- ii) Die Rekombination von strukturellen Modulen ist nur ein Teil des Mechanismus, welcher die Plastizität der humoralen Immunantwort erklärt. Die Erzeugung von Variation erklärt nur im Zusammenspiel mit dem Selektionsmechanismus, wie Plastizität hervorgebracht wird.

Die entwickelte Unterscheidung zwischen struktureller und funktionaler Modularität ist von großer Bedeutung, wenn nach dem Zusammenhang von Modularität und Plastizität gefragt wird. Im Fall des Immunsystems zeigt sich, dass Modularität nicht nur Voraussetzung für eine mechanistische Erklärung ist, sondern bestimmte, strukturelle Module spielen eine wichtige Rolle für die Bereitstellung von Variation und damit für die Plastizität der humoralen Immunantwort. Die Plastizität der humoralen Immunantwort kann nicht durch den Verweis auf die speziellen Funktionen einzelner Komponenten oder Module erklärt werden. Die interessante Rolle in der Erklärung spielen strukturelle Module.

Die Erzeugung von Variation durch Rekombination ist nur Teil eines größeren Mechanismus. Ohne den Vorgang der Selektion, welcher einen separaten Teilmechanismus, ein funktionales Modul der humoralen Immunantwort, darstellt, kann die Plastizität nicht erklärt werden. Das hier als „Plastizität“ bezeichnete Phänomen ist außerdem keine Eigenschaft von Teilen des Immunsystems, sondern eine Fähigkeit, die sich auf der Ebene des Systems selbst zeigt. Obwohl sich viele spezialisierte Zellen finden, die einen Beitrag zum Immunsystem liefern, sind diese nicht Träger der zu erklärenden Fähigkeit, sondern das System als Ganzes. Hier zeigt sich ein holistisches Element in der Erklärung von Plastizität, welches aber keine Gefährdung der mechanistischen Strategie an dieser Stelle bedeutet. Im nächsten Kapitel wird deutlich werden, wie eine holistische Gegenposition ein Problem für das mechanistische Vorgehen sein kann.

Erklärt Modularität nun die Plastizität des Immunsystems, wie Barrett und Kurzban behaupten? Ja, strukturelle Modularität spielt eine wichtige Rolle in der mechanistischen Erklärung für die Plastizität des Immunsystems. Allerdings ist sie nur Bestandteil der Erklärung. Der Selektionsmechanismus ist mindestens genauso wesentlich. Strukturelle Modularität erklärt nur, wie die Produktion von Variation durch Rekombination möglich

ist. Damit die einzelnen Varianten von B-Zellen aber funktional aktiv werden, ist der Selektionsprozess nötig.

Im nächsten Kapitel wird nun die Debatte um die massive Modularität des Geistes wieder aufgegriffen und einer detaillierten Analyse unterzogen: Lässt sich die These der massiven Modularität problemlos mit der Plastizität des Gehirns vereinbaren? Worin besteht der von Kritikern der massiven Modularität postulierte Widerspruch? Sind das Gehirn und das Immunsystem, wie Barrett und Kurzban (2006) suggerieren, vergleichbare Fälle?

5 Die Modularität und Plastizität des Gehirns

Nachdem im letzten Kapitel das Immunsystem als Anwendungsfall für die Begriffe Modularität und Plastizität betrachtet wurde, soll in diesem Kapitel das Gehirn betrachtet werden, wobei dieses Beispiel bereits im ersten Kapitel im Rahmen der Debatte um die massive Modularität des Geistes eingeführt wurde. Diese Debatte ist thematisch im Bereich der Kognitionswissenschaften, der Psychologie, der Philosophie des Geistes und der Philosophie der Biologie anzusiedeln. Im Kern dieser Debatte geht es um die kognitive Architektur des Geistes, und die Frage, ob sich die höheren kognitiven Fähigkeiten des Menschen in funktionale Einheiten zerlegen lassen. Die Evolutionäre Psychologie entwirft ein spezifisches Modell der funktionalen Organisation des Geistes. Ausgangspunkt für die klassische Evolutionäre Psychologie ist die Annahme, dass der menschliche Geist ein Produkt der Evolution durch natürliche Selektion sei. Daraus ergeben sich bestimmte Folgerungen für die kognitive Architektur bzw. die funktionale Organisation des Geistes.

Für die Fragestellung dieser Arbeit ist die Debatte interessant, weil natürlich der Begriff der Modularität verwendet wird, um die funktionale Organisation des Gehirns zu beschreiben, aber auch, weil der Begriff der Plastizität in dieser Debatte eine prominente Rolle hat. Plastizität wird, wie bereits im ersten Kapitel dargestellt, von Kritikern als ein Einwand gegen die These der massiven Modularität verwendet und von Verteidigern als Herausforderung angesehen, die es zu erklären gilt.

Dabei wird in der Debatte von beiden Seiten auf die biologische Verwendung der Begriffe verwiesen. Verteidiger der massiven Modularität des Geistes wie Barrett und Kurzban (2006) behaupten, dass Modularität eine Eigenschaft aller biologischen Systeme und darüber hinaus auch eine Voraussetzung oder Bedingung für Plastizität sei, d.h., die Modularität eines Systems soll dessen Plastizität erklären. Dies, so Barrett und Kurzban, gelte z.B. für das Immunsystem.

Im letzten Kapitel wurde das Immunsystem auf die Anwendung und das Verhältnis der beiden Begriffe Modularität und Plastizität hin untersucht. Dabei hat sich gezeigt, dass Modularität im Fall des Immunsystems nicht nur eine epistemische Rolle bei der Dekomposition und Lokalisation von Teilen und Operationen hat, sondern, dass strukturelle Module eine interessante Rolle bei der Bereitstellung von Variation spielen.

Für den Fall des Immunsystems konnte die Behauptung von Barrett und Kurzban (2006), dass Modularität die Plastizität eines Systems erklärt, demnach in gewisser Weise

bestätigt werden. Allerdings musste die Aussage spezifiziert und präzisiert werden. Es sind strukturelle Module, die dafür sorgen, dass durch Rekombination Variation erzeugt wird. Zudem muss die Selektion von funktional spezialisierten B-Zellen als zweiter Teilmechanismus beachtet werden, ohne den die Plastizität der humoralen Immunantwort nicht nachvollziehbar wäre.

Doch wie verhält es sich im Fall des Gehirns? Handelt es sich um einen vergleichbaren Fall? Gibt es auch in diesem Fall eine interessante, nicht-triviale Rolle für Module? Es ist nun Zeit, die Debatte um die massive Modularität des Geistes und den Fall des Gehirns noch einmal ausführlich im Lichte der bisher erarbeiteten begrifflichen Unterscheidungen und im Rahmen der mechanistischen Perspektive zu betrachten. Dabei sind folgenden Fragestellungen im Auge zu behalten:

- 1) Ist der Verweis der Verteidiger auf die biologische Verwendung der Begriffe hilfreich? Kann der Begriff der massiven Modularität biologisch gedeutet werden?
- 2) Wo ist die angebliche Opposition zwischen Modularität und Plastizität, die von Kritikern der massiven Modularität behauptet wird, zu verorten?
- 3) Lässt sich das Gehirn als paralleler Fall zum Immunsystem beschreiben? Lässt sich ein (spekulativer) Mechanismus rekonstruieren, der die Plastizität des Gehirns oder des Verhaltens erklärt und in dem es eine interessante Rolle für Modularität gibt?

Im ersten Abschnitt dieses Kapitels wird die Debatte um die massive Modularität des Geistes wieder aufgegriffen und der verwendete Begriff von Modularität im Detail und unter Berücksichtigung der bisherigen Ergebnisse analysiert (Abschnitt 5.1). Es wird sich zeigen, dass in der Evolutionären Psychologie ein funktionaler Modularitätsbegriff Verwendung findet. Soll der verwendete Begriff von Modularität als biologischer Begriff verstanden werden, so wird dann argumentiert, ist es sinnvoll, die These der massiven Modularität als eine These über die funktionale Organisation des Gehirns zu rekonstruieren. Die modulare funktionale Organisation soll die Arbeitsweise des Geistes beschreiben und zeigen, wie die kognitiven Leistungen von Menschen hervorgebracht werden. Im Lichte dieser Interpretation kann die These der massiven Modularität dann auch als Ansatz zu einer mechanistischen Erklärung gesehen werden, welche das plastische Verhalten des Menschen erklären soll.

Im zweiten Teil dieses Kapitels wird die Verwendung von Plastizität als Argument gegen die Annahme der massiven Modularität betrachtet (Abschnitt 5.2). Die bisherigen Erkenntnisse und die hier entwickelte mechanistische Perspektive erlauben es, drei Aspekte in der Diskussion um Plastizität und Modularität voneinander zu trennen und die Debatte zu ordnen. Während in einem Fall (Plastizität der Entwicklung) die Opposition zwischen Modularität und Plastizität aufgelöst werden kann, erlaubt der Rückgriff auf die im zweiten Kapitel aufgestellten Kriterien für Module ein besseres Verständnis der anderen beiden Aspekte, in denen Modularität und Plastizität in Kontrast zueinander gesetzt werden (Plastizität des Verhaltens und Plastizität des Gehirns als Problem der Lokalisation). In allen drei Fällen verweist die Verwendung des Begriffs Plastizität auf eine holistische Gegenposition.

Der dritte Abschnitt dieses Kapitels thematisiert die Suche nach Mechanismen im Gehirn (Abschnitt 5.3). Dabei wird zunächst die im letzten Abschnitt festgestellte Opposition zwischen Modularität und Holismus genauer betrachtet. Weiterhin wird die Behauptung von Barrett und Kurzban (2006) wieder aufgegriffen und es wird gefragt, ob sich im Fall des Gehirns (hypothetische) Mechanismen für Plastizität beschreiben lassen, die Ähnlichkeit zum Fall des Immunsystems aufweisen und in denen Variation durch Rekombination und Selektion ebenfalls eine Rolle spielen können. Die möglichen Kandidaten für solche Mechanismen, wie die Theorie der neuronalen Selektion oder selektionistische Theorien für Operantes Lernen und Kreativität, zeigen aus der mechanistischen Perspektive allerdings spezifische Probleme.

5.1 Die massive Modularität des Geistes Redux

Die Debatte um die massive Modularität wurde im ersten Kapitel dieser Arbeit schon vorgestellt als eine Debatte, in der die Begriffe Modularität und Plastizität in einem gemeinsamen Bereich Verwendung finden. Es wurde auch festgestellt, dass die Beziehung dieser beiden Begriffe problematisch und unklar ist. An dieser Stelle wird diese Debatte noch einmal aufgegriffen. Dabei gilt es zu untersuchen, in welcher Hinsicht Modularität in dieser Debatte als biologischer Begriff gedeutet werden kann.

Zunächst werden die zentralen Annahmen und die Verwendung des Begriffs der Modularität innerhalb der (klassischen) evolutionären Psychologie betrachtet. Es wird dargestellt, wie der Fodor'sche Modulbegriff weiterentwickelt wurde und wie diese Weiterentwicklung auf eine rein funktionale Definition von Modularität hinausläuft. Die

Idee der massiven Modularität, so wird dann herausgearbeitet, kann als eine These über die funktionale Organisation des Gehirns interpretiert werden, wenn der Modularitätsbegriff biologisch gedeutet werden soll. Als eine funktionale Dekomposition kann die These der massiven Modularität als der Entwurf einer mechanistischen Erklärung interpretiert werden, die allerdings noch unvollständig bleibt.

5.1.1 Die Massive Modularität des Geistes in der Evolutionären Psychologie

Bekannt wurde die Idee der massiven Modularität des Geistes vor allem im Rahmen von Diskussionen um das Forschungsprogramm der „Evolutionären Psychologie“. Im Allgemeinen bezeichnet evolutionäre Psychologie jede Erforschung von Verhalten und den zugrundeliegenden psychologischen Prozessen aus einer evolutionären Perspektive. Das Forschungsprogramm der Evolutionären Psychologie im engeren Sinn zeichnet sich durch einen relativ einheitlichen begrifflichen und theoretischen Rahmen aus, wobei die Idee der massiven Modularität eine zentrale Rolle einnimmt. Zu den neueren Vertretern der These der massiven Modularität des Geistes gehören Carruthers (2006) und Barrett und Kurzban (2006), die bereits im ersten Kapitel erwähnt wurden und deren Ansätze und Argumente zur Verteidigung der massiven Modularität hier im Vordergrund stehen sollen, da diese Ansätze wesentlich entwickelter sind als bei den klassischen Vertretern. Weiterhin ist auch der Begriff der Modularität in den neueren Ansätzen besser entwickelt und wird explizit als biologischer Begriff präsentiert.

5.1.1.1 Das Programm der Evolutionären Psychologie

Bevor näher auf den Begriff der Modularität in der Evolutionären Psychologie eingegangen wird, sollen kurz die zentralen Hintergrundannahmen aufgezeigt werden, die vor allem die klassischen Ansätze der massiven Modularität auszeichnen. Es wurde im ersten Kapitel schon dargelegt, dass die Evolutionäre Psychologie als ein Nachfolger der Soziobiologie gesehen werden kann. Dementsprechend zeichnet sich das Forschungsprogramm durch eine evolutionäre Perspektive auf menschliche Kognition und einen starken Adaptationismus aus.⁴⁸ Die Soziobiologie wollte zeigen, inwiefern das

⁴⁸ Godfrey-Smith (2000) unterscheidet drei Spielarten des Adaptationismus: Empirisch, explanatorisch und methodologisch. Der empirische Adaptationismus ist eine empirische Behauptung über die biologische Welt

Vorhandensein bestimmter Verhaltensmuster sich durch das Wirken von natürlicher Selektion erklären lässt. Verhalten und Kultur wurden dementsprechend als eine Sammlung von phänotypischen Merkmalen angesehen, wobei die Existenz jedes Merkmals durch eine Selektionsgeschichte erklärt werden soll. Die Soziobiologie scheiterte nicht zuletzt auch daran, dass es nicht einfach ist, Verhalten oder Kultur, die vielfältige Variationen aufweisen, in einzelne Merkmale zu zerlegen, für die eine jeweils Selektionsgeschichte rekonstruiert werden kann. Anders als die Soziobiologie interessiert sich die Evolutionäre Psychologie nicht direkt für das Verhalten als phänotypisches Merkmal, sondern für die „kognitiven Mechanismen“, welche das Verhalten hervorbringen (vgl. Tooby and Cosmides 1992, S. 45).⁴⁹

Die Evolutionäre Psychologie lässt sich durch vier zentrale Annahmen charakterisieren, welche den theoretischen und methodologischen Rahmen bilden (vgl. Buller 2007, S. 259-261):

- 1) Psychologische Adaptationen sind komplex und benötigen daher große Zeitspannen, um sich evolutionär zu bilden. Die psychologischen Adaptationen des Menschen haben sich während des Pleistozäns (1,8 Millionen bis 10,000 Jahre vor unserer Zeitrechnung) in einer Umwelt gebildet, die von der heutigen zum Teil sehr verschieden ist. In dieser Zeit lebten Menschen als Jäger und Sammler in kleinen Gruppen zusammen. Daher besitzen wir keine Adaptationen für die heutige Zeit, was durch den bekannten Ausspruch „Our modern skulls house a Stone Age mind.“ ausgedrückt wird (Cosmides und Tooby 1997, S. 85).

und besagt, dass natürliche Selektion der wichtigste kausale Faktor in der Evolution ist. Der explanatorische Adaptationismus besagt, dass die Anpassung von Organismen an ihre Umwelt das wichtigste Problem der Biologie ist, welches durch den Verweis auf das Wirken von natürlicher Selektion beantwortet wird. Der methodologische Adaptationismus gibt eine Empfehlung mit welchen Methoden Wissenschaftler biologische Systeme betrachten sollten. Die Betrachtung von Merkmalen als Anpassungen, die durch das Wirken von Selektion entstanden, wird als Heuristik vorgeschlagen. In der evolutionären Psychologie finden sich Elemente aller drei Positionen, am deutlichsten aber wird der empirische Adaptationismus vertreten.

⁴⁹ Die Evolutionäre Psychologie ist nicht der einzige Ansatz, welcher im Anschluss an die Soziobiologie menschliches Verhalten durch eine evolutionäre Perspektive betrachtet. Laland und Brown (2002) geben eine gute Übersicht über diese verschiedenen Ansätze. Neben der evolutionären Psychologie führen Laland und Brown die menschliche Verhaltensökologie (*human behavioural ecology*), die Memetik und Ansätze der so genannten „Gen-Kultur Koevolution“ (*gene-culture coevolution*) an.

2) Jedes adaptive Problem in der damaligen Umwelt führte zur Selektion eines jeweils eigenen psychologischen Mechanismus, welcher dieses Problem lösen soll. Der menschliche Geist besteht daher aus einer Vielzahl von relativ unabhängigen Untersystemen (kognitiven Mechanismen oder Modulen), von denen jedes eine Adaptation in Bezug auf ein bestimmtes Umweltproblem in der evolutionären Vergangenheit darstellt.

3) Die evolvierten psychologischen Mechanismen (Module) konstituieren gemeinsam eine menschliche Natur. Module müssen als Adaptationen über eine genetische Grundlage verfügen. Sie werden in jeder Generation zuverlässig ausgebildet und repräsentieren damit die „angeborene Natur“ des Menschen.

4) Um das evolvierte Design unseres Geistes aufzudecken, können rekonstruktive Methoden (*reverse engineering*) verwendet werden, indem die Fitness-Vorteile der psychologischen Mechanismen in der Vergangenheit aufgezeigt werden.

An diesen vier Annahmen lässt sich das adaptationistische Denken verdeutlichen, durch welches die Evolutionäre Psychologie stark geprägt ist. Die Evolution des Menschen, so die Idee, fand in einer lange stabilen Umwelt statt, die spezifische Probleme bereitstellte. Die so genannte „Umwelt der evolutionären Anpassung“ (*environment of evolutionary adaptation*) ist zwar heterogen, da es eine Vielfalt von spezifischen Anpassungsproblemen gibt, aber wird als über lange Zeiträume unverändert angenommen.

Module werden als psychologische Mechanismen zur Lösung jeweils eines spezifischen Problems und damit immer auch als Adaptationen *für* dieses Problem verstanden. Da Module im Geist als Lösungen für bestimmte Probleme der damaligen Umwelt angesehen werden, sind sie dementsprechend auch nur für ein bestimmtes Problem zuständig, was dazu führt, dass Domänenspezifität als wichtiges Charakteristikum von Modulen angesehen wird. Module reagieren auf und verarbeiten nur solchen Input, der ihrer jeweiligen Domäne entspricht.

Weiterhin ist es charakteristisch für die Evolutionäre Psychologie, dass eine menschliche Natur postuliert wird, die angeboren ist. Im Fall der Evolutionären Psychologie meint „angeboren“ genetisch bestimmt oder genetisch fixiert. Da Adaptationen, so die Annahme, eine genetische Basis benötigen, ist aus Sicht der Evolutionären Psychologie zu erwarten, dass die Module im Genotyp der Spezies

verankert sind. Dementsprechend werden sie zuverlässig in jeder Generation ausgebildet, so dass alle Menschen über die gleichen kognitiven Mechanismen der Verhaltensteuerung verfügen, welche gemeinsam die angeborene Natur des Menschen darstellen. Module erscheinen damit in der Rhetorik als fest, unwandelbar oder invariant. Mit den Annahmen des (empirischen) Adaptationismus wird auch eine dementsprechende Methodologie übernommen, wie aus der vierten Annahme ersichtlich wird.

Die These der massiven Modularität (*massive modularity thesis*; kurz MMT) wird oben bereits in der zweiten zentralen, theoretischen Annahme der Evolutionären Psychologie deutlich. Die MMT lässt sich folgenderweise formulieren:

These der massiven Modularität (MMT): Der Geist besteht aus vielen Untersystemen, den Modulen, welche jeweils für die Lösung eines spezifischen Problems in der evolutionären Vergangenheit selektiert wurden, damit als Adaptationen zu sehen sind, und gemeinsam zu den kognitiven Fähigkeiten des Menschen beitragen und diese erklären. Dazu gehören auch „zentrale“ Prozesse wie Denken, Urteilen und Entscheidungen treffen.

In der Literatur finden sich zahlreiche Beispiele für die Postulierung von Modulen, die Antworten auf die spezifischen Probleme der Umwelt der evolutionären Anpassung darstellen sollen. Ein klassischer und stark diskutierter Fall ist die Postulierung eines Moduls für das Entdecken von sozialen Betrugern (*cheater detection*, vgl. Cosmides 1989 und Cosmides und Tooby 1992). Andere klassische Beispiele sind Module für Sprache⁵⁰, Wahrnehmung Partnerwahl und Kindererziehung (vgl. Barkow, Cosmides und Tooby 1992). Barrett und Kurzban führen eine ganze Reihe von weiteren in der Literatur diskutierten Beispiele für kognitive Module an. Dazu gehören Module für räumliche Orientierung, Nummern, intuitive Mechanik, Angst, Ekel, Eifersucht und andere Emotionen, das Erkennen von Verwandten, das Erkennen von Gesichtern und viele mehr (vgl. Barrett und Kurzban 2006, S. 630).

Die verschiedenen theoretischen Grundannahmen der Evolutionären Psychologie über die Evolution des Menschen müssen hier nicht im Einzelnen diskutiert werden. Sowohl das adaptationistische Denken und die entsprechenden Methoden, sowie die Annahmen über die menschliche Natur wurden vielfach behandelt und (zu Recht) kritisiert

⁵⁰ Die Idee eines „mentalens Organs“ für den Spracherwerb geht auf Noam Chomsky (1965) zurück und kann vielleicht als einer der ersten Fälle angesehen werden, in denen ein angeborenes, funktional spezialisiertes „Modul“ postuliert wird.

(z.B. Buller 2005 und Richardson 2007). Vielmehr soll es an dieser Stelle darum gehen, zunächst genauer herauszuarbeiten, in welcher Hinsicht der Geist als modular angesehen wird und was unter einem Modul verstanden wird. Weiterhin wird zu prüfen sein, inwiefern es sich hier um einen biologischen Begriff von Modularität handelt oder wie der identifizierte Modularitätsbegriff im Lichte der bisherigen Erkenntnisse biologisch gedeutet werden kann.

5.1.1.2 Der Fodor'sche Begriff von Modularität

Wie bereits im ersten Kapitel dargelegt wurde der Ausdruck „Modularität des Geistes“ von Fodor (1983) geprägt. Da es sich bei der massiven Modularität um eine Erweiterung und Umdeutung von Fodors Begriff handelt, ist es hilfreich, den Fodor'schen Begriff von Modularität genauer zu betrachten, um den Begriff der Modularität in der Evolutionären Psychologie besser zu verstehen.

Ausgangspunkt für Fodors Betrachtungen ist die computationale Theorie des Geistes. Der Geist wird demnach als ein informationsverarbeitendes System aufgefasst, welches eine bestimmte interne Organisation, eine kognitive Architektur, aufweist.⁵¹ Fodor argumentierte in seinem berühmten Werk *The Modularity of Mind* für die Auffassung, dass die kognitiven Input-Systeme, wie Sehen und Hören, modular aufgebaut seien. Er behauptete aber auch im Gegensatz zur Evolutionären Psychologie, dass der Geist im Inneren einen „Zentralrechner“ besitzt, welcher nicht modular sei. Zur Definition von Modulen schlug Fodor eine Checkliste vor, die zwar keine eindeutigen Kriterien für Module enthielt (im Sinne von notwendigen und hinreichenden Bedingungen für Module), aber Anhaltspunkte zur Identifikation und Individuation von Modulen. Fodor nennt neun solcher Kriterien für Module (vgl. Robbins 2015):

- (1) Domänenspezifität (*domain specificity*): Module verarbeiten nur eine bestimmte Form von Input.
- (2) Datenkapselung (*information encapsulation*): Module haben keinen Zugriff auf die Informationen, Daten oder Prozesse in anderen Modulen oder Systemen.

⁵¹ Der Begriff der kognitiven Architektur (*cognitive architecture*) wird hier im Sinne der Kognitionswissenschaften verwendet und ist vom Begriff der Gehirnarchitektur (*brain architecture*) zu unterscheiden. Theorien der kognitiven Architektur wollen eine Aufstellung der kognitiven (Unter-)Systeme und eine Beschreibung der Funktionen und Kapazitäten dieser Systeme liefern. Durch eine kognitive Architektur wird also zunächst ein funktionales Modell des Geistes beschrieben (vgl. Sloman 1999).

- (3) Begrenzter zentraler Zugriff (*limited central accessibility*): Module geben nur bestimmte Informationen nach Außen weiter.
- (4) Zwingende Operation (*mandatory operation*) oder automatische Verarbeitung (*automaticity*): Die Arbeit von Modulen unterliegt nicht der bewussten Kontrolle.
- (5) Schnelle Verarbeitung (*fast processing*): Module arbeiten relativ schnell.
- (6) „Flacher“ Output (*'shallow' outputs*): Der Output von Modulen ist computational nicht aufwendig.
- (7) Festgelegte neuronale Lokalisation (*fixed neural localisation*): Module werden in einem bestimmten Gehirnbereich lokalisiert.
- (8) Charakteristische Ausfall-Muster (*characteristic breakdown patterns*): Bei Eingriffen oder Schädigungen in einem bestimmten Gehirnbereich zeigen sich typische Funktionsausfälle, die auf in dem jeweiligen Bereich lokalisierte Module hindeuten.
- (9) Angeborenheit (*innateness*) bzw. charakteristischer Zeitpunkt in der Ontogenese: (*characteristic ontogenetic pace and sequencing*): Module sind angeboren, indem Sinne, dass sie nicht durch Lernen etabliert werden müssen, sondern an bestimmten Punkten der Ontogenese eines Organismus „automatisch“ ausgebildet werden.

Dabei ist es nicht notwendig, dass ein Modul alle Kriterien erfüllt. Der Begriff von Modularität ist also ein gradueller. Je mehr Bedingungen von den als Module identifizierten Teilen erfüllt werden, umso modularer ist ein System. Ein System kann demnach mehr oder weniger modular sein. Wenn wir ein System sinnvoll als modular beschreiben wollen, müssen laut Fodor zumindest einige der Kriterien in einem bestimmten Grad erfüllt sein, d.h., es muss ein „interessantes Ausmaß an Modularität“ vorliegen (vgl. Fodor 1983, S. 37).

Die Kriterien (1) bis (6) betreffen die Arbeitsweise von Modulen und sind als funktionale Kriterien zu verstehen. Insbesondere ist hier das Kriterium der Datenkapselung für Fodor von zentraler Bedeutung, während die anderen Kriterien eng mit diesem zusammenhängen und sich in gewisser Weise daraus ergeben. So ist der begrenzte zentrale Zugriff die Kehrseite des Kriteriums der Datenkapselung. Module greifen nicht auf die Daten andere Systeme zurück, geben aber auch nur ganz bestimmten Output nach außen weiter. Eine weitere Folge der Datenkapselung ist die zwingende Operation von Modulen,

die sich z.B. in der Persistenz von optischen Illusionen wie der Müller-Lyer Illusion zeigt. Obwohl wir wissen, dass es sich um eine Illusion handelt, können wir sie nicht nicht-sehen. Die zuständigen Module haben keinen Zugriff auf diese Information. Die Domänenspezifizität ist ein anderes sehr zentrales Kriterium. Die Domäne eines Moduls ist dessen Zuständigkeitsbereich, d.h. ein Modul kann nur Antworten oder Output produzieren, wenn es einen Input erhält, welcher dessen Domäne entspricht. Das Modul für Gesichtserkennung verarbeitet und reagiert auf einen anderen Input als das Modul für Stimmenerkennung.

Aber neben den funktionalen Kriterien, welche die Arbeitsweise und funktionale Organisation von Modulen erfassen, stellt Fodor auch strukturelle Bedingungen auf, die sich in den Kriterien (7) festgelegte neuronale Lokalisation und (8) charakteristische Ausfall-Muster wiederfinden. Die funktionale Zerlegung in Module geht bei Fodor mit der Idee einher, dass die funktionalen Einheiten im Gehirn lokalisierbar sind. Fällt ein Modul durch die Schädigung einer bestimmten Gehirnregion aus, zeigt sich dies in der Beeinträchtigung spezifischer Funktionen, ohne dass andere Funktionen davon betroffen wären. Bestimmte Hirnverletzungen führen beispielsweise zum Krankheitsbild der Prosopagnosie oder Gesichtsbblindheit, während andere kognitive Kapazitäten nicht betroffen sind.

Bei der Betrachtung von Fodors Kriterien zeigt sich, dass Fodor funktionale und strukturelle Kriterien angibt. Fodor entwirft also quasi eine Art Partitionsrahmen im Sinne von Winther (2006), welcher angibt, nach welchen Kriterien das betrachtete System zerlegt werden soll. Wichtig ist es, noch einmal zu betonen, dass Fodor nicht davon ausgegangen ist, dass alle Bereiche des Geistes modular sind. Im Gegenteil, er argumentiert auch für die Annahme von domänen-übergreifenden Teilen des Geistes. Es gibt für Fodor also Teile des Gehirns, in denen die Dekomposition in Module scheitert. Anders ausgedrückt, könnte man sagen, dass die zentralen Bereiche der Informationsverarbeitung laut Fodor keine Modularität in einem interessanten Ausmaß zeigen.

Die Evolutionäre Psychologie postuliert neben der Modularität der peripheren Input-Systeme auch die Modularität des „Zentralrechners“. Fodors These bezüglich der kognitiven Architektur wurde auch auf die zentrale Informationsverarbeitung übertragen. Demnach sind auch Denken, Urteilen und das Treffen von Entscheidungen die Leistungen eines in Modulen organisierten, computationalen Systems. Die daraus resultierende Idee der massiven Modularität gilt es nun ausführlicher zu analysieren.

5.1.1.3 Der Begriff der massiven Modularität

Die Idee der massiven Modularität stellt in gewisser Weise eine Weiterentwicklung des fodorschen Modulbegriffs dar. Neuere Vertreter der These der massiven Modularität grenzen sich aber explizit von Fodors Definition ab.⁵² Barrett und Kurzban (2006, S. 628) merken an, dass der Fodor'sche Modulbegriff aufgrund seiner Begrenztheit aufgegeben wurde. Gegner der These der massiven Modularität, so Barrett und Kurzban, gingen aber häufig fälschlicherweise von diesem Modulbegriff aus, da er leicht angreifbar sei. Der im Vergleich zur Fodor-Modularität breitere Begriff von Modularität beruht im Programm der Evolutionären Psychologie auf der Idee der funktionalen Spezialisierung (vgl. Barrett und Kurzban, S. 629). Wie sich noch zeigen wird, werden zwar einige der Fodor'schen Kriterien aufgegeben, aber Vertreter der massiven Modularität behalten auch zentrale Elemente des Fodor'schen Begriffs bei.

Vertreter der massiven Modularität erwarten, dass der menschliche Geist aus einer großen Anzahl von Modulen besteht, welche Lösungen für spezifische Probleme darstellen. Die funktionale Spezifität von Modulen wird zum Ausgangspunkt für die Definition der zentralen Eigenschaften von Modulen:

Our Position, then, is that functionally specialized mechanisms with formally definable informational inputs are characteristic of human (and nonhuman) cognition and that these features should be identified as the signal properties of ‚modularity‘. (Barrett und Kurzban 2006, S. 630)

Module zeichnen sich in erster Linie durch ihre funktionale Spezialisierung aus und durch ihre ausschließliche Bearbeitung von Input, der bestimmte formale Bedingungen erfüllt. Fodors Kriterium (1) die Domänenspezifität wird also nicht aufgegeben, sondern bekommt eine besonders zentrale Bedeutung. Domänenspezifität wird als eine notwendige Folge der funktionalen Spezialisierung von Modulen angesehen: „Thus, domain specificity is a necessary consequence of functional specialization“ (Barrett und Kurzban, S. 630). Die Rolle des Kriteriums der Domänenspezifität wird weiter unten noch deutlicher werden, wenn evolutionäre Argumente für die massive Modularität betrachtet werden.

⁵² Andersherum grenzt sich auch Fodor scharf von der evolutionären Psychologie ab. Fodor (2000) kritisiert sogar explizit die Thesen und das Vorgehen der evolutionären Psychologie und argumentiert gegen die Annahme, der menschliche Geist sei eine durch natürliche Selektion geformte Adaptation. Eine Bewertung und kritische Einordnung von Fodors Argumenten findet sich bei Okasha (2003).

Die anderen Kriterien, welche die Art und Weise der Informationsverarbeitung betreffen, werden nur noch als zweitrangige Eigenschaften von Modulen betrachtet. Beispielsweise fordert das Fodor'sche Kriterium der Datenkapselung (2), dass Module keinen Zugriff auf die Informationen in anderen Modulen haben, und dass die Verarbeitung in Modulen unabhängig voneinander ist. Die zentralen Systeme, welche für Planung oder das Treffen von Entscheidungen zuständig sind, integrieren aber offensichtlich Informationen aus ganz unterschiedlichen Bereichen. Doch dies spricht laut Barrett und Kurzban nicht gegen die Annahme funktional spezialisierter Module. Im Gegenteil, laut Barrett und Kurzban (2006 S. 633) kann der Nachweis der Informationsintegration, ein Indiz für ein Modul sein, wenn dessen postulierte Funktion eben genau darin besteht, Informationen aus verschiedenen Bereichen zu bündeln. Die von Fodor genannten Kriterien (2) bis (6) betreffen die Art und Weise der Datenverarbeitung in einem Modul und werden in gewisser Hinsicht aufgeweicht und dem Kriterium der funktionalen Spezialisierung untergeordnet. Wenn es die Funktion eines Moduls erfordert, können diese Kriterien zutreffen, ansonsten spielen sie keine Rolle bei der Identifikation von Modulen.

Im Unterschied zum Fodor'schen Begriff von Modularität werden beim Begriff der massiven Modularität keine strukturellen Kriterien angenommen, welche die physikalische Lokalisation von Modulen betreffen würden. Zu diesen Kriterien gehören bei Fodor neben der festgelegten neuralen Lokalisation (7) und den charakteristischen Ausfallmustern (8) auch eine starke Lesart von Datenkapselung (2). Eine starke Lesart dieser Kriterien könnte beispielsweise dafür sprechen, dass verschiedene Module in voneinander getrennten Einheiten von Neuronen, oder in nebeneinander herlaufenden Neuronensträngen liegen müssen, d.h., auch räumlich und strukturell getrennt voneinander sein müssen. Das Kriterium der Datenkapselung verlangt, dass Module nicht auf die Daten anderer Module zugreifen können. Man könnte diese Anforderung strukturell deuten und schließen, dass Module durch Einheiten von Neuronen realisiert werden müssen, die keine Überschneidungen aufweisen. Auch das Kriterium der charakteristischen Ausfallmuster legt diese Vermutung nahe, da es verlangt, dass die Beschädigung oder der Ausfall eines Moduls keine Auswirkungen auf die Arbeit eines anderen Moduls hat. Die aus diesen Kriterien nahegelegten Annahmen über die physikalische Lokalisation werden in der Evolutionären Psychologie vollkommen vermieden. Fodors Kriterien (7) neurale Lokalisation und (8) charakteristische Ausfall-Muster werden völlig aufgegeben.

Die Vertreter der massiven Modularität betonen also erstens dass die Eigenschaften von Modulen nicht durch eine Checkliste im Sinne Fodors repräsentiert werden können,

sondern dass vielmehr im Einzelfall die spezifischen Eigenschaften eines Moduls von seiner konkreten Funktion abhängig sind. Zweitens werden im Unterschied zu Fodor, alle strukturellen, auf die physikalische Lokalisation verweisenden Kriterien fallen gelassen. Es hat sich aber auch gezeigt, dass nicht alle von Fodors Kriterien für Modularität aufgegeben wurden. Domänenspezifität als Folge der funktionalen Spezialisierung wird im Programm der Evolutionären Psychologie eine besonders zentrale Eigenschaft von Modulen.

Auch in den philosophischen Hintergrundannahmen weist die Evolutionäre Psychologie eine Kontinuität zu Fodor auf. Mit Fodor gemeinsam haben die Ansätze der Evolutionären Psychologie, dass sie eine computationale Theorie des Geistes voraussetzen. Das Gehirn wird als computationales System verstanden und kognitive Vorgänge als Informationsverarbeitung (vgl. Ward 2008, S. 236). Die postulierten Module sind dementsprechend als computationale Untersysteme zu verstehen. Jedes einzelne Modul und damit auch das Gehirn als Ganzes haben die evolutionäre Funktion Informationen aus der Umwelt (oder aus anderen Teilen des Organismus) als Input aufzunehmen und einen angemessenen Output in Form von Verhalten oder physiologischer Regulation auszugeben. Die Analogie zum Computer wird von einigen Autoren dabei auf die Spitze getrieben: „The brain’s evolved function ist to extract information from the environment and use that information to generate behavior and regulate physiology. Hence, the brain is not just like a computer, it is a computer“ (Tooby and Cosmides 2005, S. 16).

Die Evolutionäre Psychologie weist mit ihrer Betonung von Funktionen auch eine gewisse Nähe zur philosophischen Position des Funktionalismus auf. Wie der Funktionalismus, den man aus der Philosophie des Geistes kennt, wird auch in der Evolutionären Psychologie die Rolle von Funktionen als wesentlich für ein Verständnis der kognitiven Vorgänge angesehen. Zwar wird zugestanden, dass es eine „Hardware“ geben muss, welche die kognitiven Prozesse der Informationsverarbeitung realisiert, aber es bedarf keiner Kenntnis dieser Hardware, um die Prozesse der Informationsverarbeitung zu erklären. Die Rolle der physikalischen Strukturen, welche die Funktionen des Geistes realisieren, wird durch den Verweis auf die multiple Realisierbarkeit als vernachlässigbar dargestellt (vgl. Tooby and Cosmides 1992, S. 65).

Module werden im Sinne der massiven Modularität also über ihre Funktion identifiziert und individuiert.⁵³ Es ist an dieser Stelle allerdings wichtig, herauszustellen,

⁵³ Die Redeweise von „individuiert“ ist hier ziemlich strikt zu verstehen: Die jeweilige Funktion bestimmt die Eigenschaften, die einem bestimmten Modul zukommen müssen.

dass Funktion im Rahmen der Evolutionären Psychologie als ätiologische Funktion verstanden wird. Mit Funktion wird in diesem Sinne derjenige Effekt eines Moduls bezeichnet, welcher für die Selektion dieses Moduls in der evolutionären Vergangenheit verantwortlich war. In dieser Hinsicht identifiziert die Funktion eines Moduls nicht nur, welchen Beitrag ein Modul zu den kognitiven Fähigkeiten eines Menschen leistet, sondern erklärt auch, warum es überhaupt existiert.⁵⁴

5.1.1.4 Argumente für massive Modularität

An dieser Stelle wird es hilfreich sein, einen Blick auf einige der typischen Argumente für die These der massiven Modularität zu werfen, um die Idee des kognitiven Moduls noch deutlicher zu machen. Zwei Arten von Argumenten lassen sich dabei unterscheiden. Die einen beruhen auf adaptationistischen Überlegungen, die zeigen sollen, dass funktionale Spezialisierung einen evolutionären Vorteil bedeutet und sich daher durchgesetzt hat. Im zweiten Fall handelt es sich um Argumente, welche auf die notwendigen Bedingungen für die Evolution von komplexen, biologischen Systemen abzielen.

Die erste Art von Argumenten verdeutlicht noch einmal die adaptationistischen Hintergrundannahmen. Die mit der These der massiven Modularität des Geistes postulierte kognitive Architektur soll durch evolutionäre Plausibilitätsüberlegungen nahegelegt werden. Funktional spezialisierte Einheiten der Informationsverarbeitung, so die Annahme, arbeiten schneller und effektiver als weniger spezialisierte Einheiten. Kognitive Module haben Auswirkungen auf die Fitness eines Organismus über die Art und Weise, in der Informationen verarbeitet werden und entsprechendes Verhalten produziert wird. Kognition dient schließlich auch aus Sicht der Evolutionären Psychologie der Regulierung von Verhalten.

Barrett und Kurzban führen drei Gründe an, die zeigen sollen, dass die natürliche Selektion funktionspezifische, kognitive Einheiten bevorzugen wird (vgl. Barrett und

⁵⁴ Die ätiologische Theorie von Funktionen geht auf Larry Wright (1973) zurück und hat eine prominente Rolle in Diskussionen um normative Funktionen in der Biologie und in teleosemantischen Theorien zum mentalen Gehalt in der Philosophie des Geistes (z.B. Millikan 1984). Die wichtigste Alternative zur ätiologischen Theorie der Funktion ist die so genannte „systemische Theorie“ von Cummins (1975). Die Systemische Theorie von Funktionen betont die Rolle von Funktionen bei der Analyse von Aktivitäten eines Systems durch die Dekomposition in Teile und deren Aktivitäten. Die Funktion eines Teils ist in dieser Interpretation dessen Beitrag zur untersuchten, komplexen Aktivität des Systems. Einige Autoren argumentieren, dass diese beiden Theorien von Funktionen sich nicht gegenseitig ausschließen, dass aber im jeweiligen Verwendungskontext deutlich gemacht werden muss, auf welche Art von Funktion Bezug genommen wird (vgl. Godfrey-Smith 1996).

Kurzban 2006, 629-630). Erstens wird eine große Anzahl von spezialisierten Einheiten Informationen effektiver und schneller verarbeiten als eine oder nur wenige allgemein zuständige Einheiten. Wir sollten also erwarten, dass sie auch schneller Antworten in der Form von Verhalten produzieren, was wiederum zur Fitness beitragen wird. Zweitens können spezialisierte Einheiten bereits Informationen über ihren Aufgabenbereich enthalten und vermeiden Probleme der computationalen Überforderung.⁵⁵ Für computationale Systeme, die nicht spezialisiert sind, gibt es eine unüberschaubare Menge an möglichen Folgerungen aus den jeweils verfügbaren Informationen, so dass enorme Ressourcen oder großer Zeitaufwand nötig wären, um Entscheidungen zu treffen und entsprechendes Verhalten zu produzieren. Bekannt sind solche Überlegungen auch in Bezug auf Sprache, wo argumentiert wird, dass die sprachliche Information, die einem Kind beim Erlernen einer Sprache verfügbar ist, eine schier unendliche Menge an möglichen Interpretationen zulässt. Es bedarf daher zum Erlernen einer Sprache eines spezialisierten Systems, welches bereits Informationen über Grammatik besitzt (Chomsky 1965). Drittens, wird von Barrett und Kurzban die Bandbreite von verschiedenen adaptiven Problemen angeführt, die sich einem Organismus stellen. Diese enorme Bandbreite von Problemen erfordert eine Vielzahl von speziellen computationalen Systemen. Kein einzelnes System könnte eine solche Bandbreite abdecken.

Alle drei Punkte verweisen auf die Domänenspezifität als zentrales Merkmal von Modulen. Die spezialisierten und von der Selektion bevorzugten „kognitiven Mechanismen“ sind effektiver, so die Annahme, weil sie nur bestimmte Formen von Input verarbeiten. Sie verarbeiten nur solchen Input, der für das jeweilige Aufgabengebiet relevant ist und damit ihre Domäne repräsentiert. Domänenspezifität, Fodors Kriterium (1), wird als eine notwendige Folge der funktionalen Spezialisierung gesehen und somit zu einem der wichtigsten Kriterien für Module. Ohne den Bezug auf Domänenspezifität könnte nicht erklärt werden, worin die Spezialisierung eines Moduls besteht und was diese so effektiv macht. Die Domäne eines Moduls wird dabei nicht durch inhaltliche Aspekte oder die Bedeutung ihrer Elemente definiert, sondern durch die rein formalen Eigenschaften der verarbeiteten Repräsentationen (vgl. Barrett und Kurzban, 630). Damit ein Modul sich auf die Fitness auswirkt, muss es aber auch einen entsprechenden Output produzieren, der ebenfalls abhängig von ihrer funktionalen Rolle im Gesamtsystem ist und sich schließlich im Verhalten zeigen muss.

⁵⁵ Probleme der computationalen Überforderung sind in der Literatur zur Philosophie des Geistes auch als *frame problem*, *problem of relevance* oder *problem of combinatorial explosion* bekannt.

Der von der Evolutionären Psychologie verwendete Begriff der Modularität erlaubt auch hierarchische Verhältnisse zwischen Modulen. Module können auch hierarchisch organisiert sein, so dass mehrere Module zur Bewältigung eines bestimmten Problems zusammenarbeiten. Der Output eines Moduls kann dann auch in einem Input für die Weiterverarbeitung in anderen Modulen bestehen. Der weitergegebene Input muss dann natürlich die spezifischen formalen Eigenschaften aufweisen, die das jeweilige Modul akzeptiert. Letzen Endes muss der gemeinschaftliche Output der module auch in diesem Fall als Verhalten nach außen sichtbar werden.

Neben den evolutionären, adaptationistischen Überlegungen, die als Argumente für die These der massiven Modularität herangeführt werden, finden sich auch sogenannte Design-Argumente (*arguments from design*) für die massive Modularität. Die Design-Argumente sind natürlich eng mit den adaptationistischen Überlegungen verwandt, werden aber häufig in einem ähnlichen Schema präsentiert, wie das transzendente Argument Lewontins für die Quasi-Unabhängigkeit. Ein Beispiel für diese „biologischen Design-Argumente“ findet sich bei Peter Carruthers (2006, S. 25):

- (1) Biologische Systeme sind gestaltete Systeme, die schrittweise (durch natürliche Selektion) „konstruiert“ werden.
- (2) Gestaltete Systeme müssen notwendigerweise eine modulare Organisation aufweisen, wenn sie komplex sind.
- (3) Der menschliche Geist ist ein biologisches (und damit gestaltetes) System, welches auch komplex ist.

- (4) Daher muss der menschliche Geist modular in seiner Organisation sein.

Es wird davon ausgegangen, dass jedes Element, welches schrittweise zu einem komplexen System hinzugefügt wird, ein „quasi-unabhängiges“ Subsystem sein muss, ein Modul, auf welches natürliche Selektion wirken kann, ohne dass die Funktionalität des ganzen Systems betroffen ist.

Laut Carruthers spielt es keine Rolle, ob der Designer eines Systems natürliche Selektion oder menschliche Ingenieure sind. In jedem Fall wird das Argument voraussagen, dass jedes Element, welches dem Design hinzugefügt wird, in einem funktionalen Untersystem realisiert werden sollte. Im Hintergrund von Carruthers Argument stehen Überlegungen, die denen von Lewontin sehr ähnlich sind, die aber auch

durch die Uhrmacher-Parabel von Simon (1996) inspiriert sind.⁵⁶ Das Hinzufügen neuer funktionaler Elemente zu einem komplexen System darf nicht zu Veränderungen in den anderen Einheiten des Systems führen und der Funktionsverlust eines Elementes darf nicht dazu führen, dass das System im Ganzen seine Funktionalität verliert. Modularität wird auch hier zu einer notwendigen Bedingung für das Design komplexer, biologischer Systeme.

Gegen Carruthers kann man kritisch einwenden, dass fälschlicherweise davon ausgegangen wird, dass Modularität in der Biologie ein einheitlicher Begriff sei. Der im Argument verwendete Begriff von Modularität wird nicht weiter spezifiziert. Trotzdem wird davon ausgegangen, dass er für alle biologischen, komplexen Systeme zutreffend sei. Allerdings hat sich gezeigt, dass es eine Pluralität von Begriffen in der Biologie gibt. In welchem Sinne ein biologisches System als modular aufgefasst werden kann, ergibt sich im konkreten Rahmen einer theoretischen Perspektive und einer Fragestellung. Um Module in einem System zu bestimmen, wird ein Partitionsrahmen im Sinne Winthers (2006) benötigt, der angibt nach welchen Kriterien ein System zerlegt werden soll. Selbst bei einer sehr abstrakten Betrachtung muss der Unterschied zwischen struktureller und funktionaler Modularität beachtet werden.

Nun wird allerdings mit dem Begriff der Modularität im Sinne von Quasi-Unabhängigkeit in der Biologie auf eine notwendige Bedingung für die in kleinen Schritten verlaufende Anpassung von Organismen an ihre Umwelt durch natürliche Selektion verwiesen. Selbst unter der mechanistischen Perspektive wird (ein gewisser Grad an) Modularität als eine notwendige Vorannahme für das Finden und Formulieren von mechanistischen Erklärungen interpretiert. Dazu ist allerdings noch einmal anzumerken, dass die Annahme von Modularität in der mechanistischen Perspektive nur eine Heuristik ist und sich damit auch als falsch herausstellen kann. Es handelt sich in dieser Hinsicht nicht um eine notwendige Bedingung für das Design komplexer, biologischer Systeme.

⁵⁶ Simons Uhrmacher Parabel (vgl. Simon 1996, S. 188) handelt von den Uhrmachern Hora und Tempus. Beide stellen Uhren her, die jeweils aus tausend Teilen bestehen. Und beide werden durch regelmäßige Anrufe von Kunden unterbrochen. Im Fall von Tempus ist jede Uhr eine Einheit die in tausend Arbeitsschritten hergestellt wird. Wird Tempus nun durch einen Anruf unterbrochen, so zerfällt die Uhr vollständig. Hora dagegen setzt jeweils zehn Teile zu einer stabilen Einheit zusammen. Zehn dieser stabilen Einheiten bilden wiederum eine Einheit auf einer höheren Ebene und zehn solcher höherstufigen Einheiten bilden dann die Uhr. Wenn Hora durch einen Kunden unterbrochen wird, verliert er höchstens neun Arbeitsschritte. Tempus dagegen kann bis zu 999 Arbeitsschritte verlieren, wenn er kurz vor Vollendung einer Uhr unterbrochen wird. Simon will verdeutlichen, dass die Zeit, die es braucht, um ein komplexes System aus einfachen Elementen zu bilden, davon abhängt, wie viele stabile Zwischenformen verfügbar sind. Systeme, die über hierarchisch organisierte, stabile Untereinheiten verfügen, haben einen evolutionären Vorteil. Störungen bedrohen nicht das gesamte System und vorherige Erfolge können erhalten werden. Simon verweist damit auf die Bedingungen der Evolution komplexer Systeme.

In Bezug auf die Quasi-Unabhängigkeit lässt sich sagen, dass selbst in diesem Fall nicht nur funktionale Kriterien eine Rolle spielen. Selbst in der Evolutionsbiologie sind neben funktionalen auch strukturelle Kriterien zur Identifikation von Modulen wesentlich. Modularität im Sinne der Quasi-Unabhängigkeit wird nicht nur durch rein funktionale Kriterien bestimmt. Es werden auch strukturelle Kriterien angeführt. So wird beispielsweise gefordert, dass es nur wenig pleiotropische Effekte zwischen den Genen zweier Merkmalskomplexe geben darf. Eine gewisse Spannung ergibt sich nun daraus, dass die Vertreter der massiven Modularität einen rein funktionalen Begriff von Modularität verteidigen, der aber gleichzeitig ein biologischer Begriff von Modularität sein soll.

Die mechanistische Perspektive kann diese Spannung ein Stück weit aufheben, indem die MMT als funktionale Dekomposition und damit als erster Schritt zum Finden mechanistischer Erklärungen interpretiert wird. Im Folgenden wird gezeigt, dass es in der Debatte abseits der evolutionären Überlegungen auch darum geht, eine Beschreibung des Gehirns zu geben, die erklärt, wie kognitive Fähigkeiten und schließlich daraus resultierendes, passendes oder angemessenes Verhalten hervorgebracht werden.

5.1.2 Massive Modularität als These über die funktionale Organisation des Gehirns

Wie im vorherigen Abschnitt dargestellt, ist die Anwendung von evolutionärem Argumenten und adaptationistischem Denken ein zentrales Thema in der Debatte um die massive Modularität. Die Diskussion um die kognitive Architektur wurde von der Evolutionären Psychologie eng mit der Debatte um einen adaptationistischen Ansatz verknüpft, der erklären soll, wie Menschen (oder andere Tiere) ihre spezifischen, kognitiven Fähigkeiten in der Evolution erworben haben. Demnach wird Modularität als Eigenschaft des Geistes darauf zurückgeführt, dass der Geist ein Produkt der natürlichen Selektion sein muss.

Allerdings kann die Debatte auch als eine Debatte um die Funktionsweise und die Organisation des Geistes gesehen werden, die sich darum dreht, dass eine Erklärung für die kognitiven Kapazitäten und Leistungen des Menschen gegeben werden soll. Da Kognition das Verhalten von Menschen kontrolliert, ist das letztendliche Erklärungsziel der Evolutionären Psychologie auch das Verhalten von Menschen. Module werden als kognitive Mechanismen verstanden, die Verhalten hervorbringen, welches den

Umweltbedingungen angemessen ist oder zumindest aus einer evolutionären Perspektive sinnvoll und nachvollziehbar ist. Beispielsweise soll die spezifische Arbeitsweise des Moduls für Nahrungspräferenzen erklären, warum wir bestimmte Speisen bevorzugen oder warum wir so viele Süßigkeiten essen, obwohl diese in der heutigen Umwelt im Übermaß für uns schädlich sind (vgl. Barrett und Kurzban 2006, S. 635-636).

In diesem Abschnitt wird aufgezeigt, dass die MMT auch als These über die funktionale Organisation des Geistes interpretiert werden kann, die relativ unabhängig von evolutionären Argumenten ist. In dieser Hinsicht kann die These der massiven Modularität als Ansatz zu einer mechanistischen Erklärung betrachtet werden. Die Unterteilung des Geistes in Untersysteme, die psychologische oder funktionale Dekomposition, kann als erster Schritt zum Entwurf einer mechanistischen Erklärung dienen. Die Annahme der massiven Modularität wird damit zu einer Heuristik, welche die Suche nach mechanistischen Erklärungen von kognitiven Leistungen und menschlichem Verhalten leitet. Das menschliche Verhalten soll durch das Zusammenspiel der psychologischen Untersysteme erklärt werden.

5.1.2.1 Der kompositionelle Stil in Kognitionswissenschaften und Psychologie

Die Evolutionäre Psychologie präsentiert ein Bild der kognitiven Architektur des Menschen, welches mit evolutionären Argumenten plausibel gemacht werden soll. Wenn die massive Modularität als ein Vorschlag für die funktionale Dekomposition des Gehirns angesehen werden soll, müsste davon ausgegangen werden, dass der Stil der kompositionellen Biologie auch in der Psychologie und den Kognitionswissenschaften von Bedeutung ist. Die Suche nach mechanistischen Erklärungen müsste sich also unter den Zielen der Forschung in diesem Bereich finden lassen. Nun lässt sich natürlich kritisch fragen, ob mechanistische Erklärungen für die Bereiche der Kognitionswissenschaften und der Psychologie überhaupt angemessen sind. Kann der kompositionelle Stil auch in den Kognitionswissenschaften und der Psychologie zum Tragen kommen?

Die Analyse von Erklärungsstrategien in der Psychologie legt dies tatsächlich nahe. Robert Cummins (2000) untersucht verschiedene Erklärungsmodelle in der Psychologie und stellt dar, dass der kompositionelle Stil und damit die Suche nach Mechanismen sehr wohl eine große Rolle in der Psychologie spielen. Cummins unterscheidet ganz im Sinne von Bechtel und Richardson (2010 [1993]) zwischen Top-down- und Bottom-up-Strategien, welche auch in der Psychologie Anwendung finden, und bezeichnet diese

Strategien als funktionale Analyse (*functional analysis*) und Komponenten-Analyse (*componential analysis*) (vgl. Cummins 2000, S. 125).

Die funktionale Analyse beschreibt Cummins als Top-Down-Strategie. Eine zu erklärende Fähigkeit wird in weniger komplexe Fähigkeiten zerlegt, die in einer Weise organisiert sind, dass sie jeweils einen bestimmten Beitrag zur Fähigkeit leisten, welche erklärt werden soll. Cummins Beispiel zur Veranschaulichung dieser Idee ist eine Fließbandproduktion: Jede Station auf dem Fließband trägt dazu, bei ein bestimmtes Endprodukt hervorzubringen. Das Fließband hat die Fähigkeit ein bestimmtes Produkt hervorzubringen, weil jede Station eine bestimmte Aufgabe übernimmt und die Stationen in einer bestimmten Weise organisiert sind (vgl. Cummins 2000, S. 125).

Die Wahl des Beispiels und die Beschreibung der funktionalen Analyse zeigen große Parallelen zu einer funktionalen Dekomposition im Sinne von Bechtel und Richardson (2010 [1993]). Weiterhin läuft das Ziel einer Erklärung auch für Cummins darauf hinaus, dass die funktionale Analyse einer psychologischen Kapazität zu funktionalen Untereinheiten gelangt und deren physikalische Realisation durch eine Analyse der Systemkomponenten aufgezeigt werden kann:

Ultimately, of course, a complete theory for a capacity must exhibit the details of the target capacity's realization in the system (or system type) that has it. Functional analysis of a capacity must eventually terminate in dispositions whose realizations are explicable via analysis of the target system. Failing this, we have no reason to suppose we have analyzed the capacity as it is realized in that system. (Cummins 2000, S. 126).

Um zu einer vollständigen Erklärung einer psychologischen Kapazität zu gelangen, ist es also nötig, die funktionale Analyse durch eine Komponenten-Analyse, das Äquivalent einer strukturellen Dekomposition, zu ergänzen. Laut Cummins wird sich im Fall des Gehirns allerdings keine direkte „Form-Funktion-Korrelation“, wie z.B. im Fall eines Fließbandes, feststellen lassen. Es hat sich bereits gezeigt, dass in der mechanistischen Betrachtung von komplexen, biologischen Systemen Funktionen und Strukturen in einer Viele-zu-Vielen-Beziehung stehen können. Gerade deswegen ist es auch für Cummins wichtig die beiden Arten der Analyse auseinanderzuhalten (vgl. ebd., S. 125).

Die funktionale Analyse oder Dekomposition des Gehirns ist natürlich von anderen theoretischen Annahmen abhängig. Laut Cummins gibt es verschiedene erklärungsrelevante Ansätze in der Psychologie, die Einfluss auf eine funktionale Dekomposition haben. Dazu gehören Ansätze, die sich auf Überzeugungen, Wünsche und

Absichten beziehen (*belief-desire-intention* oder BDI), die computationale Theorie des Geistes und der Konnektionismus.

Die funktionale Beschreibung in Begriffen des BDI-Ansatzes ist aus dem Alltag sehr vertraut, bringt aber auch eine große Schwierigkeit mit sich. Die Begriffe, mit denen auf der funktionalen Ebene die Handlungen und das Verhalten von Personen beschrieben werden, finden sich nicht bei der physikalischen Betrachtung der Systemkomponenten. Im Gehirn finden sich keine Gedanken, sondern Synapsen. Laut Cummins leidet der BDI-Ansatz unter einer besonders großen „Leibnizschen Lücke“ (*Leibniz's gap*) (vgl. Cummins 2000, S. 127). Der Blick ins Gehirn gibt uns keine Aufschlüsse darüber, wie Gedanken dort realisiert sind. Die Ansätze der computationalen Theorie und des Konnektionismus versuchen diese Lücke zu verkleinern, indem die funktionale Dekomposition auf Einheiten abzielt, deren computationale Realisation bekannt oder vorstellbar ist. In allen drei Fällen handelt es sich um Top-Down-Strategien, wobei die konnektionistischen Ansätze sich durch neurowissenschaftliche Erkenntnisse inspirieren lassen. Alle drei Ansätze sind nach Cummins Ausgangspunkte für die Dekomposition komplexer Fähigkeiten in einfachere Einheiten (vgl. ebd., S. 136).

Die Neurowissenschaften bieten laut Cummins eher einen Bottom-up-Ansatz und stehen damit sozusagen auf der anderen Seite der Leibnizschen Lücke (vgl. ebd., S. 134). Die neurowissenschaftliche Analyse der physikalischen Komponenten des Gehirns muss in einer Erklärung schließlich mit den funktionalen Beschreibungen der Top-down-Ansätze verbunden werden. Die neurowissenschaftlichen Erkenntnisse dienen aber auch als Quelle für Evidenz, die für und gegen bestimmte funktionale Beschreibungen sprechen kann.

Eine andere Quelle für Evidenz sind laut Cummins evolutionäre Überlegungen. Die Funktionen, welche durch eine funktionale Analyse eines Systems postuliert werden, können im Lichte von evolutionären Betrachtungen wahrscheinlicher erscheinen. Evolutionäre Argumente sollen eine bestimmte funktionale Dekomposition mit Evidenz untermauern. Allerdings sind evolutionäre Erklärungen von Funktionen laut Cummins kein Ersatz für eine kompositionelle oder mechanistische Erklärung. So kann eine evolutionäre Erklärung zwar zeigen, warum eine bestimmte Funktion als Merkmal in einer Population vorhanden ist, aber nicht wie das Gehirn sie ausführt (vgl. ebd., S.136).

Die Evolutionäre Psychologie nimmt eine spezifische funktionale Analyse des Geistes vor, welche durch evolutionäre Argumente begründet wird. Dabei wird eine spezifische kognitive Architektur postuliert, die als eine funktionale Dekomposition im mechanistischen Sinne verstanden werden kann. Ausgangspunkt der Dekomposition ist im

Fall der Evolutionären Psychologie die computationale Theorie des Geistes, welche zusammen mit dem Begriff der Modularität von Fodor übernommen wurde.

Der kompositionelle Stil hat auch in der Psychologie und noch deutlicher in den Kognitionswissenschaften, welche durch die Neurowissenschaften die heuristische Methode der Dekomposition übernommen haben, großen Einfluss.⁵⁷ Erklärungen von psychologischen Kapazitäten zielen letzten Endes darauf ab, Funktionen in Komponenten zu lokalisieren (vgl. auch Bechtel 2009). Im nächsten Abschnitt wird eine Neuformulierung der These der massiven Modularität vorgestellt, welche als Entwurf einer mechanistischen Erklärung gedeutet werden kann.

5.1.2.2 Die These der massiv modularen Organisation als Entwurf einer mechanistischen Erklärung

Der Geist aus Sicht der These der massiven Modularität in funktionale Untereinheiten zerlegt, die jeweils einen eigenen spezifischen Beitrag zu den kognitiven Kapazitäten und damit zur Verhaltenssteuerung leisten. Diese Untereinheiten werden als computationale Mechanismen verstanden, die auf einen in Bezug auf die Aufgabe spezifischen Input reagieren und einen Output liefern, der von anderen Modulen weiterverwendet werden kann oder als Verhalten sichtbar wird. Entfernt man die evolutionären und adaptationistischen Elemente der MMT lässt diese sich als These über die funktionale Organisation des Geistes neu formulieren:

These der massiv modularen (funktionalen) Organisation (MMO): Der Geist besteht aus vielen funktionalen Untersystemen, den Modulen, welche jeweils funktional spezialisiert sind, nur domänen-spezifischen Input verarbeiten und ihrer Aufgabe entsprechenden Output produzieren. Gemeinsam tragen die Module zu den kognitiven Fähigkeiten und schließlich zum Verhalten des Menschen bei bzw. erklären dieses. Dazu gehören auch „zentrale“ Prozesse wie Denken, Urteilen und Entscheidungen treffen.

⁵⁷ Natürlich finden sich in der Literatur auch kritische Ansichten zu einer mechanistischen Interpretation der Kognitionswissenschaften. Beispielsweise kritisieren Von Eckardt und Poland (2004), dass der mechanistische Ansatz nur teilweise erfassen kann, was eine Erklärung in den kognitiven Neurowissenschaften ist. Allerdings kritisieren sie explizit den Ansatz von Machamer, Darden und Craver (2000) und die mit diesem Ansatz verbundene Annahme, dass alle hierarchischen Beziehungen in einem Mechanismus Teil-Ganzes-Beziehungen sein müssen. Dieses Problem stellt sich bei der Verwendung eines offeneren Ansatzes nicht. Weiterhin können Von Eckardt und Poland auch nicht genauer bestimmen, durch welchen alternativen Ansatz Erklärungen in den kognitiven Neurowissenschaften vollständig erfasst werden können.

Die Formulierung der These der massiven Modularität als MMO vermeidet den direkten Bezug auf evolutionäre Überlegungen. Es wird deutlich, dass mit der These in dieser Form spezifische Annahmen über die funktionale Organisation des Gehirns getroffen werden. Nun wird mit der MMO nicht direkt eine bestimmte funktionale Dekomposition vorgeschlagen, wie etwa eine spezifische Liste von Modulen, sondern es werden vielmehr Bedingungen genannt, denen eine funktionale Dekomposition entsprechen sollte. Eine funktionale Dekomposition muss demnach bis zu den funktional spezialisierten, domänen-spezifischen Modulen vordringen. Weiterhin muss die funktionale Dekomposition im Sinne der MMO auch die zentralen Prozesse umfassen.

Wichtig ist es an dieser Stelle anzumerken, dass sich durch die Neuformulierung der Funktionsbegriff geändert hat. Die MMO als These über die funktionale Organisation des Geistes muss sich nicht auf die ätiologischen Funktionen der Module beziehen. Es reicht aus, hier Funktionen im Sinne der systemischen Theorie von Cummins (1975) zu interpretieren. Im Rahmen der mechanistischen Perspektive ist diese Interpretation von Funktionen durchaus sinnvoll. Wird das Verhalten eines Systems durch die Dekomposition in Teile und deren Aktivitäten untersucht, kann im Rahmen von Cummins Theorie jede Aktivität eines Teils, die zum analysiertem Verhalten etwas beiträgt, als dessen Funktion verstanden werden. Anders ausgedrückt: Jeder Effekt oder jede Aktivität kann als Funktion im Sinne von Cummins (1975) angesehen werden, wenn sie zum untersuchten Verhalten beitragen. Es ist nicht nötig, diesen spezifischen Beitrag eines Moduls als Grund für dessen Vorhandensein zu verstehen.

Die funktionalen Dekompositionen im Sinne der MMO können dann als Vorstufe zu einer mechanistischen Erklärung gesehen werden. Damit wird die MMO selbst zu einem sehr groben Entwurf für mechanistische Erklärungen des menschlichen Verhaltens. Für Piccinini und Craver (2011) stellt die Interpretation einer funktionalen Analyse im Sinne von Cummins (2000) als Entwurf einer mechanistischen Erklärung (*mechanism sketch*), eine Möglichkeit dar, die explanatorischen Projekte der Psychologie und Neurowissenschaften zu integrieren. Die funktionale Dekomposition durch die MMO, zerlegt eine kognitive Kapazität in Untereinheiten, die durch funktional spezialisierte, domänen-spezifische Module realisiert werden können. Beispielsweise könnte man annehmen, dass die Leistungen des Gedächtnisses durch eine funktionale Dekomposition in Kodierung, Lagerung und Wiederfinden erfasst werden. Laut Piccinini und Craver werden durch eine solche funktionale Dekompositionen direkte Beschränkungen

(*constraints*) aufgestellt, in Hinblick auf die Frage, welche strukturellen Komponenten als Teile des Mechanismus in Betracht kommen (vgl. Piccinini und Craver 2011, S. 293).

Eine vollständige Erklärung wird durch eine funktionale Dekomposition im Sinne der MMO noch nicht gegeben bzw. es wird gar keine Erklärung gegeben, da die Lokalisation der postulierten funktionalen Einheiten in strukturellen Komponenten ausbleibt. Die fehlende Lokalisation wird auch von Vertretern der Evolutionären Psychologie zugestanden, wobei gleichzeitig die besondere Bedeutung der funktionalen Dekomposition behauptet wird. So findet sich die Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität auch bei Barrett und Kurzban, die ihre Argumente dann auf funktionale Modularität beschränken (2006, S. 642):

In sum, it is crucial to distinguish spatial and functional modularity. The claims we make here relate only to functional modularity. We remain agnostic with regard to the way that functional specificity is implemented in the brain and look forward to the accumulating evidence from developmental neuroscience to inform the details of these processes.

Strukturelle Modularität wird bei Barrett und Kurzban „*spatial*“ genannt, meint aber offensichtlich das Gleiche. Diese Unterscheidung bei Barrett und Kurzban untermauert die Interpretation der MMO als funktionale Dekomposition. Die Evolutionäre Psychologie bringt demnach zwar Argumente für eine bestimmte funktionale Dekomposition vor, aber eine strukturelle Dekomposition bleibt aus und wird als etwas gesehen, dass durch die Neurowissenschaften noch zu leisten ist.

Die Analyse des Begriffs der Modularität in der Biologie hat gezeigt, dass es sich um einen Begriff handelt, der die Teile eines biologischen Systems erfassen soll, die zwar integriert sind, aber dennoch funktional oder strukturell unabhängig genug sind, um als Einheiten identifiziert werden zu können. Dabei muss aus mechanistischer Perspektive zwischen den zwei sich ergänzenden Begriffen der funktionalen und strukturellen Modularität unterschieden werden, da Funktionen und physikalische Strukturen sich in einem Viele-zu-Vielen-Verhältnis befinden (siehe Kapitel 2). Die im Sinne der MMO postulierten Module des Geistes können als funktionale Module im Sinne des biologischen Begriffs von Modularität betrachtet werden.

So verstanden, sollte der Begriff der funktionalen Module eng mit der Annahme verbunden sein, dass diese prinzipiell auch in physikalischen Strukturen, den strukturellen Modulen, lokalisiert werden können. Dabei sollte natürlich auch die Möglichkeiten einer komplexen Lokalisation nicht ausgeschlossen werden, d.h., eine Funktion kann auch durch

viele unterschiedliche strukturelle Komponenten realisiert werden, die jeweils einen spezifischen Beitrag zur Funktion leisten, räumlich verteilt sind oder zyklische und dynamische Organisation zeigen. Es besteht weiterhin die Möglichkeit, dass strukturelle Komponenten an vielen verschiedenen Funktionen teilhaben, oder, dass die gleiche Funktion durch verschiedene strukturelle Komponenten erfüllt werden kann.

Die Komplexität biologischer Systeme macht die Identifikation und Lokalisation von Mechanismen zu einem langwierigem Prozess, der auch durch Fehlversuche und Rückschläge gekennzeichnet ist. Gerade deshalb spielen Heuristiken wie die funktionale und strukturelle Dekomposition eine so wichtige Rolle. Welche Art von Dekomposition bei der Suche nach mechanistischen Erklärungen als Startpunkt gewählt wird ist nicht entscheidend (vgl. Bechtel und Richardson (2010 [1993], S. 90).

Soll Modularität in Fall der massiven Modularität des Geistes als biologischer Begriff ernst genommen werden, so ist er im Rahmen einer mechanistischen Perspektive als funktionale Modularität zu verstehen. Die funktionale Dekomposition im Sinne der MMO kann zwar als Entwurf einer mechanistischen Erklärung verstanden werden, als solche muss sie aber noch durch eine strukturelle Dekomposition und Lokalisation der postulierten Funktionen ergänzt werden. Wie sich weiter unten noch zeigen wird, ist eine fehlende oder prinzipiell unmögliche Lokalisation ein ernst zu nehmendes Problem für die mechanistische Strategie.

5.2 Plastizität als Einwand

Wie im ersten Kapitel schon dargestellt wurde, verweisen einige Autoren auf das Phänomen der Plastizität als Einwand gegen die Annahme der Geist sei modular. Die Analyse des Begriffs der Plastizität hat ergeben, dass Plastizität als Fähigkeit von biologischen Systemen verstanden werden sollte, sich unterschiedlichen Umweltbedingungen individuell anzupassen. Es ist nun Zeit, genauer zu betrachten inwiefern, Plastizität als Einwand gegen die Annahme der massiven Modularität verwendet wird. Dabei wird es nötig sein, die verschiedenen Aspekte, auf welche mit dem Begriff der Plastizität in der Literatur hingewiesen werden, voneinander zu trennen.

Bei genauerer Betrachtung, lassen sich drei Argumentationslinien identifizieren, in denen Plastizität als Einwand gegen die These der massiven Modularität vorgebracht wird und in denen unterschiedliche Begriffe von Plastizität verwendet werden: 1) die Plastizität der Entwicklung, 2) die Plastizität des Verhaltens und 3) die Plastizität des Gehirns oder

die neuronale Plastizität. Im ersten Fall wird Plastizität als eine Eigenschaft der Entwicklung angesehen, die gegen die Annahme der massiven Modularität sprechen soll. Im zweiten Fall wird behauptet, dass die Plastizität des menschlichen Verhaltens Voraussetzungen hat, die eine massiv modulare funktionale Organisation des Gehirns nicht erfüllen kann. Drittens, wird Plastizität als Eigenschaft des Gehirns als Fähigkeit zur ständigen Veränderung neuronaler Strukturen und Funktionen verstanden. In dieser Hinsicht soll Plastizität ein Problem für die Lokalisation von Modulen im Gehirn darstellen. Alle drei Punkte werden der Reihe nach behandelt. Vor allem der zweite und dritte Punkt werden unter einer mechanistischen Perspektive als Herausforderung für die These der massiven Modularität, verstanden als These über die funktionale Organisation des Gehirns, von Bedeutung sein.

Es wird dabei allerdings nicht darum gehen, die hier aufgeworfenen Fragen in Bezug auf die funktionale Organisation des Gehirns abschließend zu klären. Dies sollte eine Aufgabe für die empirischen Wissenschaften sein. Es geht auch nicht um eine abschließende Bewertung der These der massiven Modularität im Sinne der MMO, sondern es soll ein Verständnis davon entwickelt werden, inwiefern Plastizität überhaupt als Einwand gegen die Annahme der massiven Modularität im Lichte der bisherigen (begrifflichen) Erkenntnisse gesehen werden kann. Es wird an dieser Stelle auch nicht darum gehen, alle Erwiderungen auf Einwände und alle Lösungsversuche von Seiten der Evolutionären Psychologie zu diskutieren und zu bewerten. Vielmehr ist die Rekonstruktion und Einordnung eines möglichen Gegensatzes von Modularität und Plastizität hier das Ziel. Die verschiedenen Aspekte der Debatte und die scheinbare Opposition zwischen den Begriffen Modularität und Plastizität sollen nachvollziehbar gemacht und die Debatte so geordnet werden. Es wird gezeigt, dass in allen drei Aspekten Plastizität im Kern auf eine holistische Gegenposition verweist, die wiederum für ein Scheitern des mechanistischen Ansatzes steht.

5.2.1 Plastizität der Entwicklung

Eine erste Verwendung des Begriffs „Plastizität“ gegen die These der massiven Modularität bezieht sich auf die Entwicklungsplastizität des Gehirns. Plastizität in diesem Sinne wird als eine Eigenschaft des sich entwickelnden Gehirns verstanden. Der Begriff bezeichnet damit die Offenheit der Gehirnentwicklung gegenüber den Einflüssen und

Ansprüchen aus der Umwelt des Organismus oder gar die Abhängigkeit der Gehirnentwicklung von Input aus der Umwelt.

Zwei Aspekte können an dieser Stelle mit Hinblick auf die Diskussion um die Plastizität der Gehirnentwicklung auseinandergelassen werden. Einerseits wird in der Entwicklungsplastizität des Gehirns ein konkurrierender Kandidat für eine adaptationistische Erklärung der kognitiven Architektur des Menschen gesehen. Statt vieler einzelner Merkmale, die jeweils eine eigene Selektionsgeschichte aufweisen, wird von Kritikern der massiven Modularität vorgeschlagen, dass es sich um ein einheitliches Merkmal handelt. Ein anderer Aspekt ist die Frage, ob die Plastizität der Gehirnentwicklung durch eine stärkere Betonung der Umweltfaktoren bei der Formung des Gehirns und seiner Organisation einen Einwand gegen die These der massiven Modularität darstellt, welche angeblich einen starken Einfluss von genetischen Faktoren voraussetzen muss. Beide Aspekte werden der Reihe nach behandelt.

5.2.1.1 Plastizität als primäre Adaptation

Die Idee, dass man in der Plastizität des Gehirns ein Merkmal sehen kann, welches einen alternativen Kandidaten für eine adaptationistische Erklärung darstellt, findet sich beispielsweise bei Buller und Hardcastle (2000). Sie argumentieren, dass Module, wenn überhaupt, als sekundäre Ergebnisse des Entwicklungsprozesses gesehen werden können, aber nicht als Adaptationen zur Lösung spezifischer Probleme. Die Plastizität des Gehirns soll die eigentliche Adaptation sein, für die sich eine evolutionäre Geschichte erzählen lässt.

[I]t is a mistake to seek adaptations among the *products* of brain development – that is, among the relatively special-purpose brain structures that emerge during the course of brain development. Those products are highly plastic responses to environmental inputs. Our cognitive adaptation is, instead, the *process* that continually generates and modifies special-purpose brain structures. That is, with the possible exception of our sensory transducers, it is not the contingently stable brain structures in an adult's brain that are adaptations; rather, the brain's very *developmental plasticity* is the adaptation [...], and the relatively stable structures are byproducts of that adaptation's functioning in a particular environment. (Buller und Hardcastle 2000, S. 321, Hervorhebungen im Original)

Buller und Hardcastle sehen in den spezialisierten „Gehirnstrukturen“, welche als Module im Sinne der Evolutionären Psychologie gesehen werden können, die Produkte eines

plastischen Entwicklungsprozesses. Die Module stellen laut Buller und Hardcastle individuelle Antworten auf Einflüsse aus der Umwelt dar, nicht genetisch fixierte Antworten auf evolutionäre Probleme. Die funktional spezialisierten Module sind werden durch die Plastizität der Gehirnentwicklung hervorgebracht. Diese Eigenschaft ist laut Buller und Hardcastle die eigentliche Adaptation, d.h., die Plastizität der Gehirnentwicklung soll als Merkmal durch das Wirken der natürlichen Selektion entstanden sein. Module, verstanden als relativ stabile Produkte der Entwicklung, sind nur als Nebenprodukte anzusehen.

Dieser Einwand richtet sich gegen die MMT in ihrer ursprünglichen Form als These über die evolutionäre Entstehung des Geistes. Es wird also bestritten, dass es Selektion für eine Vielzahl von einzelnen Modulen gab, selbst wenn die Ausbildung von Modulen während der Gehirnentwicklung adaptiv (im Sinne von nützlich für den Organismus) in der aktuellen Umwelt ist. Bullur und Hardcastle behaupten, dass Module nur als sekundäre Ergebnisse des Entwicklungsprozesses gesehen werden können. Plastizität wird als die eigentliche oder primäre Adaptation gesehen. Doch lässt sich dieser Einwand halten? Worin besteht hier die Opposition von Modularität und Plastizität?

Die Opposition von Modularität und Plastizität besteht hier in der Behauptung von unterschiedlichen evolutionären Erklärungen für das Vorhandensein dieser Merkmale. Es geht um die Fragen, welche Selektionsbedingungen in der evolutionären Vergangenheit vorlagen und welche Kosten mit dem jeweiligen Merkmal verbunden sind. Wenn Modularität und Plastizität unterschiedliche Selektionsbedingungen aufweisen, so könnte man meinen, dass ein System entweder das eine oder das andere Merkmal evolvieren wird. Je nachdem, welche Selektionsbedingungen in der evolutionären Geschichte vorlagen, sollte sich Modularität oder Plastizität als Merkmal durchsetzen.

Bei den bisherigen Betrachtungen ist nun aufgefallen, dass sowohl Modularität als auch Plastizität als Anpassungen für heterogene Umwelten gehandelt werden. Doch bei genauerer Betrachtung unterscheiden sich die Arten von Umwelten, die Selektionsdruck für das eine oder das andere Merkmal erzeugen sollen. Die von der Evolutionären Psychologie postulierte Umwelt in der evolutionären Vergangenheit des Menschen ist in dem Sinne heterogen, dass es eine Vielzahl von unterschiedlichen Problemen gibt, die eine Lösung erfordern. Diese Probleme, so wird weiter angenommen, bleiben aber über lange Zeit gleich. Die Umwelt ist also in gewisser Hinsicht stabil. Dagegen wird die Umwelt, in der es Selektionsdruck für Plastizität geben soll, in einem anderen Sinn als heterogen beschrieben. Die Anforderungen, unter denen ein Selektionsdruck für Plastizität herrschen

soll, bestehen in einer Umwelt, die räumlichen und zeitlichen Wandel unterliegt. Die Umwelt ist also in gewisser Hinsicht instabil (vgl. z.B. Godfrey-Smith 2002 oder Sterelny 2003).

Die Stabilität der Umwelt hängt eng mit der Verfügbarkeit von zuverlässigen Informationen zusammen. Die Art von verfügbarer Information in einer Umwelt hat entscheidenden Einfluss auf die vorliegenden Selektionsbedingungen. Geary und Huffman (2002) entwerfen ein evolutionäres Modell, in dem die Merkmale Modularität und Plastizität mit den in der jeweiligen Umwelt verfügbaren Informationsmustern in Verbindung gebracht werden. Beide Merkmale bringen spezifische Vorteile und Kosten mit sich. Modularität steht dabei für stärkere genetische Begrenzung der Entwicklungsmöglichkeiten, welche im Fall von zuverlässiger, stabiler Information vorteilhaft ist. Plastizität hingegen wird mit größerer Offenheit und Einflussnahme der Umwelt auf Entwicklungsentscheidungen verbunden, was Vorteile in Bezug auf variierende Umweltbedingungen bedeutet: „The gist is that constraint and plasticity are the evolutionary result of invariant and variant information patterns, respectively, that covaried with survival or reproductive outcomes during the species’ evolutionary history” (Geary und Huffman 2002, S. 691).

Modularität und Plastizität werden in der Debatte also als konkurrierende Merkmale betrachtet mit unterschiedlichen Selektionsbedingungen (stabile Umwelt vs. instabile Umwelt). Der Streit dreht sich in dieser Hinsicht darum, ob der Geist als Ganzes eine Adaptation ist oder seine Teile jeweils Adaptationen sind. Der Begriff der Plastizität verweist in gewisser Weise so auf eine holistische Sichtweise auf das Phänomen der Kognition.

Wie ist dieser Aspekt in der Debatte zu bewerten? Die Annahme, dass Plastizität die eigentliche Adaptation sei, ist ein Einwand gegen die MMT und beruht auf evolutionären Überlegungen, die unterschiedliche Selektionsbedingungen für Modularität und Plastizität postulieren. Die MMT, so wurde weiter oben dargestellt, kann allerdings auch im Sinne der MMO als These über die funktionale Organisation des Geistes interpretiert werden. In diesem Sinne wird mit der MMO eine funktionale Dekomposition des Geistes vorgeschlagen. Die evolutionäre Argumentation soll die vorgeschlagene Dekomposition überzeugender machen und mit Evidenz untermauern, ist aber nicht mit der MMO gleichzusetzen.

Der evolutionäre Einwand ist im Rahmen der mechanistischen Perspektive auf die MMO nicht tragend. Der Streit dreht sich hier eher darum, wie die Entwicklungsprozesse

beschaffen sind, welche die modulare kognitive Architektur hervorbringen. Der Verteidiger einer MMO kann sich darauf zurückziehen, dass seine These durchaus mit der Annahme vereinbar ist, dass die behauptete kognitive Architektur durch einen plastischen Entwicklungsprozess hervorgebracht wird und, dass Module nicht direkt das Resultat von vorhergegangener Selektion sind.

5.2.1.2 Plastizität betont die Rolle von Umweltfaktoren bei der Entwicklung einer kognitiven Organisation

Die Opposition zwischen der Entwicklungsplastizität des Gehirns und der massiven Modularität lässt sich einerseits auf die Annahme unterschiedlicher, evolutionärer Szenarien zurückführen. Anstatt die Produkte des Entwicklungsprozesses als Adaptationen zu verstehen, sollen wir laut Buller und Hardcastle (2000) den Prozess selbst als Adaptation verstehen. Gleichzeitig wird von Buller und Hardcastle zugestanden, dass funktional spezialisierte Module möglicherweise zumindest als Produkte des Entwicklungsprozesses eine Rolle spielen. Trotzdem betonen sie die „allgemeine Lösung“, die ein plastischer Entwicklungsprozess darstellt. Buller und Hardcastle unterstellen, dass die von der Evolutionären Psychologie postulierten, spezialisierten Module und damit die funktionale Organisation des Gehirns unter der Kontrolle von Genen stehen müssten. Die Offenheit des Entwicklungsprozesses, die „allgemeine Plastizität“ (*general plasticity*) soll die Annahme, dass die Ausbildung von spezialisierten Modulen unter genetischer Kontrolle⁵⁸ steht, untergraben.

The processing roles of neurons are not laid down in advance by a ‘genetic program’. Genes play a role, of course, in synthesizing the proteins that construct the initial proliferation of neurons and their connections. But gene expression is not involved in sculpting, and therefore it cannot explain, the ‘final’ form that brain structures take. (Buller und Hardcastle 2000, S. 316)

Dieser Aspekt der Debatte um die massive Modularität lässt sich als Teil der Anlage-Umwelt-Debatte beschreiben. Es geht hier um die Stärke des Einflusses genetischer Faktoren und Umweltfaktoren auf den Entwicklungsprozess. Dieser Aspekt ist mit der Diskussion um die richtige evolutionäre Beschreibung der kognitiven Fähigkeiten eng

⁵⁸ Die Redeweise von „genetischer Kontrolle“ meint in dieser Hinsicht, dass die Ergebnisse oder Endpunkte eines Entwicklungsprozess als genetisch determiniert anzusehen sind. D.h., Umweltfaktoren haben keinen oder nur sehr geringen Einfluss auf die Richtung eines Entwicklungsprozesses, wenn dieser unter genetischer Kontrolle steht.

verbunden, da eine starke Einflussnahme von Umweltfaktoren gegen eine genetische Fixierung von Modulen sprechen soll. Die genetische Beschränkung wäre aber aus Sicht der Kritiker notwendig, wenn Module als Adaptationen verstanden werden sollen. Trotzdem stellt die Frage nach dem Anlage-Umwelt-Verhältnis einen eigenständigen Aspekt in der Debatte dar, welcher sich weiter in zwei Unterpunkte gliedern lässt.

Der erste Punkt betrifft die Frage nach der Anzahl der Gene, die für eine genetische Kontrolle des Entwicklungsprozesses nötig sind. Das Gehirn, so Buller und Hardcastle, ist ein extrem komplexes Organ, welches Millionen von Neuronen und die Verbindungen zwischen diesen enthält. Wäre die Entwicklung jedes Neurons und jeder Verbindung genetisch determiniert, so würden viel mehr Gene gebraucht als im menschlichen Genom zu finden sind (vgl. Buller und Hardcastle 2000, S. 314). Im menschlichen Genom wären demnach gar nicht genug Informationen enthalten, um die vollständige Struktur des Gehirns zu spezifizieren. Stattdessen lässt das verfügbare genetische Material die Struktur des Gehirns unterbestimmt.

Sarnecki (2007, S. 532-533) kann deutlich machen, dass für die genetische Kontrolle eines Entwicklungsprozesses nicht die Anzahl von beteiligten Genen entscheidend ist. Die Ergebnisse der Entwicklungsbiologie zeigen auch, dass Gene kaskadenförmige Aktivierungssequenzen auslösen können, in denen die von einem Gen produzierten Proteine die Expression anderer Gene manipulieren können. So sind bei der Entwicklung von Armen und Beinen fast die gleichen Gene beteiligt. Nur einige wenige Gene sorgen dafür, dass zwei funktional und physikalisch sehr unterschiedliche Gliedmaßen entstehen. Diese komplexen, genetischen Mechanismen sollen in der Lage sein, auch im Fall der Gehirnentwicklung die Ausbildung funktionaler Strukturen zu erklären. Die Anzahl der Gene ist letztendlich nicht entscheidend für die Frage, ob der Entwicklungsprozess unter der Kontrolle von genetischen Faktoren oder Umweltfaktoren steht.

Der zweite Punkt betrifft nun genau diese Frage. Die Vertreter der massiven Modularität ignorieren laut Buller und Hardcastle (2000) die große Bedeutung, die Umweltfaktoren bei der Formung der neuronalen Strukturen haben. Buller und Hardcastle führen Ergebnisse aus der Kognitionsforschung an, die zeigen, dass die Ausbildung von funktionsfähigen neuronalen Strukturen von Input aus der Umwelt abhängig ist. Wird beispielsweise ein Auge während der Entwicklung des visuellen Systems verschlossen gehalten, so dass keine oder nur wenige Informationen über den Sehnerv in die zuständigen Areale des Cortex fließen, bleibt das Auge funktional blind. Obwohl gezeigt werden kann, dass der Sehnerv später im adulten Organismus normal arbeitet und Signale

an den Cortex schickt, wurden die entsprechenden Strukturen scheinbar nicht ausgebildet, so dass die Signale nicht verarbeitet werden können. Ähnliche Ergebnisse zeigen sich beim Blockieren von auditiven Input für die Verarbeitung von Sprache (vgl. Buller und Hardcastle 2000, S. 315).

Stellen diese Ergebnisse einen Einwand gegen die Annahme der massiven Modularität dar? Aus zwei Gründen stellen die Befunde, die Buller und Hardcastle anführen keinen Einwand gegen die These der massiven Modularität dar. Erstens zeigt die Abhängigkeit der Entwicklung von Input aus der Umwelt nicht, dass der Entwicklungsprozess auch durch einen aktiven Mechanismus kontrolliert wird. Die Fälle, die Buller und Hardcastle anführen, zeigen eher die Sensitivität anstatt die Plastizität des Entwicklungsprozesses (vgl. Sarnecki 2007, S. 536). Die Reaktionen auf Input aus der Umwelt sind im Fall des visuellen Systems invariant und beim Ausbleiben des Inputs werden einfach gar keine funktionalen Strukturen ausgebildet. Zumindest teilweise lässt sich also die Gehirnentwicklung auch mit dem Begriff der Sensitivität beschreiben, wie er im dritten Kapitel bestimmt wurde. Ist der Input, auf den der Entwicklungsprozess angewiesen ist, mit einem relativ stabilen Umweltfaktor verbunden, dann ist es auch möglich, dass ein Großteil der resultierenden Strukturen im Vorfeld determiniert ist. Selbst wenn der Entwicklungsmechanismus, der die funktionale Organisation und die entsprechenden Strukturen des Gehirns hervorbringt, von einem Input aus der Umwelt abhängig ist, heißt das noch nicht, dass die Ergebnisse der Entwicklung ständig andere sind (vgl. Sarnecki 2007, S. 538). Eine modulare funktionale Organisation könnte trotz Abhängigkeit von Umweltfaktoren ein stabiles Ergebnis der Entwicklung sein.

Zweitens so lässt sich einwenden, dass die Argumente von Buller und Hardcastle, wenn überhaupt, Einwände gegen die evolutionären Argumente der MMT darstellen. Die massive Modularität im Sinne der MMO möchte uns etwas über den Mechanismus sagen, der Verhalten hervorbringt, und nicht darüber, wie dieser Mechanismus entstanden ist. Die MMO geht davon aus, dass eine modulare, funktionale Organisation des fertig entwickelten Gehirns vorliegt. Es spielt keine Rolle, ob diese modulare Organisation durch einen stark genetisch eingeschränkten oder einem stärker durch Umweltfaktoren beeinflussten Entwicklungsprozess hervorgebracht wird. Auch Barrett und Kurzban (2006, S. 640) betonen, dass die These der massiven Modularität die funktionale Organisation des vollständig entwickelten Gehirns betrifft: „Architectural modularity refers to the endpoints of development – the degree to which the phenotype is ‘chunked’ into functional components.“ Ganz im Sinne der Interpretation der These der massiven Modularität als

MMO erhaben die Verteidiger der massiven Modularität den Anspruch, dass die Beschreibung der kognitiven Architektur auch mit Berücksichtigung eines Entwicklungsprozesses korrekt ist. In diesem Entwicklungsprozess kann die Interaktionen von genetischen Faktoren und Umweltfaktoren eine wichtige Rolle spielen (vgl. Barrett und Kurzban 2006, S. 637).

Aus mechanistischer Perspektive besteht kein Gegensatz zwischen der Entwicklungsplastizität (*developmental plasticity*) und einer modularen kognitiven Architektur des Gehirns im Sinne der MMO. Die MMO postuliert in dieser Hinsicht eine bestimmte Art von funktionaler Dekomposition, welche als ersten Schritt auf der Suche nach einer mechanistischen Erklärung für die kognitiven Kapazitäten und das Verhalten des Menschen verstanden werden kann. Mit der Frage nach der Bedeutung und dem Einfluss von genetischen Faktoren und Umweltfaktoren ändert sich das zu betrachtende Phänomen. Es handelt sich dann um die Frage nach einem Mechanismus, der die Entwicklung des Gehirns und dessen Ergebnis erklären soll. Die funktionale Organisation wird damit selbst zum Phänomen, welches als erklärungsbedürftig erscheint.

5.2.2 Plastizität des Verhaltens

Menschen werden in ihrem Verhalten häufig als besonders plastisch beschrieben.⁵⁹ Menschen und andere Tiere, so die Kritiker der massiven Modularität, können unglaublich vielfältiges Verhalten hervorbringen, das von sehr viel mehr abzuhängen scheint als von angeborenen kognitiven Mechanismen. Die Plastizität des Verhaltens bezieht sich auf zwei Aspekte des menschlichen Verhaltens. Zum einen können Menschen unter sehr unterschiedlichen Umweltbedingungen angemessenes Verhalten erzeugen. Das Verhalten von Menschen ist allerdings nicht nur durch äußere Umweltfaktoren beeinflusst, sondern auch durch die jeweiligen individuellen Erfahrungen, das kulturelle Umfeld, und viele weitere Faktoren.⁶⁰ Das Verhalten von Menschen zeigt also eine Kontextabhängigkeit. Weiterhin sind Menschen darüber hinaus dazu fähig, vollkommen neue Verhaltensweisen zu erlernen, und zeigen Kreativität im Umgang mit neuen Problemen. Die Kritiker nutzen den Verweis auf die Verhaltensplastizität des Menschen, um die These der massiven

⁵⁹ In der Literatur findet sich häufig auch der Ausdruck „Flexibilität des Verhaltens“. In den meisten Fällen wird dieser gleichbedeutend mit Plastizität gebraucht.

⁶⁰ Häufig wird darauf hingewiesen, dass sich die Plastizität des menschlichen Verhaltens in der Diversität der menschlichen Kulturen zeigt: „[C]ultural diversity has always been taken to show how plastic the human mind is, whereas the modularity of thought thesis seems to deny that plasticity“ (Sperber 1996, S.120).

Modularität unplausibel erscheinen zu lassen. Es wird die Vereinbarkeit der massiven Modularität (einer funktional spezialisierten, modularen Organisation des Geistes) und der Plastizität des Verhaltens in Frage gestellt (z.B. Sterelny 2012, S. 5). Die Vertreter der These der massiven Modularität sehen in der Plastizität des menschlichen Verhaltens selbst häufig eine zentrale Herausforderung (z.B. Sperber 1996, Barrett und Kurzban 2006 und Carruthers 2006).

Im Folgenden wird zunächst die Problematik, welche mit dem Begriff der Verhaltensplastizität verbunden ist, betrachtet und aus Sicht der mechanistischen Perspektive eingeschätzt. Weiterhin werden Alternativen zu einer massiv modularen, kognitiven Architektur vorgestellt, die laut Kritikern besser in der Lage sein sollen, das menschliche Verhalten und dessen Plastizität zu erklären. Die alternativen Architekturen (Alternativen zur MMO) enthalten häufig ein holistisches Element.

5.2.2.1 Kontextabhängigkeit, Lernen und Kreativität als Problem für die These der massiven Modularität

Die generelle Idee hinter dem Verweis auf die Plastizität des Verhaltens lässt sich folgendermaßen beschreiben: Wäre das menschliche Gehirn in funktionale Module organisiert, die dadurch gekennzeichnet sind, dass sie nur auf spezifischen Input reagieren und spezifischen Output zur Verfügung stellen, dann könnten wir nicht die Diversität des menschlichen Verhaltens beobachten, welche durch die Kontextabhängigkeit und die kulturelle Diversität von Verhalten zum Ausdruck kommt. Es gibt also bestimmte Beobachtungsdaten, die gegen die Annahme der massiven Modularität als These über die funktionale Organisation des Gehirns sprechen sollen. Wie kann diese Linie der Argumentation im Lichte der bisherigen Erkenntnisse bewertet werden? Stellt sie eine wirkliche Herausforderung für die MMO dar?

Zwei Herausforderungen für die MMO können hier entsprechend den beiden oben genannten Aspekten der Verhaltensplastizität voneinander unterschieden werden (vgl. Barrett und Kurzban 2006, S. 633): 1) Die Behauptung, dass die Kontextabhängigkeit des menschlichen Verhaltens nur durch allgemeine, domänen-übergreifende Einheiten im Geist zu erklären ist. 2) Die Behauptung, dass Kreativität und Lernen ein Problem für die These der massiven Modularität darstellen, welche den Umgang mit neuen Problemen nicht erklären kann.

Wie Menschen auf eine bestimmte Situation reagieren, welches Verhalten sie als Antwort hervorbringen, ist nicht einfach von der jeweiligen Situation abhängig, sondern von vielen weiteren Faktoren, wie der individuellen Erfahrung, den individuellen Vorlieben, dem kulturellen Umfeld und anderen sozialen Faktoren. Wie jemand z.B. auf eine Beleidigung reagiert ist davon abhängig, von wem sie ausgesprochen wird, in welchem sozialen Umfeld sie ausgesprochen wird, welche kulturelle Bedeutung eine Beleidigung hat, usw. Der gleiche Stimulus kann in unterschiedlichen Situationen zu unterschiedlichsten Ergebnissen führen. Darüber hinaus können die Reaktionen auch von Mensch zu Mensch sehr unterschiedlich ausfallen. Diese Kontextabhängigkeit von Verhalten, so die Idee, ist nur durch domänen-übergreifende Fähigkeiten zu erklären.

Die These der massiven Modularität wird also durch die Postulierung von domänen-übergreifenden (*domain-general*) Fähigkeiten herausgefordert. Die Kontextabhängigkeit des menschlichen Verhaltens soll nur durch die Annahme eines „Zentralrechners“ oder von Untersystemen zu erklären sein, die allgemeinere Domänen haben und die verschiedenen Informationen des sensorischen Inputs und der bereits gespeicherten Erfahrungen zusammenbringen können. Kandidaten für solche Systeme sind das Gedächtnis, analoges Schließen oder verschiedene Formen des logischen Schließens (vgl. Barrett und Kurzban 2006, S. 633). Beispielsweise können im Gedächtnis alle möglichen Arten von Information abgelegt werden, daher scheint es sich nicht um ein spezialisiertes System im Sinne der MMO zu handeln.

Die klassische Antwort auf diese Art von Einwänden findet sich bei Tooby und Cosmides (1992, S. 113). Flexibilität des Verhaltens im Sinne der Kontextabhängigkeit werde nicht durch das Hinzufügen von domänen-übergreifenden Untersystemen erreicht. Stattdessen erkläre laut Tooby und Cosmides die Vielzahl der funktional spezialisierten Module die Fähigkeit des Menschen, sein Verhalten an unterschiedliche Kontexte anzupassen. Auch moderne Vertreter der massiven Modularität argumentieren in diese Richtung. So halten Barrett und Kurzban im Fall des Gedächtnisses dagegen, dass in aktuellen Ansätzen in den Kognitionswissenschaften Untereinheiten postuliert werden (z.B. *visuospatial sketchpad*, *phonological loop* und *episodic buffer*), die als funktional spezialisierte, domänen-spezifische Module betrachtet werden können. Gemeinsam sollen diese spezialisierten Module das Arbeitsgedächtnis bilden und in der Lage sein, Informationen zu integrieren (vgl. Barrett und Kurzban 2006, S. 634).

Die Erwiderung der Evolutionären Psychologie ist an dieser Stelle zwar nachvollziehbar, aber nicht vollkommen überzeugend. Kontextabhängigkeit scheint doch

zu erfordern, dass Module mit unterschiedlichen Domänen aufeinander Einfluss nehmen können. So scheint beispielsweise die Arbeitsweise eines Moduls für Partnerwahl davon abzuhängen, welche Schönheitsideale in einer Kultur verbreitet sind, welche persönlichen Vorlieben sich entwickelt haben, wie der eigene „Marktwert“ eingeschätzt wird und viele andere Faktoren. Es ist nicht leicht zu überschauen, wie all diese Informationen durch die dafür spezialisierten Module aufgenommen und dann von weiteren spezialisierten Modulen zusammengeführt werden könnten, so dass sie dann als Input für das Modul für Partnerwahl zur Verfügung stehen. Möglicherweise ist ein hohes Maß an kausalen Interaktionen zwischen Modulen dafür nötig.

Genau dies scheint auch Carruthers (2006) im Sinn zu haben, wenn er argumentiert, dass die Flexibilität und Kontextabhängigkeit des menschlichen Denkens (und damit des Verhaltens) durch eine kognitive Architektur erfasst werden kann, die nur aus domänenspezifischen Modulen besteht. Wir müssen laut Carruthers nur zulassen, dass die domänenspezifischen Module miteinander interagieren und Feedback austauschen (vgl. Carruthers 2006, S. 218 ff.). Doch damit wird das Problem nicht gelöst, sondern die Idee der Modularität selbst untergraben, wie sich weiter unten noch zeigen wird. Es bleibt weiterhin unklar, wie viel Interaktion nötig ist, um das Phänomen der Kontextabhängigkeit des menschlichen Verhaltens im Rahmen einer massiv modularen Architektur zu erfassen.

Die zweite Herausforderung für die MMO ist das Problem des Neuen. Menschen lernen neue Verhaltensweisen und sind kreativ im Umgang mit völlig neuen Problemen. Der Umgang von Menschen mit vollkommen neuen Situationen ist als besondere Form der Verhaltensplastizität anzusehen, welche eine massiv modulare kognitive Architektur nicht erklären können soll.

Besteht der kognitive Apparat des Menschen nur aus einer festen Anzahl von funktional spezialisierten und domänen-spezifischen Modulen, stellt sich die Frage, wie neue Typen von Informationen verarbeitet werden können (vgl. Barrett und Kurzban 2006, S. 635). Module im Sinne der massiven Modularität sind durch charakteristische Inputs und Outputs gekennzeichnet. Neue Probleme stellen möglicherweise Input bereit, der keiner der bereits vorhandenen Domänen entspricht. Tätigkeiten wie beispielsweise Autofahren oder Schachspielen stellen keine Probleme dar, die in der evolutionären Geschichte des Menschen von Bedeutung waren. Es kann, so könnte man den Kritiker deuten, also kein evolviertes Modul geben, welches die entsprechenden Stimuli beim Autofahren als Input verarbeiten kann.

Barrett und Kurzban halten dagegen, dass eine modulare kognitive Architektur neue Stimuli dadurch verarbeiten könne, dass modulare Systeme allgemein über die Fähigkeit verfügen neue Kombinationen von schon vorhandenen Elementen zu erstellen. Autofahren, so Barrett und Kurzban, sei beispielsweise durch die neuartige Kombination vorhandener Wahrnehmungsmodule und motorischer Module möglich. Die Fähigkeit der Neukombination von bereits vorhandenen Elementen sei eine Eigenschaft von vielen evolvierten Systemen. Barrett und Kurzban nennen in diesem Zusammenhang auch das Immunsystem. Wie sich im letzten Kapitel gezeigt hat, spielt die Neukombination von strukturellen Elementen bei der Produktion von Variation in den B-Zellen-Rezeptoren tatsächlich eine wichtige Rolle bei der Erklärung von Plastizität erster und zweiter Ordnung. Das Immunsystem ist in der Lage, durch einen Selektionsprozess Antworten auf neuartige Erreger zu produzieren und diese Antworten im immunologischen Gedächtnis zu „speichern“.

Mit Berücksichtigung der Ergebnisse aus dem letzten Kapitel ist die Antwort von Barrett und Kurzban an dieser Stelle aber nicht wirklich befriedigend, da im Fall des Immunsystems die Kombination von strukturellen Elementen die entscheidende Rolle spielt, wenn es um die Produktion von Variation geht. Dagegen wurden zur Charakterisierung der kognitiven Module alle strukturellen Kriterien aufgegeben. Auch der Mechanismus der Neukombination und Auswahl bleibt im Fall der kognitiven Module unklar. Gibt es Module die für die Bewertung von unbekanntem Input zuständig sind? Müssten diese nicht domänen-übergreifend Input auswerten können? Oder gibt es Module für die zufällige Neukombination von vorhandenen Elementen? Wie entsteht eine Passung zwischen den möglichen Neukombinationen aller vorhandenen Module und der zu bewältigenden neuen Aufgabe? Weiter unten wird es zwar noch um hypothetische Mechanismen gehen, die Plastizität im Verhalten durch Variation und Selektion erklären sollen, aber die hier offen gebliebenen Fragen stellen auch für diese Selektionstheorien ein Problem dar.

Die mechanistische Perspektive kann deutlich machen, inwiefern die Plastizität des Verhaltens als Problem für die These der massiven Modularität sinnvoll interpretiert werden kann. Wie im zweiten Kapitel dargestellt wurde, müssen Module in einer funktionalen oder strukturellen Dekomposition bestimmte Kriterien erfüllen. Die Kriterien sind (a) Interne Integration, (b) relative Unabhängigkeit, (c) Beständigkeit über eine ausreichende Zeitspanne als identifizierbare Einheiten und (d) iterative Verwendung bzw. Wiederverwendung beim Aufbau größerer Einheiten oder anderer Systeme.

Nun scheint die Verhaltensplastizität die Kriterien (a) interne Integration und (b) relative Unabhängigkeit in Frage zu stellen. Die Kontextabhängigkeit des Verhaltens könnte domänen-übergreifende Untersysteme voraussetzen, um die Informationen aus verschiedenen Modulen zusammenzuführen, wie etwa bei der Partnerwahl. Was in einem „Modul“ an computationalen Prozessen abläuft, so könnte man die Kritik ausführen, hängt stark davon ab, was in anderen „Modulen“ passiert und welche Informationen bereits gespeichert sind. Ein „Zentralrechner“ oder ein domänen-übergreifendes Untersystem kann möglicherweise nicht weiter in funktionale Untereinheiten zerlegt werden, sondern erfordern eine hohe Integration der Teile und Abhängigkeit zwischen den Teilen. Dies widerspricht vor allem der Forderung von Kriterium (b) nach wenigen kausalen Wechselwirkungen zwischen Modulen. Daher kann der oben genannte Lösungsvorschlag von Carruthers (2006) auch nicht überzeugen. Erlauben wir zu viel kausale Interaktion zwischen Teilen eines Systems, so wird fraglich, ob diese Teile wirklich als Module interpretiert werden können. Werden die Kriterien (a) und (b) nicht erfüllt, scheint die funktionale Dekomposition ab einem gewissen Punkt zu scheitern. Wenn die Operationen der Untersysteme in hohem Maße voneinander abhängig sind, müssen diese vielleicht doch als Einheit betrachtet werden. Im nächsten Abschnitt werden Alternativen zur massiv modularen Architektur vorgestellt, die versuchen der Verhaltensplastizität gerecht zu werden, indem sie ein holistisches Element aufnehmen.

5.2.2.2 Alternative kognitive Architekturen

Die MMO verlangt von einer Dekomposition, den Geist vollständig in funktional spezialisierte und domänenspezifische Module zu zerlegen. Es gibt eine konkurrierende These über die kognitive Architektur des Menschen, die ihren Ursprung in Forschungsbereichen der kognitiven Psychologie hat, die sich vor allem mit dem Ziehen von Schlussfolgerungen und anderen rationalen Vorgängen befasst (vgl. Eraña 2011, S. 855). Die so genannte „Duale-Prozess-Theorie“ postuliert, dass es zwei unterschiedliche Arten der Informationsverarbeitung im menschlichen Gehirn gibt. Zwar lassen sich verschiedene Spielarten dieser Theorie unterscheiden (vgl. z.B. Evans 2008), aber im Kern unterstellen alle Duale-Prozess-Theorien, dass der kognitive Apparat des Menschen zwei unterschiedliche Arten von computationalen Systemen beherbergt.

Das erste System (S1) wird in der Regel durch Eigenschaften wie automatische, schnelle und unbewusst Verarbeitung, domänenspezifischen Input und Zerlegbarkeit in

funktionale Einheiten beschrieben (vgl. Eraña 2011, S. 858). Das S1-System kann dementsprechend als modular im Sinne der MMO angesehen werden. D.h., die Duale-System-Theorie nimmt an oder ist zumindest mit der Annahme vereinbar, dass ein Teil des kognitiven Apparates des Menschen aus funktional spezialisierten Modulen besteht (vgl. Eraña 2011, S. 858). Das zweite System (S2) wird typischerweise durch entgegengesetzte Eigenschaften beschrieben. Dazu gehören kontrollierte und langsame Verarbeitung, domänenübergreifender Input und bewusster Zugriff (vgl. Eraña 2011, S. 858). Typischerweise wird angenommen, dass das S2-System an kognitiven Aufgaben beteiligt ist, die eine Integration von Informationen aus verschiedenen Quellen erfordert. Dazu gehören beispielsweise das Treffen von Entscheidungen, Planen, das Ziehen von Schlüssen und kognitive Kontrolle über instinkthafte Handlungen (vgl. ebd., S. 862). Diese kognitiven Aufgaben lassen sich auch leicht mit der Verhaltensplastizität des Menschen, der Kontextabhängigkeit des Verhaltens und dem Lernen neuer Verhaltensweisen in Verbindung bringen.

Die These der massive Modularität und Duale-Prozess-Theorien unterscheiden sich vor allem in der Annahme oder Zurückweisung der Kompositionsthese, wonach der Geist vollständig in Module zerlegt werden kann. Die Dualen-Prozess-Theorien geben eine alternative Antwort auf die Frage, wie der Geist oder das Gehirn funktional zerlegt werden sollten. In gewisser Hinsicht können sie als Zwischenlösungen oder Kompromisse im Streit zwischen Modularität und Holismus gesehen werden. Zumindest wird die Kritik an der These der massiven Modularität durch den Verweis auf Plastizität von einigen Vertretern der Dualen-Prozess-Theorie ernst genommen.

Beispielsweise versucht Frederick Toates (2005) zu zeigen, dass das Programm der Evolutionären Psychologie durch eine Verbesserung und Verfeinerung zu verteidigen ist. Die kognitive Architektur, die dabei entworfen wird, kann auch als eine Duale-Prozess-Theorie angesehen werden. So schlägt Toates vor, dass das menschliche Verhalten durch zwei unterschiedliche Systeme kontrolliert wird. Die Motivation von Toates besteht darin, dass sein verbessertes Modell der menschlichen Kognition die typische Kritik am Modell der Evolutionären Psychologie entkräften soll. Zu den Kritikpunkten, die Toates behandelt, gehört die problematische Vereinbarkeit von Modularität mit der Kontextabhängigkeit des Verhaltens und kultureller Variabilität von Verhalten (vgl. Toates 2005, S. 306). Das S1-System wird von Toates als online Kontrolle des Verhaltens beschrieben, da es direkte und schnelle Reaktionen auf spezifischen Input produziert. Dagegen wird das S2-System als offline Kontrolle des Verhaltens interpretiert, die auch Einfluss auf die Reaktionen des S1-

Systems haben kann. Die Zwei-System-Architektur von Toates ist nicht nur in Bezug auf den Holismus ein Kompromiss, sondern stellt eine explizite Reaktion auf die von Kritikern der MMO betonte Plastizität und Flexibilität des Verhaltens dar. „In such terms, the on-line layer described here would appear to correspond to the modules of EP whereas the off-line layer would correspond to the plasticity championed by EP’s critics (Toates 2005, S. 324).

Auch wenn Duale-Prozess-Theorien versuchen, auf Ergebnissen der Evolutionären Psychologie aufzubauen, so scheint es sich eigentlich um einen Rückzug auf die alte Position von Fodor (1983) zu handeln, der ebenfalls schon den Geist als aus zwei Arten von Systemen bestehend betrachtete (siehe oben). Allerdings lässt sich auch ein wichtiger Unterschied zwischen Dualen-Prozess-Theorien und Fodors Position feststellen. Während Fodor (1983) die Unterteilung von modularen und nicht-modularen Teilen des Gehirns mit der Unterteilung in periphere und zentrale Systeme gleichsetzt, ist dies bei Dualen-Prozess-Theorien nicht der Fall. Die Unterscheidung zwischen S1- und S2-System wurde laut Eraña (2011, S. 862) eingeführt, um das menschliche Verhalten beim Schlussfolgern zu erklären. Dies schließt nicht aus, dass einige Module aus dem S1-System auch an Schlussfolgerungsvorgängen beteiligt sein können. Die Unterscheidung zwischen S1- und S2-System lässt sich nicht einfach auf Fodors Unterscheidung zwischen peripheren (Input-produzierenden) und zentralen (Input-verarbeitenden) Systemen abbilden.

Versucht man die Duale-Prozess-Theorien aus mechanistischer Perspektive zu deuten, so könnte man sagen, dass Dekomposition und Lokalisation nur bis zu einem gewissen Punkt möglich sind. Bestimmte Systemteile lassen sich nicht weiter zerlegen, sondern müssen holistisch betrachtet werden. Dementsprechend scheitern die Heuristiken der Dekomposition und Lokalisation in Bezug auf bestimmte Teile des Gehirns, d.h., das mechanistische Programm wird für diese Bereiche zurückgewiesen.

5.2.3 Plastizität des Gehirns: Das Problem der Lokalisation

Ein dritter Aspekt in der Debatte um die massive Modularität wird häufig mit den Begriffen der neuronalen Plastizität oder der Plastizität des Gehirns herausgegriffen. Die Plastizität des Gehirns weist auf das Problem der Lokalisation hin, welches im Wesentlichen die Schwierigkeit aufzeigt, Funktionen im Fall des Gehirns auf konkrete physikalische Strukturen abzubilden. Das Problem der Lokalisation, so wird sich zeigen, ist aus mechanistischer Perspektive am schwerwiegendsten, da es die Möglichkeit einer

mechanistischen Erklärung des Systemverhaltens im Fall des Gehirns insgesamt in Frage stellt. Es wird zunächst genauer dargestellt, welche Phänomene durch die Begriffe herausgegriffen werden und worin das Problem der Lokalisation besteht. Anschließend wird die Frage thematisiert, warum eine rein funktionale Dekomposition eines Systems überhaupt problematisch ist. Ein Vertreter der massiven Modularität könnte sich ja darauf zurückziehen, dass die gelieferte funktionale Dekomposition bereits eine Erklärungsleistung darstellt. Dies kann im Lichte der bisherigen Ergebnisse allerdings nicht als akzeptable Lösung erscheinen.

5.2.3.1 Das Gehirn als ein System, das ständigem Wandel unterworfen ist

Der hier behandelte Aspekt der Plastizität des Gehirns ist eng mit der Idee der Entwicklungsplastizität verbunden, die weiter oben schon behandelt wurde. Die grundlegende Idee ist, dass das Gehirn nicht so etwas wie einen Endpunkt der Entwicklung erreicht, sondern während der ganzen Lebensspanne eines Organismus konstantem Wandel ausgesetzt ist. Kritiker wie Buller und Hardcastle (2000) und Ward (2008) sehen in der Entwicklungsplastizität des Gehirns einen Einwand gegen die genetische Determination der funktionalen und strukturellen Eigenschaften des Gehirns. Doch auch abseits von der Anlage-Umwelt-Frage verweist der Begriff der Plastizität des Gehirns auf eine Problematik im Verhältnis von Modularität und Plastizität.

In der Literatur werden die Begriffe „Plastizität des Gehirns“ und „neuronale Plastizität“ zum Teil synonym genutzt, um auf das gleiche Phänomen Bezug zu nehmen: die lebenslange Anpassungsfähigkeit des Gehirns an neue Umstände.⁶¹ Die synonyme Verwendung der beiden Begriffe ist aber eigentlich ungenau. Neuronale Plastizität bezieht sich auf eine Eigenschaft von Nervenzellen, während die Plastizität des Gehirns auf eine Eigenschaft des ganzen Gehirns verweist. Nervenzellen passen beispielsweise die Stärke der synaptischen Verbindungen mit anderen Neuronen an. Auf der Ebene des Gehirns lassen sich dagegen Phänomene der funktionalen Umorganisation beobachten, z.B. wenn wichtige Funktionen nach einer Beschädigung von neuen Gehirnregionen übernommen werden. Allerdings sind enge Verbindungen zwischen beiden Phänomenen anzunehmen. So ist neuronale Plastizität möglicherweise die Voraussetzung für die Plastizität des Gehirns.

⁶¹ Chuck Ward nutzt beispielsweise den Begriff der neuronalen Plastizität und sieht darin einen Verweis auf die Wandelbarkeit der funktionalen Organisation des Gehirns (Ward 2008, S. 242).

Ptito und Desgent (2007) geben eine Übersicht von Formen der Plastizität im Gehirn am Beispiel des Systems für visuelle Wahrnehmung. Dabei führen sie auch so genannte sensitive oder kritische Perioden der Gehirnentwicklung als Formen von Plastizität auf. Diese sollten allerdings im Sinne der Unterscheidung zwischen Plastizität und Sensitivität, die im dritten Kapitel eingeführt wurde, als Fälle von Sensitivität der Entwicklung aufgefasst werden. Der Entwicklungsmechanismus ist an bestimmten Zeitpunkten von einem externen Input abhängig. Die Entwicklung des visuellen Systems ist beispielsweise in einer frühen Phase nach der Geburt von visuellem Input abhängig. Während dieser Phase führen Unterschiede im visuellen Input zu Variationen in der Größe und Form, sowie der internen Organisation des zuständigen kortikalen Areals (vgl. Ptito und Desgent 2007, S. 113). Es hat sich weiter oben bereits herausgestellt, dass die bloße Abhängigkeit der Entwicklung von äußeren Faktoren oder Input aus der Umwelt nicht als Plastizität bezeichnet werden sollte. Es handelt sich in solchen Fällen eher um eine Form von Sensitivität der Entwicklung (vgl. Sarnecki 2007).

Obwohl im Einzelfall die Angemessenheit der Verwendung des Begriffs der Plastizität zu überprüfen wäre, lässt sich nicht abstreiten, dass das Gehirn auch eine unglaubliche Fähigkeit der individuellen Anpassung an externe und interne Umweltbedingungen zeigt. So führen auch im Fall des visuellen Systems strukturelle Schäden, beispielsweise an der Netzhaut, zu strukturellem und funktionalem Wandel in dem umliegenden Nervengewebe und damit zu einer Anpassung an die neuen, internen Umweltbedingungen (vgl. Ptito und Desgent 2007, S. 113). Das Gehirn erscheint als ein sich ständig weiter- und neuentwickelndes System, dessen Strukturen und Funktionen von sensorischen Input und den eigenen Aktivitätsmustern abhängig sind. "On the whole the brain is proving to be a very dynamic system in which structural and functional organization is the outcome of its own activity" (Ward 2008, S. 243). Die Begriffe der neuronalen Plastizität oder der Plastizität des Gehirns verweisen auf die Fähigkeit der Anpassung und den damit einhergehenden Wandel in der Organisation des Gehirns in Reaktion auf Erfahrung, Gebrauch und Verletzung.

Die Plastizität des Gehirns erscheint aus der mechanistischen Perspektive als Problem für die Formulierung einer Erklärung, da der gesuchte Mechanismus möglicherweise konstantem Wandel ausgesetzt ist (vgl. Bechtel 2002, S. 240). Möglicherweise können Strukturen ihre Funktion wechseln und Funktionen können von unterschiedlichen Strukturen übernommen werden. D.h., nicht nur ist die Zuordnung von Strukturen und Funktionen wie im Fall einer komplexen Lokalisation besonders schwierig,

sondern die Zuordnung von Funktionen und Strukturen könnte ständigem Wandel ausgesetzt sein. In dieser Hinsicht ergibt sich mit dem Hinweis auf die Plastizität des Gehirns das Problem der Lokalisation.

Das Problem der Lokalisation kann mit Rückblick auf die Kriterien für Module nachvollziehbar gemacht werden, die im zweiten Kapitel aufgestellt wurden. Das Kriterium (c) besagt, dass Module eine gewisse Beständigkeit über eine ausreichende Zeitspanne als identifizierbare Einheiten aufweisen müssen. Dieses Kriterium ist wichtig für die Lokalisation von funktionalen Einheiten in einem System. Die Zuordnung von Funktionen und Strukturen erfordert eine gewisse Stabilität. Die kurzfristige und spontane Bildung und der anschließende Zerfall von funktionalen Einheiten in einem System, würde gegen eine Identifikation dieser Einheiten als Module sprechen. Einheiten, die ständigem Wandel ausgesetzt sind, sind keine Module. Modularität erfordert einen gewissen Grad an Beständigkeit. Wird das Kriterium (c), Beständigkeit über eine ausreichende Zeitspanne als identifizierbare Einheiten, nicht erfüllt, wird eine Lokalisation erschwert oder verhindert, da keine strukturellen Komponenten identifiziert werden können, die beständig genug an einer Funktion beteiligt sind.

Auch Kriterium (d), die Wiederverwendung von Modulen beim Aufbau ähnlicher Systeme, erscheint im Fall des Gehirns fraglich. Die Suche nach Mechanismen erscheint nicht vielversprechend, wenn jedes Gehirn sich strukturell und funktional von anderen Gehirnen unterscheidet. Wie im zweiten Kapitel dargestellt, beanspruchen mechanistische Erklärungen mehr zu sein als nur eine Einzelfallerklärung.

Im Rahmen mechanistischer Erklärungen erscheint das Problem der Lokalisation also als besonders problematisch. Eine mechanistische Erklärung besteht nicht allein darin, eine funktionale Dekomposition durchzuführen, sondern das Ziel ist es, funktionale Einheiten zu finden, die man auf die strukturellen Komponenten eines Systems abbilden kann. Die Funktionen sollen in physikalischen Teilen lokalisiert werden (siehe Kapitel 2). Die Plastizität des Gehirns erschwert oder verhindert möglicherweise prinzipiell die Lokalisation von Operationen oder funktionalen Einheiten.

Doch auch wenn die Zuordnung von Funktionen und Strukturen einem ständigen Wandel ausgesetzt ist, so könnte doch eine spezifische funktionale Dekomposition im Sinne der MMO zumindest allgemeine funktionale Prinzipien des Gehirns erfassen. Stellt die rein funktionale Beschreibung eines Systems nicht auch schon eine Erklärungsleistung dar und macht ein System verständlicher? Was ist so problematisch an einer rein funktionalen Dekomposition?

5.2.3.2 Probleme einer rein funktionalen Dekomposition

Das Problem der Lokalisation führt an dieser Stelle auf eine wissenschaftstheoretisch allgemein interessante Fragestellung: Was ist das Problem einer rein funktionalen Dekomposition? Lassen sich nicht auch mit rein funktionalen Beschreibungen Vorhersagen machen? So reicht im Fall einer alltagspsychologischen Erklärung doch möglicherweise der Verweis auf die einer Handlung zugrundeliegenden Meinungen und Wünsche einer Person. Wie sich schon gezeigt hat, betonen auch die Verteidiger der These der massiven Modularität des Geistes, dass sie auf eine Lokalisation der funktionalen Module verzichten bzw. darüber keine Annahmen machen.

Es wurde bereits weiter oben festgestellt, dass die Evolutionäre Psychologie sich hier in die Nähe des Funktionalismus stellt. Durch den Verweis auf die multiple Realisierbarkeit von Funktionen wird die Rolle von physikalische Strukturen für die Erklärung des Verhaltens eines Systems als gering eingeschätzt. Die Lokalisation von Modulen im Gehirn wird von Vertretern der massiven Modularität damit eher als nebensächlich angesehen. Barrett und Kurzban (2006) führen zwei Punkte an, welche die herausragende Stellung der funktionalen Dekomposition zeigen sollen. So betonen sie einerseits, dass Funktionen in der Biologie eine herausragende Stellung vor Strukturen haben, auch deswegen, weil eine Funktion durch unterschiedliche Strukturen erfüllt werden kann (vgl. Barrett und Kurzban 2006, S. 629).⁶² Weiterhin können die Module als computationale Mechanismen laut Barrett und Kurzban in vielen verschiedenen Weisen instanziiert werden (vgl. Barrett und Kurzban 2006, S. 641). Jeder Hinweis auf die Lokalisation von Modulen im Gehirn sei daher mit Vorsicht zu behandeln. Die multiple Realisierbarkeit von Modulen macht nach Barrett und Kurzban Aussagen über die Beziehung von Funktionen und Strukturen also unsicher und gibt der Analyse von Funktionen Vorrang gegenüber einer Analyse der physikalischen Komponenten.

Warum können wir nicht mit einer rein funktionalen Beschreibung zufrieden sein? Im Folgenden wird an zwei Punkten deutlich gemacht, dass eine rein funktionale Dekomposition problematisch ist:

⁶² Dies steht im Einklang mit Edelman und Gally (2001), die dieses Phänomen als Degeneration (*degeneracy*) bezeichnen und ebenfalls der Meinung sind, dass in komplexen, biologischen Systemen die gleiche Funktion durch unterschiedliche Strukturen übernommen werden kann (siehe Kapitel 2).

- 1) Eine rein funktionale Dekomposition hat keine Erklärungskraft. Sie kann nicht zeigen, wie das System das zu erklärende Phänomen hervorbringt.
- 2) Eine rein funktionale Dekomposition ist nicht überprüfbar. Die funktionale Dekomposition muss durch eine strukturelle Dekomposition begrenzt (*constrained*) werden. Nach welchen Kriterien sollte eine funktionale Dekomposition sonst überprüfbar sein?

Der erste Punkt, der sich gegen die Angemessenheit einer rein funktionalen Dekomposition als Erklärung eines Systemverhaltens anführen lässt, ist ein Mangel an Erklärungskraft. Eine rein funktionale Dekomposition läuft Gefahr nur eine „phänomenale Dekomposition“ zu sein. Eine phänomenale Dekomposition unterscheidet die verschiedenen Phänomene, die ein System zeigt und die eine Erklärung erfordern, aber die eigentliche Erklärung bleibt aus (vgl. Bechtel 2002, S. 231).

Laut Piccinini und Craver kann eine rein funktionale Dekomposition möglicherweise dazu genutzt werden, korrekte Vorhersagen über das Verhalten eines Systems zu treffen, aber eine mechanistische Erklärung des Systemverhaltens ersetzen kann sie nicht (vgl. Piccinini und Craver 2011, S. 297). Mechanistische Erklärungen sollen die kausale Struktur eines Systems aufdecken und erhalten über diese Idee ihre explanatorische Kraft. Dementsprechend „leht“ sich eine funktionale Analyse oder Dekomposition laut Piccinini und Craver ihre explanatorische Kraft nur durch das Potential, schließlich in einer vollständigen mechanistischen Erklärung zu münden (vgl. ebd., S. 306).

In den biologischen Disziplinen, in denen der kompositionelle Stil angewendet wird, in denen also mechanistische Erklärungen eine wichtige Rolle spielen, lässt sich auch, anders als behauptet, keine besondere Stellung von Funktionen beobachten. Eine Erklärung geht mit der Lokalisation von Funktionen in strukturellen Komponenten des betrachteten Systems einher. Die Abbildung von Funktionen auf Strukturen ist aus mechanistischer Sicht, die einzige, wissenschaftlich befriedigende Option (vgl. Bechtel und Richardson (2010 [1993], S. 90). Die Behauptung von Barrett und Kurzban muss zurückgewiesen werden. Die Überbetonung von Funktionen verzerrt das Bild von der biologischen Praxis. Es wurden schon im zweiten Kapitel Fälle angeführt, in denen Forscher zunächst physikalische Strukturen entdecken und erst dann nach deren biologischen Funktionen suchen (z.B. im Fall der Mitochondrien). Ein Rückzug auf den Funktionalismus ist hier keine Option, um einer Lokalisation von funktionalen Einheiten aus dem Weg zu gehen. Wenn die Evolutionäre Psychologie Verhalten erklären will, dann kann die Lokalisation

von Modulen nicht vollkommen aufgegeben werden, da die mechanistische Erklärung sonst unvollständig bleibt bzw. eine mechanistische Erklärung gar nicht geliefert wird.

Die zweite Schwierigkeit einer rein funktionalen Dekomposition ist die Nichtüberprüfbarkeit. Ohne eine begleitende strukturelle Dekomposition und die Abbildung der Funktionen auf die physikalischen Komponenten eines Systems, bleibt das Zutreffen einer bestimmten funktionalen Dekomposition unüberprüfbar. Ob eine postulierte funktionale Dekomposition für ein bestimmtes System zutrifft, kann nicht durch die Plausibilität der jeweiligen Dekomposition alleine entschieden werden. Wie sollte man sonst zwischen mehreren funktionalen Dekompositionen wählen, die miteinander konkurrieren und gleich plausibel sind? Auch mit evolutionären Argumenten lassen sich beispielsweise mehr als eine mögliche funktionale Dekomposition untermauern. Ein guter Grund die Korrektheit einer gegebenen funktionalen Analyse anzunehmen, ist deren strukturelle Adäquatheit (vgl. Von Eckardt und Poland 2004, S. 975).

Schon Bechtel und Richardson (2010 [1993], S. 127) heben hervor, dass das Ziel bei der Suche nach mechanistischen Erklärungen in robusten und mehrfach begrenzten Modellen (*robust multiple constrained models*) liegt. Eine Erklärung oder ein Model ist im Sinne von Bechtel und Richardson robust, wenn es Einschränkungen aus verschiedenen Disziplinen und Ebenen in sich vereint. Dabei unterscheiden sie im Fall des Gehirns zwischen Top-down-Begrenzungen, die sich aus der Beschreibung der psychologischen Organisation in der Psychologie ergeben, und Bottom-up-Einschränkungen, welche durch die Ergebnisse In Bezug auf neuronalen Strukturen und Mechanismen in den Neurowissenschaften entstehen. Dabei ist eine gegenseitige Korrektur der beiden Arten von Dekomposition wichtig (vgl. Bechtel und Abrahamsen 2005).

Sowohl Cummins (2000) als auch Piccinini und Craver (2011) sind sich darin einig, dass eine strukturelle Dekomposition oder Analyse die möglichen funktionalen Beschreibungen eines Systems eingrenzt. Auch wenn es Uneinigkeit darüber gibt, wie stark oder wie direkt diese Eingrenzungen sind. So nimmt Cummins (2000, S. 126) an, dass die funktionale Analyse nur indirekte Beschränkungen für eine strukturelle Dekomposition mit sich bringt. Piccinini und Craver dagegen nehmen an, dass eine funktionale Dekomposition direkte Beschränkungen für eine strukturelle Dekomposition mit sich bringt und es sich andersherum genauso verhält. Die funktionalen und strukturellen Aspekte von Komponenten in einem Mechanismus müssen miteinander verbunden sein:

If the connection between analyzing tasks and components is severed completely, then there is no clear sense in which the analyzing sub-capacities are aspects of the actual causal structure of the system as opposed to arbitrary partitions of the systems's capacities or merely possible causal structures. (Piccinini und Craver 2011, S. 293)

Eine postulierte funktionale Dekomposition, die in keiner Weise mit strukturellen Komponenten eines Systems in Verbindung gebracht werden kann, scheint kein guter Kandidat zu sein, um die tatsächliche kausale Struktur des Systems zu erfassen. Auch unter der Annahme, dass die disziplinäre Perspektive und die gewählte Fragestellung bestimmen nach welchen Kriterien funktionale und strukturelle Einheiten eines Systems identifiziert werden, besteht die epistemische Praxis in den Lebenswissenschaften darin, postulierte Funktionen in strukturellen Komponenten zu lokalisieren und so Bestätigung für eine vorgeschlagene funktionale Dekomposition zu suchen.

Soll der von Vertretern der massiven Modularität verwendete Begriff von Modularität als biologischer Begriff verstanden werden, so geht damit die Forderung nach einer Lokalisation einher. Plastizität betont nun die Modifizierbarkeit von Gehirnstrukturen und unterminiert scheinbar die Annahme, dass Funktionen sich im Gehirn lokalisieren lassen.⁶³ Die Vertreter der massiven Modularität weisen häufig darauf hin, dass die Lokalisation von Modulen vielleicht aktuell noch nicht möglich ist, aber mit dem Voranschreiten der Neurobiologie bald möglich sein wird. Ein Problem ergibt sich allerdings, wenn Plastizität die Lokalisation von Modulen im Gehirn prinzipiell unmöglich macht. Dies würde zu einer Krise oder gar zum Scheitern des mechanistischen Programms im Fall des Gehirns führen. Das Problem der Lokalisation ist also aus der mechanistischen Perspektive ernst zu nehmen.

⁶³ Die Spannung zwischen der Plastizität des Gehirns und dem Begriff der massiven Modularität in dieser Hinsicht wird auch von Bechtel und Richardson im Vorwort zur überarbeiteten Neuauflage von *Discovering Complexity* bemerkt. Allerdings wird die Problematik dort nicht weiter verfolgt (vgl. Bechtel und Richardson 2010 [1993], S. xlviii, Endnote 2).

5.2.4 Zwischenergebnis: Plastizität als Hinweis auf Holismus

Es wurden drei Aspekte identifiziert, die in der Debatte um die massive Modularität mit dem Begriff der Plastizität in Verbindung gebracht werden. In gewisser Weise liegt allen drei Aspekten, die von Kritikern angesprochen werden, die Annahme zu Grunde, dass Plastizität eine stärkere Einheit des jeweiligen Systems voraussetzt oder eine Unbeständigkeit der Einheiten des Systems mit sich bringt, die gegen die These der massiven Modularität sprechen.

Mit dem Begriff der Entwicklungsplastizität konnten Fragen zum Thema der Anlage-Umwelt-Problematik verbunden werden, die allerdings unter der mechanistischen Perspektive nicht als problematisch anzusehen sind für die Frage nach dem Verhältnis von Modularität und Plastizität. In vielen Fällen, die als „Entwicklungsplastizität“ bezeichnet werden, ist es nicht auszuschließen, dass es sich um Sensitivität der Entwicklung handelt. Die Abhängigkeit von Input aus der Umwelt, um funktionsfähige Strukturen hervorzubringen, ist keine aktive Fähigkeit und fällt damit nicht unter den Begriff der Plastizität. Weiterhin spielt es keine Rolle, ob das kognitive System, welches durch die MMO beschrieben wird, von einem genetisch determinierten oder durch einen von Umweltfaktoren bestimmten Entwicklungsprozess hervorgebracht wird. Allerdings ist mit dem Begriff der Entwicklungsplastizität auch die Frage nach der Identifikation von Merkmalen und den jeweiligen Selektionsbedingungen verbunden. Die Frage ist dann, ob das kognitive System des Menschen aus vielen einzelnen Adaptationen oder einer einheitlichen Adaptation besteht. Hier zeigt sich, dass mit dem Bezug auf Plastizität auch im Fall der Entwicklungsplastizität ein holistischer Aspekt in der Debatte verbunden ist.

Der Begriff der Verhaltensplastizität verweist auf zwei Probleme, die sich durch Beobachtungen des menschlichen Verhaltens ergeben. Menschliches Verhalten ist kontextabhängig und Menschen können mit neuen Situation umgehen, indem sie neue Verhaltensweisen ausbilden. Menschliches Verhalten zeigt demnach Plastizität erster und zweiter Ordnung. Welche Verhaltensoption unter einer Reihe von möglichen Optionen gewählt wird, ist kontextabhängig (Plastizität erster Ordnung) und durch Prozesse des Lernens werden die vorhandenen Optionen erweitert (Plastizität zweiter Ordnung). In beiden Fällen gehen Kritiker davon aus, dass diese Fähigkeiten ein hohes Maß an Interaktion zwischen kognitiven „Modulen“ voraussetzen, wodurch die Kriterien (a) und (b) für Module in Zweifel gezogen werden. Alternative funktionale Dekompositionen im Sinne der Dualen-System-Theorien beinhalten ein holistisches Element. Die offene

empirische Frage ist hier, ob sich der Geist in viele funktional spezialisierte Einheiten im Sinne der MMO zerlegen lässt oder ob auch allgemeine, domänen-übergreifende Einheiten oder ein „Zentralrechner“ angenommen werden müssen.

Die Begriffe „neuronale Plastizität“ und „Plastizität des Gehirns“ verweisen auf die ständige Wandelbarkeit des Gehirns als Mittel der individuellen Anpassung an äußere und innere Umstände. Selbst Verletzungen können in einigen Fällen durch strukturellen und funktionalen Wandel ausgeglichen werden. Dadurch erscheinen Mechanismen im Gehirn als ständiger Veränderung unterworfen und es ergeben sich möglicherweise einzigartige Besonderheiten für jedes Gehirn. Die Dekomposition von funktionalen und strukturellen Teilen wird dadurch erschwert. Selbst wenn eine plausible funktionale Dekomposition gefunden wird, besteht aufgrund der Plastizität das Problem der Lokalisation. Mit dem Problem der Lokalisation wurde ein für das mechanistische Programm ernstzunehmendes Problem identifiziert.

In gewisser Hinsicht verweist der Begriff der Plastizität in allen drei Fällen auf einen Holismus. Im Fall der Plastizität des Gehirns und dem Problem der Lokalisation wird die holistische Gegenposition besonders deutlich. Die angebliche Opposition besteht demnach gar nicht in den Begriffen der Plastizität und Modularität, sondern zwischen den Begriffen der Modularität und des Holismus.

Der Holismus tritt im Fall der Verhaltensplastizität als Erklärungsalternative zur Modularität auf: Aus Sicht der Kritiker kann nur die holistische Sicht auf das Gehirn oder bestimmte Gehirnbereiche die Plastizität des Verhaltens erklären. Die Strategie der Dekomposition kann nicht auf alle Bereiche des Gehirns angewendet werden. Im Fall der Plastizität des Gehirns oder neuronalen Plastizität lässt sich der Holismus als Problem für das Finden mechanistischer Erklärungen verstehen, da zudem die Strategie der Lokalisation erschwert oder zum Scheitern gebracht wird. Aus holistischer Sicht, lässt sich das Gehirn nicht sinnvoll in funktionale oder strukturelle Teile zerlegen. Der Holismus tritt hier nicht nur als Opposition zum Begriff der Modularität auf. Da die Annahme von Modularität aus mechanistischer Perspektive als Bedingung für die Strategien der Dekomposition und Lokalisation zu verstehen ist, wird der Holismus auch dem mechanistischen Programm gegenübergestellt.

5.3 Mechanismen für Plastizität im Fall des Gehirns

Es hat sich gezeigt, dass die Einwände, welche sich auf die Plastizität des Verhaltens oder des Gehirns berufen, im Kern ein Scheitern des mechanistischen Vorgehens für den Fall des Gehirns (oder Teile des Gehirns) sehen. Dem mechanistischen Ansatz, welcher durch die These der massiven Modularität im Sinne einer funktionalen Dekomposition zum Ausdruck kommt, wird ein Holismus gegenübergestellt, der eine mögliche Dekomposition des Gehirns verneint oder die Möglichkeit der Lokalisation bestreitet.

Es wird zunächst noch einmal darauf eingegangen, inwiefern die mechanistische Perspektive im Fall des Gehirns als problematisch erscheint (5.3.1). Dabei wird etwas allgemeiner thematisiert, worin der Konflikt zwischen Modularität und Holismus im Fall des Gehirns besteht und ob es überhaupt Alternativen zu einer mechanistischen Vorgehensweise gibt. Der Streit zwischen diesen beiden Positionen lässt sich gut an einer Diskussion zwischen William Bechtel (2002) und William Uttal (2001, 2002a und 2002b) exemplarisch darstellen.

Es sollte deutlich werden, dass die Diskussion um Modularität oder Holismus für den Fall des Gehirns nicht abgeschlossen ist und hier auch nicht entschieden werden kann. Allerdings lassen sich für den Fall der Plastizität des Gehirns theoretische (vielleicht sogar spekulative) Entwürfe von Mechanismen finden, die Parallelen zum Fall des Immunsystems aufzeigen. In beiden Fällen werden Theorien der Selektion herangezogen. Können auch für den Fall des Gehirns (hypothetische oder spekulative) Mechanismen für die Verhaltensplastizität oder die Plastizität des Gehirns rekonstruiert werden, die auf Rekombination und Selektion beruhen? (Abschnitt 5.3.2)

5.3.1 Auf der Suche nach Mechanismen im Gehirn

Die Suche nach Erklärungen für Vorgänge im Gehirn und von kognitiven Fähigkeiten und Verhalten wird aus der Sicht vieler Autoren als die Suche nach Mechanismen verstanden. Die Kognitionswissenschaften zeigen einen theoretischen Stil, den wir bereits als Stil der kompositionellen Biologie kennen gelernt haben, und der in den Lebenswissenschaften weit verbreitet ist: “In treating the quest for explanation as a quest for mechanisms, cognitive scientists are adopting a perspective on explanation that has been widely shared in the life sciences“ (Bechtel, Abrahamsen und Graham 1998, S. 96).

Unter der Voraussetzung, dass der Stil der kompositionellen Biologie auch für Psychologie und Kognitionswissenschaften relevant ist, lässt sich die MMO als eine funktionale Dekomposition auffassen. Eine funktionale Dekomposition hat auch in der Psychologie demnach letztendlich das Ziel aufzuzeigen, wie die psychologischen Funktionen durch die Aktivitäten von physikalisch lokalisierbaren Komponenten realisiert werden können (z.B. Cummins 2000). Die funktionale Dekomposition als Entwurf eines Mechanismus im Sinne von Piccinini und Craver (2011) bedarf der weiteren Bestätigung und Verfeinerung durch das Mitwirken der Neurowissenschaften. Mechanistische Erklärungen, so die allgemeine Idee, werden schließlich durch die Hinzunahme weiterer Evidenz aus der Beobachtung von Verhalten oder Wissen über die neuronalen Vorgänge immer besser.

Cognitive science, especially cognitive psychology, can be seen as proposing decompositions of the cognitive system. Without invoking neuroscience, the evidence for the underlying mechanisms performing the different functions remains indirect. The support for these mechanisms increases when one combines behavioral and neural sources of evidence. (Bechtel, Abrahamsen und Graham 1998, S. 96)

Ganz im Sinne von Bechtel und Richardson (2010 [1993]) sollen die heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation zu einem immer besseren Verständnis der Mechanismen führen. Das Ziel sind schließlich mechanistische Modelle, durch mehrere unabhängige Quellen begrenzt und bestätigt sind.

Nun verweist die Kritik an der These der massiven Modularität, die als ein spezifischer Vorschlag für eine funktionale Dekomposition zu verstehen ist, durch den Begriff der Plastizität auf eine holistische Gegenposition. Diese holistische Position verneint die Möglichkeit einer Lokalisation von Funktionen und darüber hinaus auch häufig die Möglichkeit einer funktionalen Dekomposition des Gehirns an sich. Die Angemessenheit der mechanistischen Vorgehensweise für die Erklärung von Vorgängen im Gehirn ist demnach eine problematische Frage, in der auch aktuell keine Einigkeit besteht.

Der Gegensatz von mechanistischer Perspektive und einer holistischen Position in Bezug auf das Gehirn findet sich schon in der Geschichte der Kognitionswissenschaften. Die Verknüpfung von Gehirnarealen mit bestimmten kognitiven Funktionen erforderte die Überwindung der holistischen Sichtweise auf das Gehirn, die im 18. Jahrhundert vorherrschend war (vgl. Bechtel, Abrahamsen und Graham 1998, S. 25). Die Diskussion um die Möglichkeit der Anwendung der mechanistischen Strategien der Dekomposition

und Lokalisation im Fall des Gehirns und die Angemessenheit des mechanistischen Erklärungsbegriffs für die Kognitionswissenschaften sind weiterhin Themen in der Literatur (z.B. Von Eckardt und Poland 2004). Dabei bleibt oft relativ unklar, worin eigentlich die holistische Alternative besteht. Häufig wird die Beteiligung des ganzen Gehirns an scheinbar spezialisierten Aufgaben (wie z.B. Sprache) betont oder die weite Verteilung von neuronalen Repräsentationen mentaler Inhalte hervorgehoben. Besteht ein Scheitern des mechanistischen Programms in einem Scheitern der wissenschaftlichen Sichtweise insgesamt? Gibt es Alternativen zu einem modularen Bild des Gehirns?

An dieser Stelle soll exemplarisch eine Diskussion zwischen William Uttal (2001, 2002a und 2002b) und Bechtel (2002) betrachtet werden, um die Opposition zwischen Modularität und Holismus besser zu verstehen. Die kognitiven Neurowissenschaften, wo versucht wird, postulierte Funktionen in Strukturen zu lokalisieren, befinden sich laut William Uttal in einer Sackgasse. Bechtel dagegen tritt als Verteidiger des mechanistischen Programms auf und nimmt an, dass die prinzipielle Möglichkeit der funktionalen Dekomposition durchaus gegeben ist.

Uttal (2001 und 2002a) argumentiert, dass die kognitiven Neurowissenschaften zu unkritisch versucht haben und immer noch versuchen, kognitive Aktivitäten in Gehirnstrukturen zu lokalisieren. Technischer Fortschritt und neue bildgebende Verfahren, wie beispielsweise die Magnetresonanztomographie (MRT), haben laut Uttal ein zunehmendes Interesse an Fragen der Lokalisation mit sich gebracht. Auf der Grundlage solcher bildgebender Verfahren werden kognitive Prozesse, wie Gedächtnis, Mustererkennung, Sprache oder Emotionen, scheinbar erfolgreich bestimmten Gehirnregionen zugeordnet. Die scheinbar großen Erfolge sorgten laut Uttal für eine Verdrängung der kognitiven Psychologie durch die kognitiven Neurowissenschaften, deren Forschungsaktivitäten in erster Linie die Postulierung von im Kortex lokalisierten, kognitiven Modulen und deren Nachweis durch bildgebende Verfahren beinhalten (vgl. Uttal 2002a, S. 222).

Nun sollte laut Uttal eigentlich Einigkeit darüber bestehen, dass die Suche nach Lokalisationen auch im modernen Forschungsprogramm nicht ohne begriffliche und technische Schwierigkeiten ist. Doch die unkritische Suche nach Gehirnarealen für bestimmte postulierte kognitive Vorgänge ignoriert nach Uttal zwei fundamentale Fragen: Erstens müsste eigentlich genauer nach der Natur kognitiver Prozesse gefragt werden. Doch stattdessen, so bemängelt Uttal, werden kognitive Prozesse als trennbare und unterscheidbare Module aufgefasst. Diese Annahme bleibt allerdings häufig nur implizit

(vgl. ebd., S. 222). Die zweite fundamentale Frage betrifft die Realisation von kognitiven Prozessen im Gehirn und wird für Uttal auf die gleiche unkritische Weise mit einer häufig impliziten Annahme beantwortet. So wird davon ausgegangen, dass die postulierten kognitiven Module durch die Aktivitäten von Neuronen in festgelegten Gehirnregionen realisiert werden. Auch für die neurale Organisation des Gehirns wird also Modularität angenommen, was sich in der Postulierung von neuronalen Modulen zeigt, die als strukturelles Äquivalent zu den kognitiven Modulen betrachtet werden können. Laut Uttal wird aber missachtet, dass kognitive Prozesse auch auf Aktivitäten zurückzuführen sein könnten, die im ganzen Gehirn verteilt sind (vgl. Uttal 2002a, S. 223).

Uttal will dafür argumentieren, dass die großen Anstrengungen, die unternommen werden um kognitive Module zu lokalisieren ein falscher Weg für die kognitiven Neurowissenschaften ist. Dabei führt Uttal nicht nur an, dass grundlegende Fragen durch unkritische Annahmen beantwortet werden. Mit Hinblick auf die Geschichte der Lokalisationsforschung lässt sich laut Uttal darauf schließen, dass neue Methoden immer nur kurz im Fokus der Aufmerksamkeit stehen, aber keine bleibenden Ergebnisse erzielen. Wir sollten also erwarten, dass derzeitige Methoden auch nicht besser sein werden (vgl. ebd., S. 224). Neben dieser Art der pessimistischen Induktion, führt Uttal weiterhin an, dass es nicht möglich sei, kognitive Module ohne Unschärfe und Zirkularität zu definieren. Dies zeige sich darin, dass es keine Einigkeit oder ein allgemeines Klassifikationssystem in Bezug auf die Definition von kognitiven Modulen gibt (vgl. ebd., S. 224).

Die unkritischen Annahmen der Lokalisationsforschung, dass kognitive Prozesse als Module verstanden werden können, welche wiederum in bestimmten Gehirnregionen, den neuronalen Modulen, lokalisiert werden können sind laut Uttal verführerisch, da ihre Einfachheit sich gut dazu eignet, die Forschung und experimentelle Aufbauten zu organisieren. Der Umgang mit einem so komplexen System, wie dem Gehirn, erscheint durch diese Annahmen einfacher: „It is, to make this argument crystal clear, far easier to deal conceptually, theoretically, and empirically with a system of quasi-independent modules than with a highly interactive distributed system” (Uttal 2002a, S. 223). Allerdings, so vermutet Uttal, ist es möglich ein komplettes Forschungsprogramm auf diesen unkritischen Annahmen aufzubauen, welches aber vollkommen fehlgeleitet ist und an der wahren Natur von Geist und Gehirn vorbei geht.

Die von Uttal so stark kritisierten Annahmen der Lokalisationsforschung sind uns als heuristische Vorannahmen aus dem mechanistischen Programm bekannt. Der Begriff der Modularität, so hatte sich bereits im zweiten Kapitel gezeigt, fängt die Vorannahmen ein,

die nötig sind, um die heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation anzuwenden. Eben dadurch zeichnet sich der Begriff der Modularität auch als Werkzeug für den Umgang mit der Komplexität von biologischen Systemen aus.

Bechtel (2002) ist optimistisch was die Dekomposition des Geistes bzw. Gehirns in funktionale Komponenten und schließlich deren Lokalisation angeht. Die bisherige funktionale Dekomposition und Lokalisation von Funktionen in der kognitiven Neurowissenschaft können laut Bechtel allerdings nur als vorläufige Hypothesen betrachtet werden.⁶⁴ Dennoch sieht Bechtel Ähnlichkeiten zu anderen Forschungen in den Lebenswissenschaften, die mittlerweile relativ gut entwickelte Modelle von Mechanismen vorweisen können, wie z.B. die Proteinsynthese in lebenden Zellen.

Die Plastizität des Gehirns wird von Bechtel zwar auch als Herausforderung anerkannt, da diese darauf verweist, dass der Mechanismus selbst Wandel unterworfen ist. Aber laut Bechtel unterminiert die Plastizität nicht die Versuche von Forschern zu bestimmen, was bestimmte Bereiche des Gehirns für Aufgaben übernehmen. Die Versuche Funktionen im Gehirn zu lokalisieren haben erst dazu geführt, dass die Plastizität bestimmter Bereiche entdeckt und in den Theorien berücksichtigt wurde (vgl. Bechtel 2002, S. 240).

Uttal (2002a) dagegen sieht in der bisherigen Forschung in den kognitiven Neurowissenschaften ein Scheitern bei der Lokalisation von Funktionen. Uttal behauptet weiter, dass eine funktionale Dekomposition in Fall des Gehirns für höhere mentale Fähigkeiten prinzipiell nicht möglich ist. Für Uttal geht mit dem Scheitern der Lokalisation auch ein Scheitern der funktionalen Dekomposition einher, d.h. es scheitert die mechanistische Sichtweise im Fall des Gehirns insgesamt. Doch worin genau besteht die Alternative zum mechanistischen Programm? Wie kann ein Forschungsprogramm aussehen, welches das Gehirn als holistisches System betrachtet?

Laut Uttal müssen kognitive Prozesse als über das ganze Gehirn verteilt angesehen werden. Das Gehirn besteht demnach aus Teilen, die stark miteinander verbunden sind (*heavily interconnected*), und muss als nicht-lineares System verstanden werden, in dem gleiche Verhaltensmuster (z.B. das Werfen eines Balls) durch eine Vielzahl von

⁶⁴ Die Wernicke- und Broca-Zentren werden häufig als Beispiele für eine erfolgreiche Lokalisation von Funktionen in bestimmten Gehirnarealen genannt. Wernicke und Broca kamen über Defizitstudien zu ihren Ergebnissen, d.h., aus der Schädigung des entsprechenden Hirnareals und dem Verlust einer bestimmten Funktion wurde geschlossen, dass der Ort der jeweiligen Funktion im Gehirn gefunden wurde. In der Standardinterpretation der Defizitstudien der beiden Forscher wird das Wernicke-Zentrum als Ort des Sprachverstehens und das Broca-Zentrum als Ort der Sprachproduktion angesehen. Allerdings wird die Dekomposition von Sprachverstehen und Sprachproduktion auch durch neuere Arbeiten herausgefordert (vgl. Bechtel, Abrahamsen und Graham 1998, S. 28).

unterschiedlichen Systemorganisationen produziert werden kann. Demnach kann aus der Beobachtung der allgemeinen Systemaktivitäten, welche im menschlichen Verhalten bestehen, nicht auf die interne Organisation des Gehirns geschlossen werden (vgl. Uttal 2002a, S. 226). Nach Uttal ist das Gehirn also nicht in Modulen organisiert, sondern „the broad distribution of brain components and their highly complex interactions actually provides the basis for cognition“ (Uttal 2002a, S. 226). Prozesse sind im Gehirn weit verteilt und es liegt eine komplexe Interaktion zwischen allen Elementen vor. Gehirnprozesse sollten laut Uttal als Prozesse angesehen werden, an denen immer das ganze Gehirn beteiligt ist, d.h., die Annahme einzelner, spezialisierter funktionaler Einheiten erscheint unsinnig.

Allerdings fehlt es möglicherweise an geeigneten Alternativen zum mechanistischen Vorgehen. Der „Zentralrechner“ ist möglicherweise wissenschaftlich nicht zugänglich. Diese Position ist auch bei Fodor (1983) schon zu finden: Während die modularen Input-Systeme laut Fodor gute Kandidaten für wissenschaftliche Untersuchungen sind, haben wir keine Möglichkeit die zentralen, kognitiven Systeme wissenschaftlich zu erfassen (vgl. auch Appelbaum 1998, S. 628). Scheinbar gesteht auch Uttal ein, dass es möglicherweise keine Alternativen zum mechanistischen Programm gibt: „It is entirely possible, I argue, that there are well established insurmountable practical and ‚in principle‘ barriers to achieving complete understanding that are not yet fully appreciated by many researchers in the field“ (Uttal 2002a, S. 227). Die Frage, wie eine holistische Perspektive auf das Gehirn zu interpretieren ist, wird in Kapitel 6 noch einmal aufgegriffen werden, wenn es darum geht die Fallbeispiele des Immunsystems und des Gehirns miteinander zu vergleichen und die Ergebnisse dieser Arbeit festzuhalten.

5.3.2 Rekombination und Selektion im Gehirn

Die Suche nach Mechanismen im Gehirn ist noch im vollen Gange und viele Theorien über die Fähigkeiten des Gehirns, sich an neue Umstände anzupassen, sind noch sehr spekulativ. Doch einige der vorgeschlagenen Theorien zeigen interessante Parallelen zur Theorie der klonalen Selektion, welche wie sich im vierten Kapitel gezeigt hat, als mechanistische Erklärung für die Plastizität des Immunsystems rekonstruiert werden kann. Auch für den Fall des Gehirns werden Theorien postuliert, die im Sinne von Darden und Cain (1989) als Selektionstheorien zu verstehen sind (vgl. auch Hull, Langman und Glenn 2001). Ohne diese Theorien hier im vollen Umfang behandeln zu können, kann im Rahmen der hier

gewonnenen Erkenntnisse, die Problematik der bisher vorgeschlagenen Theorien verdeutlicht werden.

Rekombination und Selektion sind im Fall des Immunsystems die zentralen Elemente eines Mechanismus, welcher im Ganzen gesehen, die Plastizität des Immunsystems im Rahmen der humoralen Immunantwort erklärt. Es hat sich dabei gezeigt, dass Barrett und Kurzban (2006) in gewisser Weise zuzustimmen ist. Die Annahme, dass Modularität die Plastizität des Immunsystems bedingt, musste aber auch spezifiziert werden. Im Fall des Immunsystems hat sich gezeigt, dass die Rekombination von strukturellen Modulen eine wichtige und nicht-triviale Rolle bei der Bereitstellung von Variation spielt und so zur Plastizität der humoralen Immunantwort beiträgt. Im Fall des Gehirns gibt es bei der Formulierung einer entsprechenden Selektionstheorie aber bestimmte Schwierigkeiten.

Die Idee, dass das Immunsystem ein Modell für die Mechanismen bietet, die auch dem Lernen und der Plastizität im Gehirn zugrunde liegen, findet sich bei Edelman (1987) (vgl. Bateson und Gluckman 2011, S. 43). Die so genannte „Theorie der neuronalen Gruppenselektion“ oder auch „neuraler Darwinismus“ von Edelman (1987 und 1993) soll hier als ein erster Vorschlag betrachtet werden, die Plastizität des Gehirns durch eine Selektionstheorie zu erklären.

Edelmann will einen theoretischen Rahmen schaffen, um Biologie und Psychologie miteinander zu verbinden und zu erklären, wie adaptives Verhalten hervorgebracht wird (vgl. Edelmann 1993, S. 115). Damit Menschen adaptives Verhalten zeigen können, müssen sie lernen Signale aus der Umwelt zu verarbeiten und zu bewerten. Die Theorie der neuronalen Gruppenselektion soll eine Antwort auf die Frage geben, wie das Gehirn dazu in der Lage ist, neuartige Signale zu verarbeiten. Weiterhin sollen durch die Selektionstheorie auch Lernprozesse erklärt werden, die dazu führen, dass das Gehirn seine Antworten auf bereits bekannte Signale weiter verfeinert (vgl. Darden und Cain 1989, S. 121). Wie im Fall des Immunsystems sollen also Variation und Selektion die Grundlage für die Fähigkeit des Gehirns zur individuellen Anpassung an neue Signale sein. Die große strukturelle und funktionale Variabilität von individuellen Nervensystemen ist laut Edelmann eine funktionale Eigenschaft des Gehirns, die für andere Theorien nur schwer zu erklären ist.

Die Einheiten der Variation und Selektion sind laut Edelmann Gruppen von Neuronen. Eine neuronale Gruppe besteht aus hunderten oder tausenden von stark miteinander verbundenen Neuronen. Veränderungen in den Verbindungen zwischen

Neuronen einer Gruppe führen zu funktionalen Änderungen für die Gruppe als Ganzes. Neuronale Gruppen können scheinbar also zumindest als funktionale Module aufgefasst werden. Möglicherweise könnte es sich auch um strukturelle Module handeln, da die Verbindungen zwischen den Neuronen von Edelman als anatomische, physische Verbindungen gedacht werden. Gleichzeitig handelt es sich laut Edelman allerdings um dynamische Einheiten, deren Grenzen und Eigenschaften durch die anatomischen Veränderungen der Verbindungen beeinflusst werden (vgl. Edelman 1993, S. 116).

Gruppen von Neuronen, die auf das gleiche Signal reagieren, haben die gleiche Funktion und gehören für Edelman zu einem „Repertoire von Varianten“. Ein solches Repertoire besteht aus einer Vielzahl von neuronalen Gruppen, die auf das gleiche Signal reagieren, aber unterschiedliche interne Strukturen aufweisen. Die neuronalen Gruppen eines Repertoires zeigen „Degeneration“ (*degeneracy*) (vgl. Edelman und Gally 2001).

Die strukturellen Variationen zwischen neuronalen Gruppen werden durch genetische und epigenetische Faktoren während der frühen Gehirnentwicklung produziert. Dazu gehören epigenetische Regulierung von Zellteilung, Zellmigration, Zelltod und des Wachstums von Neuriten (die Fortsätze von Nervenzellen, mit denen Signale weitergeleitet werden). Bereits im Entwicklungsprozess findet laut Edelman ein Selektionsvorgang statt: „A key process in this regulation, particularly at later stages of development, is the selection of morphoregulatory molecule expression and neural structure by correlated neural activity itself“ (Edelman 1993, S. 117). Die anatomische oder morphologische Struktur von neuronalen Gruppen wird durch deren Reaktion auf Input aus der Umwelt beeinflusst. Dieser erste Selektionsprozess bringt in den jeweiligen anatomischen Regionen des Gehirns ein primäres Repertoire hervor, welches dann für einen weiteren Selektionsvorgang zur Verfügung steht.

Der erste Selektionsvorgang während der Gehirnentwicklung erklärt laut Edelman, wie das Gehirn eines neugeborenen Tieres sich auf seine Umwelt einstellt und neuronale Gruppen gebildet werden, die auf Signale und Input aus der Umwelt reagieren können. Es werden solche Strukturen stabilisiert und verstärkt, die auf äußere Signale reagieren können. Verbindungen und Gruppen, die nicht durch Input stimuliert werden, werden abgebaut.

Der zweite Selektionsvorgang ist mit der Veränderung synaptischer Verbindungen durch Aktivitäten des Organismus und den entsprechenden Erfahrungen, die ein Organismus macht, verbunden (vgl. Edelman 1993, S. 117). Ohne größere Veränderungen der Gehirnanatomie, findet dieser Selektionsvorgang zwischen den neuronalen Gruppen

der verschiedenen primären Repertoires statt. Die Variation in der Struktur bestimmt, wie gut oder schlecht eine neuronale Gruppe auf ein Signal antwortet. Die unterschiedlichen Strukturen führen dazu, dass einige neuronalen Gruppen einfacher oder häufiger stimuliert werden als andere. Der Effekt einer Stimulierung ist die Verstärkung einer bestimmten neuronalen Gruppe und durch das Ausbleiben einer Stimulierung die Hemmung von anderen Gruppen aus dem jeweiligen Repertoire. So bildet sich ein sekundäres Repertoire von neuronalen Gruppen, welche besonders effektiv auf bereits bekannte Signale antworten (vgl. auch Darden und Cain 1989, S. 122).

Diese kurze Zusammenfassung der Theorie der neuronalen Gruppenselektion macht deutlich, dass die Beschreibung eines entsprechenden Mechanismus viel komplexer wäre als im Fall der klonalen Selektion. Nicht nur, dass Selektion bereits bei der Bereitstellung von Variation von neuronalen Gruppen eine Rolle spielt, auch die Einheiten der Selektion sind nicht Individuen, sondern Gruppen von miteinander interagierenden Einheiten. Ein großes Problem für die Theorie von Edelman und damit auch für eine mechanistische Rekonstruktion ist die Frage, wie die Passung oder Nicht-Passung von neuronalen Strukturen bestimmt werden kann. Was macht eine Gruppe von Neuronen geeigneter für die Verarbeitung eines bestimmten Signals? (vgl. Darden und Cain 1989, S. 123)

Edelman behauptet einen Zusammenhang zwischen strukturellen Eigenschaften einer neuronalen Gruppe, den anatomischen Verbindungen zwischen den einzelnen Neuronen, und der Funktion der jeweiligen neuronalen Gruppe. Allerdings bleibt anders als im Fall des Immunsystems unklar, wie der Zusammenhang von spezifischen Strukturen und Funktionen zu verstehen ist. Im Fall des Immunsystems kann eine Darstellung der physikalischen Struktur eines B-Zellen-Rezeptors und eines entsprechenden Antigens zeigen, warum es eine Passung zwischen ihnen gibt. Damit wird erklärt, warum die spezifische B-Zelle selektiert wird. Nicht nur, dass der Vorgang bei der neuronalen Gruppenselektion viel komplexer ist, es ist zudem nicht klar, wie die Passung von Strukturen und spezifischen Funktionen zu erklären ist.

Auch ein anderer vieldiskutierter Mechanismus für die Anpassung von Verhalten an Umweltzustände, das so genannte „Trial-and-Error-Learning“ oder „operantes Lernen“, zeigt aus mechanistischer Perspektive ein bestimmtes Problem. Der Prozess des operanten Lernens lässt sich als Selektionsprozess beschreiben, welcher dafür verantwortlich ist, dass bestimmte Verhaltensweisen während der Lebenszeit eines individuellen Organismus neu erworben werden oder sich Verhaltensweisen auf bestimmte Weise verändern (vgl. Hull,

Langman und Glenn 2001, S. 521). Verhaltensänderungen sich demnach abhängig davon, wie gut die Passung zwischen Verhalten und Umwelt ist.

In Selektionstheorien zur Anpassung von Verhalten wird davon ausgegangen, dass Verhalten eine Struktur hat und dass es in Teile zerlegt werden kann, welche selbst weiter zerlegt werden können. Dabei haben die einzelnen Verhaltensteile eine bestimmte Funktion. Als die einfachsten Entitäten, die Teile des Verhaltens eines Organismus sind und eine bestimmte Funktion haben, können direkte Reaktionen oder Antworten auf Umweltreize angesehen werden. Auch eine Gruppe von zusammenhängenden Reaktionen kann als Teil des Verhaltens mit einer spezifischen Funktion angesehen werden, wobei die Funktion dann der Gruppe als Ganzes zukommt. Ein Beispiel dafür wäre das Backen von Kuchen (vgl. Hull, Langman und Glenn 2001, S. 523).

In einfachen Beispielen für das operante Lernen wird ein bestimmtes, produziertes Verhalten durch einen nachfolgenden Stimulus in seiner Frequenz verstärkt oder gehemmt. Beispielsweise kann eine Ratte lernen, einen Hebel zu drücken, wenn das Verhalten anschließend durch Futter belohnt wird. Positiv bewertete Stimuli im Anschluss an ein Verhalten werden dafür sorgen, dass dieses Verhalten häufiger oder mit größerer Wahrscheinlichkeit in der jeweiligen Situation ausgeführt wird. Dagegen führen negativ bewertete Stimuli dazu, dass ein bestimmtes Verhalten weniger häufig oder mit geringerer Wahrscheinlichkeit ausgeführt wird. So kann man beispielsweise Ratten auch beibringen, ein Stück Futter nicht anzurühren, wenn dies durch einen Elektroschock bestraft wird.

In der Theorie des operanten Lernens werden also Varianten von Verhaltensweisen selektiert, die mit einem positiv besetzten Stimulus einhergehen. Auf diese Weise wird das Verhalten eines Tieres nach und nach auf eine Weise organisiert, die in der jeweiligen Umwelt adaptiv ist. Das Verhalten, welches als Ausgangspunkt für Variation und anschließender Selektion von (besser) passenden Varianten dient, kann schon hochgradig organisiert sein oder aus nicht zweckgebundenen Verhaltensweisen bestehen. Beispielsweise zeigen Tauben ein angeborenes Pick-Verhalten, welches in seinen Eigenschaften und seiner Relation zu bestimmten Eigenschaften der Umwelt hochgradig organisiert ist. Durch operantes Lernen wird dieses organisierte Verhalten dann den jeweiligen kontingenten Umweltbedingungen weiter angepasst. Beim Menschen dagegen ist das Verhalten eines Neugeborenen wenig zweckgerichtet und unorganisiert. Aus dem zufälligen und unorganisierten Verhalten wird durch operantes lernen in diesen Fällen erst eine organisierte Antwort auf Umweltbedingungen.

Die Variabilität des Verhaltens wird häufig als zufällig generiert beschrieben (vgl. Hull, Langman und Glenn 2001, S. 525). So produzieren beispielsweise Tauben auch Variation im Pick-Verhalten, die zunächst unabhängig von bestimmten Umweltbedingungen sind. Man kann sich vorstellen, dass nach neuartigen Objekten gepickt wird, die vorher nicht in der Umwelt vorkamen und daher eigentlich keinen Pick-Reiz auslösen sollten. Wird dieses zufällig generierte Verhalten durch einen positiven Stimulus belohnt, weil es sich z.B. um Nahrung handelt, wird sich das entsprechende Verhalten in der Zukunft häufiger zeigen. Die Taube wird häufiger nach solchen Objekten picken. Es wurde schon angemerkt, dass Verhalten und bestimmte Verhaltensweisen als aus Teilen bestehend betrachtet werden. Nun ist eine Möglichkeit zur Bereitstellung von Variation, die in der Literatur diskutiert wird, die zufällige Rekombination von solchen Verhaltensteilen (vgl. West-Eberhard 2003, S. 39).⁶⁵ Beim operanten Lernen könnte also die Rekombination von funktionalen Modulen, verstanden als Teile von Verhalten, eine wesentliche Rolle spielen.

Ein Problem für die Theorien des Operanten Lernens ist es allerdings, die Ergebnisse, die aus der Beobachtung von Verhalten gewonnen werden, mit den Ergebnissen der Neurowissenschaften in Verbindung zu bringen und so die Mechanismen der Verstärkung oder Hemmung von Verhaltensweisen aufzudecken. Dazu wäre eine Untersuchung der Veränderungen von strukturellen und funktionalen Eigenschaften von Neuronen nötig, die zeigt, wie diese Veränderungen mit dem unterschiedlichen Erfolg von Antworten in der jeweiligen Umwelt zusammenhängen (vgl. Hull, Langman und Glenn 2001, S. 526). Ein besonderes Problem ist es dabei, die identifizierten Teile von Verhalten mit strukturellen, physikalischen Komponenten in Verbindung zu bringen. Verhalten ist eine funktionale Kategorie und Teile von Verhalten sind dementsprechend nur über rein funktionale Kriterien zu identifizieren. Doch eine mechanistische Beschreibung verlangt, wie oben ausgeführt, dass Funktionen in strukturellen Komponenten lokalisiert werden können. Die Leibnizsche Lücke im Sinne von Cummins (2000) scheint in diesem Fall aber besonders groß zu sein.

Auf die Frage, ob sich ein Mechanismus rekonstruieren lässt, der die Plastizität des Gehirns oder Verhaltens in ähnlicher Weise wie im Fall des Immunsystems erklären kann,

⁶⁵ Auch im Rahmen der so genannten Evolutionären Erkenntnistheorie wird mit Hinblick auf die Kreativität und bei der Beschreibung von kultureller Evolution versucht, durch Selektionstheorien zu erfassen, wie Variation und Selektion Neues hervorbringen (vgl. z.B. Kronfeldner 2011, S. 44). Auch die Rekombination von bereits vorhandenen Elementen wird als Quelle von Variationen, welche anschließend einem Selektionsprozess unterzogen werden, diskutiert. Ein Beispiel dafür wie Neues durch die Rekombination von Begriffen, Ideen oder anderen kulturellen Einheiten entstehen kann findet sich bei Carrier (2006), wo die Kreativitätsentfaltung von Albert Einstein betrachtet wird.

muss hier zunächst eine negative Antwort gegeben werden. Die Plastizität des Immunsystems ist wesentlich durch den Verweis auf eine modulare Struktur der Rezeptoren und Antikörper bedingt, deren Variabilität auf der Rekombination von strukturellen Komponenten basiert. Obwohl es auch Selektionstheorien gibt, welche die Plastizität des Gehirns oder Verhaltens durch Variation und Selektion erklären wollen, zeigen sich aus mechanistischer Sicht noch große Probleme Strukturen und Funktionen in den beiden hier betrachteten Fällen auf einander abzubilden.

5.4 Zusammenfassung: Der Gegensatz zwischen Modularität und Holismus

Die detaillierte Analyse des Begriffs von Modularität, welcher in der Evolutionären Psychologie verwendet wird, um die Organisation des menschlichen Gehirns zu beschreiben, hat gezeigt, dass es sich um einen rein funktionalen Begriff handelt. Bei der Übernahme des Begriffs aus der Arbeit von Fodor wurden die noch vorhandenen strukturellen Elemente einer Modul-Definition fallen gelassen. Die These der massiven Modularität kann dementsprechend als funktionale Dekomposition bzw. als Rahmen für mögliche funktionale Dekompositionen interpretiert werden. Diese Interpretation ist sinnvoll, unter den Annahmen, dass es sich um einen biologischen Begriff von Modularität handeln soll, und, dass der Stil der kompositionellen Biologie auch in der Psychologie und den Kognitionswissenschaften vorzufinden ist.

Aus mechanistischer Perspektive können funktionale und strukturelle Modularität nicht vollkommen isoliert voneinander betrachtet werden. In der Regel gibt der jeweilige Partitionsrahmen einer theoretischen Perspektive auch strukturelle Kriterien zur Identifikation von Komponenten an. In der theoretischen Perspektive der biologischen Disziplinen finden sich Hinweise darauf, wie im spezifischen Fall Funktionen in Strukturen lokalisiert werden können und nach welchen Strukturen gesucht werden muss. Dies ist im Hinblick auf die These der massiven Modularität zwar nicht der Fall, aber es wird von Vertretern der Evolutionären Psychologie zugestanden, dass durch weitere Fortschritte in den Neurowissenschaften möglicherweise gezeigt werden könne, wie funktional spezialisierte Module im Gehirn realisiert sind.

Die Analyse der Verwendung des Begriff der Plastizität als Argument gegen die These der massiven Modularität hat ergeben, dass drei Arten der Verwendung unterschieden werden können, die mit unterschiedlichen Aspekten in der Debatte verbunden sind. Die Debatte lässt sich auf diese Weise ordnen.

Als zentrales Ergebnis lässt sich festhalten, dass sich die angebliche Opposition zwischen Modularität und Plastizität entweder, wie im Fall der Plastizität der Entwicklung, auflösen lässt oder durch den Bezug zu den Kriterien für Module, die im zweiten Kapitel entwickelt wurden, nachvollziehbar gemacht werden kann, wie im Fall der Plastizität des Verhaltens und der Plastizität des Gehirns. Ein weiteres wesentliches Ergebnis der Betrachtung ist, dass der Begriff der Plastizität auf eine holistische Gegenposition verweist, die eine Dekomposition des Gehirns in funktionale oder strukturelle Einheiten oder eine Lokalisation von Funktionen in strukturellen Komponenten für nicht durchführbar hält.

Die Opposition besteht also nicht direkt zwischen dem Begriff der Modularität und dem Begriff der Plastizität, sondern zwischen Modularität als nötige Vorstufe einer mechanistischen Strategie und einem Holismus. Der Holismus tritt als Einwand gegen das mechanistische Programm auf, während die Annahme, dass gewisser Grad an Modularität vorliegt, als Bedingung für dessen Durchführung angesehen werden kann.

Die Rekonstruktion von Selektionstheorien im Fall des Gehirns ist mit spezifischen Problemen verbunden, die sich im Fall des Immunsystems nicht ergeben haben. So lassen sich, anders als bei der klonalen Selektion, die funktionalen Eigenschaften von Einheiten der Selektion im Fall des Gehirns bisher nicht mit den physikalischen Eigenschaften von Komponenten in Verbindung bringen. So kann in der Theorie der neuronalen Gruppenselektion nicht erklärt werden, wodurch eine spezifische neuronale Gruppe besser für eine bestimmte Funktion geeignet ist als andere Gruppen. Im Fall der Theorie des operanten Lernens ist es nicht einmal möglich zu bestimmen, welche strukturellen Einheiten die Teile von Verhalten im Gehirn realisieren.

Im nächsten Kapitel werden die wichtigsten Ergebnisse dieser Arbeit zusammengetragen.

6 Modularität und Plastizität: Bedingung und Herausforderung für die mechanistische Perspektive

Ausgangspunkt dieser Arbeit war die Frage nach dem Verhältnis der biologischen Begriffe Modularität und Plastizität. Die Frage basierte auf den Beobachtungen, dass es zwar historische Berührungspunkte und einen gemeinsamen Gegenstandsbereich dieser Begriffe gibt, aber dass das Verhältnis der beiden Begriffe bisher nur wenig systematisch untersucht wurde und große begriffliche Unklarheiten bestehen. Weiterhin wurde deutlich, dass die Unklarheiten im Verhältnis der beiden Begriffe auf der großen Reichweite und der uneinheitlichen Verwendung in der Literatur beruhen und dass unterschiedliche Annahmen über das Verhältnis der beiden Begriffe häufig implizit oder unhinterfragt bleiben. Die bestehenden Unklarheiten wurden am Beispiel der Debatte um die massive Modularität des Geistes vorgeführt, welche dann in dieser Arbeit als zentraler Problemfall behandelt wurde.

Der Zusammenhang der Begriffe Modularität und Plastizität wurde durch die Festsetzung eines spezifischen philosophischen und fachlichen Kontextes einer Analyse zugänglich gemacht. So wurde der Bereich der begrifflichen Analyse auf die Anwendung der Begriffe in den Lebenswissenschaften und dort weiterhin auf die kompositionelle Biologie begrenzt. Die kompositionelle Biologie umfasst Disziplinen und Forschungsbereiche in denen der kompositionelle Stil des Theorisierens und die Suche nach mechanistischen Erklärungen eine große Rolle spielen. Die philosophische Theorie mechanistischer Erklärungen im Anschluss an Bechtel und Richardson (2010 [1993]) wurde als philosophischer Kontext entwickelt, welcher es ermöglicht das Verhältnis der beiden Begriffe zu untersuchen. Biologische Systeme und das Verhältnis der beiden Begriffe Modularität und Plastizität wurden in dieser Arbeit also aus einer mechanistischen Perspektive betrachtet.

In diesem Kapitel werden noch einmal die wichtigsten Ergebnisse dieser Arbeit zusammengetragen und eingeordnet. Der erste Teil dieses Kapitels geht auf die Ergebnisse ein, die durch eine Analyse der Begriffe Modularität und Plastizität aus der mechanistische Perspektive gewonnen werden konnten (Abschnitt 6.1). Weiterhin werden die Ergebnisse aus den Betrachtungen der beiden Beispielfälle Immunsystem und Gehirn zusammengetragen und gegenübergestellt (Abschnitt 6.2). Der Vergleich wird interessante Parallelen, aber auch wichtige Unterschiede aufzeigen. Schließlich wird im dritten Teil dieses abschließenden Kapitels ein zentrales Ergebnis aus der Betrachtung der Debatte um die massive Modularität thematisiert. Bei der Betrachtung der Debatte wurde

herausgearbeitet, wie der in der Literatur zu findende Gegensatz zwischen Modularität und Plastizität interpretiert und verstanden werden kann. Der vermeintliche Gegensatz zwischen Modularität und Plastizität konnte als Gegensatz zwischen Modularität und einer holistischen Gegenposition aufgedeckt werden. Im Anschluss daran stellt sich die Frage, wie man diese holistische Gegenposition sinnvoll interpretieren kann und welche epistemischen Konsequenzen sich daraus ergeben (Abschnitt 6.3). Das Kapitel wird abgeschlossen durch einen kurzen Ausblick auf offen gebliebene und neue Fragen, die sich aus dieser Arbeit ergeben haben.

6.1 Ergebnisse der begrifflichen Analysen

Die Analysen der beiden Begriffe Modularität und Plastizität wurden im Rahmen der mechanistischen Perspektive durchgeführt. Für die Betrachtung des Verhältnisses von Modularität und Plastizität war es nötig, einen philosophischen Rahmen abzustecken und einen Kontext zu formulieren, in dem die Begriffe sinnvoll auf ihr Verhältnis hin untersucht werden können. Dieser Kontext wurde in der mechanistischen Perspektive gefunden. Zu Beginn dieser Arbeit wurde bereits angekündigt, dass es hier nicht um eine Verteidigung der mechanistischen Theorie gehen soll. Dennoch muss hier noch einmal die Fruchtbarkeit der mechanistischen Perspektive im Hinblick auf die Frage nach dem Verhältnis von Modularität und Plastizität herausgestellt werden.

Die mechanistische Perspektive hat sich für die Untersuchung des Verhältnisses von Modularität und Plastizität sogar in mehrfacher Hinsicht als fruchtbar erwiesen. Durch die hier eingenommene mechanistische Perspektive wurde es möglich, trotz der Pluralität und der uneinheitlichen Verwendungen der Begriffe der Modularität und der Plastizität, in beiden Fällen eine Art begrifflichen Kern herauszuarbeiten. Die mechanistische Perspektive als epistemische Perspektive erlaubt es, die Verwendung der Begriffe in wissenschaftlichen Aktivitäten in der Analyse zu berücksichtigen. Im Vordergrund steht bei den hier angestellten Betrachtungen die tatsächliche Verwendung der Begriffe in der Biologie. Dabei zeigen sich eine Pluralität von Verwendungen und die Kontextabhängigkeit der konkreten, operationalen Definition von Begriffen in beiden Fällen. Aber innerhalb einer spezifischen, philosophischen Perspektive, wie der mechanistischen Perspektive, kann die Verwendung von Begriffen dann allerdings auf ihre Konsistenz geprüft werden.

Besonders für den Fall des Begriffs der Modularität hat es sich als fruchtbar herausgestellt, die epistemische Rolle des Begriffs einzubeziehen. So konnte auf diese Weise die gemeinsame epistemische Funktion der unterschiedlichen Modularitätsbegriffe im theoretischen Stil der kompositionellen Biologie herausgestellt werden. Weiterhin konnte die wichtige Unterscheidung von funktionaler und struktureller Modularität sinnvoll interpretiert werden. Auch der Begriff der Plastizität konnte mit Hilfe der mechanistischen Perspektive von anderen Arten der umweltinduzierten Variabilität abgegrenzt und so geschärft und präzisiert werden.

Darüber hinaus lassen sich die Begriffe im Rahmen der mechanistischen Perspektive in eine sinnvolle Beziehung zu einander bringen. Während Modularität aus mechanistischer Perspektive als eine Eigenschaft der Systemorganisation verstanden werden kann, wird mit dem Begriff der Plastizität ein Phänomen auf der Ebene des Systemverhaltens bezeichnet. Auf diese Weise kann nach dem Zusammenhang von Organisation und Verhalten des betrachteten Systems gefragt werden. So lässt sich auf ein bestimmtes System bezogen fragen, wie die modulare Organisation dieses Systems und dessen Plastizität auf der Verhaltensebene zusammenhängen.

6.1.1 Modularität als Heuristik

Das zweite Kapitel dieser Arbeit befasste sich mit dem Begriff der Modularität, der ganz allgemein die Eigenschaft von biologischen Systemen bezeichnet, in relativ autonome Einheiten zerlegbar zu sein. Die Gemeinsamkeit aller Modularitätsbegriffe ist die Idee, dass biologische Systeme aus relativ unabhängigen Teilen, den Modulen, bestehen, welche intern hochgradige Interaktion und extern nur geringe Interaktion zeigen.

Bei genauerer Betrachtung hat sich eine Pluralität von Modularitätsbegriffen in der Biologie gezeigt, welche am Beispiel der Entwicklungs- und Evolutionsbiologie eingeführt wurde. In unterschiedlichen Disziplinen und sogar innerhalb einer Disziplin wird der Begriff „Modularität“ nicht einheitlich verwendet. Es werden teilweise sehr unterschiedliche operationale Definitionen in den jeweiligen lokalen Kontexten angebracht. Allerdings konnte als Gemeinsamkeit der unterschiedlichen Verwendungsweisen des Begriffs der Modularität festgestellt werden, dass jeweils Einheiten eines Systems identifiziert werden, die als Teile des Systems ihre eigene strukturelle oder funktionale Identität besitzen. Module bezeichnen Teile eines Systems, die bestimmte Bedingungen erfüllen.

Teile spielen in der kompositionellen Biologie eine wichtige Rolle (vgl. Winther 2006) und mit Hilfe der mechanistischen Perspektive können allgemeine Kriterien bestimmt werden, die funktionale oder strukturelle Teile eines Systems erfüllen müssen, damit diese als Module angesehen werden können. Die vier Kriterien sind (a) Interne Integration, (b) relative Unabhängigkeit, (c) Beständigkeit über eine ausreichende Zeitspanne als identifizierbare Einheiten und (d) iterative Verwendung beim Aufbau größerer Einheiten oder anderer Systeme. Diese Kriterien lassen einen graduellen Begriff von Modularität zu und lassen sich für die jeweilige Ebene einer Systembeschreibung anpassen. Während die Kriterien (a) und (b) Anforderungen an die kausale Struktur eines Systems stellen, sind die Kriterien (c) und (d) epistemische Anforderungen, die im Lichte der mechanistischen Perspektive sinnvoll interpretiert werden können. Kriterium (c) verlangt, dass Module über eine gewisse Zeit stabil sind, damit sie als Teile eines Mechanismus erkannt werden können. Der Anspruch mechanistischer Erklärungen, nicht nur lokale Beschreibungen von singulären Ereignissen zu sein, sondern eine gewisse Verallgemeinerung für Systeme der gleichen Art zu bieten, wird durch Kriterium (d) zum Ausdruck gebracht.

Die Gemeinsamkeit der unterschiedlichen Begriffe von Modularität in der kompositionellen Biologie ist ihre epistemische Rolle beim Finden und Formulieren von mechanistischen Erklärungen. Alle operationalen Definitionen von Modularität dienen dazu, Teile in einem System zu identifizieren, die funktionale oder strukturelle Teile des gesuchten Mechanismus sind. Der Begriff der Modularität fängt eine nötige Vorannahme ein, die es ermöglicht die heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation anzuwenden. Damit wird der Begriff der Modularität selbst zu einem heuristischen Mittel für den Umgang mit der Komplexität von biologischen Systemen.

Die begriffliche Unterscheidung zwischen funktionaler und struktureller Modularität ist grundlegend und korrespondiert mit der Unterscheidung zwischen der funktionalen und der strukturellen Dekomposition eines Systems. Diese zwei Arten von Dekomposition stellen bei der Suche nach einer mechanistischen Erklärung verschiedene Vorgehensweisen dar, die sich gegenseitig ergänzen und korrigieren. Eine mechanistische Erklärung läuft schließlich darauf hinaus, die beiden Arten von Dekomposition aufeinander abzubilden und so Funktionen in strukturellen Komponenten zu lokalisieren.

Die Lokalisation von funktionalen Einheiten in physikalischen Komponenten kann dabei auch komplex sein. In Fällen der komplexen Lokalisation können die an einer Funktion beteiligten Komponenten räumlich verteilt sein, an verschiedenen anderen Funktionen beteiligt sein und dynamische Feedback-Relationen aufweisen. Tatsächlich

sollte man laut Bechtel in den meisten Fällen im Bereich der Biologie erwarten, dass Mechanismen Fälle von komplexer Lokalisation und dynamische Elemente aufweisen werden (vgl. Bechtel 2011).

Die Ergebnisse der Analyse des Begriffs der Modularität lassen sich in breitere philosophische und wissenschaftstheoretische Debatten über die Natur wissenschaftlicher Begriffe einordnen. So wird deutlich, wie hier in dieser Arbeit ein Mittelweg zwischen einem Begriffspluralismus und der Suche nach einem begrifflichen Kern gefunden werden kann. Der begriffliche Kern ist im Fall von Modularität abstrakt und zum Teil in der epistemischen Funktion zu finden, die der Begriff bei der Suche nach mechanistischen Erklärungen hat. In gewisser Hinsicht findet sich aber ein Begriffspluralismus in den lokalen Forschungskontexten. Die Anwendung des Begriffs im Rahmen einer disziplinären Perspektive und einer Forschungsfrage legt erst fest, welche konkreten strukturellen und funktionalen Kriterien zur Identifikation von Modulen herangezogen werden. Diese Kriterien werden durch den Partitionsrahmen (vgl. Winther 2006), der eben Teil der disziplinären Perspektive ist, festgelegt. Die theoretische Perspektive einer Disziplin gibt also an, wie der Begriff des Moduls im jeweiligen Kontext mit Inhalt zu füllen ist. Für Winther (vgl. 2001, S. 126) ist die Analyse des Begriffs der Modularität daher ein nützlicher Ort für die Analyse des Zusammenhanges von biologischen Begriffen und theoretischen Perspektiven.

Viele biologische Begriffe zeigen eine ähnliche Kontextabhängigkeit wie der Begriff der Modularität. Ein anderes vieldiskutiertes Beispiel ist der Begriff des Gens. Was genau mit dem Begriff „Gen“ bezeichnet wird, ist abhängig vom jeweiligen disziplinären Kontext und der Forschungsfrage. Allein in der Molekularbiologie findet sich eine Vielzahl von operationalen Definitionen des Genbegriffs. Kenneth Waters (2004) beschreibt die Debatte um den Genbegriff auch als eine Debatte zwischen Reduktionisten und Antireduktionisten (vgl. Waters 2000, S. 539-540). Dabei wurde der Pluralismus von Genbegriffen in der Molekularbiologie als Argument für eine antireduktionistische Position genutzt: Wenn sich kein einheitlicher Genbegriff finden lässt, dann kann die klassische Genetik nicht auf die Molekularbiologie reduziert werden. Ohne auf die Details dieser Debatte hier einzugehen ist es bemerkenswert, dass Waters durch eine Analyse des Genbegriffs dessen Einheit aufzeigen will. Waters sieht ebenfalls einen engen Zusammenhang zwischen wissenschaftlichen Begriffen und deren epistemischen Funktionen in Erklärungen. So sollte eine Analyse des Genbegriffs auch die explanatorische Kraft von Erklärungen, die auf dem Genbegriff basieren, und die Grenzen solcher Erklärungen aufzeigen (vgl. Waters

2004). Anders als in dieser Arbeit geht Waters aber nicht auf die epistemische Funktion des Begriffs ein, um die Einheit hinter den vielen operationalen Definitionen von „Gen“ zu erfassen. Stattdessen ergibt seine Analyse eine Definition mit mehreren Variablen, welche dann durch den jeweiligen Kontext bestimmt werden (vgl. Waters 2000, S. 544).⁶⁶

In dieser Arbeit wurde ein anderer Weg gewählt, um die Kontextabhängigkeit des Begriffs der Modularität mit einer einheitlichen Analyse zu verbinden. Im Zusammenhang mit der Vereinbarung eines Begriffspluralismus und der Suche nach einem begrifflichen Kern ist vor allem die Rolle der in dieser Arbeit eingenommenen mechanistischen Perspektive als epistemischen Perspektive herauszustellen, die diesen Mittelweg erst möglich macht. Die Analyse auf einer abstrakteren und allgemeineren Ebene ist durch Einbezug der epistemischen Funktion möglich geworden. Der Bezug auf die epistemische Funktion erlaubt eine Verallgemeinerung über verschiedene biologische Disziplinen und Forschungskontexte hinweg, ohne den Begriff mit Variablen auszustatten. Durch die mechanistische Perspektive wird es möglich, die Pluralität der Modularitätsbegriffe in der Biologie zu ordnen und auf die grundlegende Unterscheidung zwischen struktureller und funktionaler Modularität zurückzuführen.

Die Analyse des Begriffs der Modularität in dieser Arbeit verdeutlicht, dass Begriffe „Werkzeuge“ sein können. Begriffe können eine bestimmte Funktion im epistemischen Prozess bei der Generation von Wissen einnehmen. In diesem Sinne fängt der Begriff der Modularität eine wichtige Hintergrundannahme ein, welche es ermöglicht, die Heuristiken der Dekomposition und Lokalisation zu verwenden.

Eine Möglichkeit, die gemeinsame epistemische Rolle der verschiedenen Begriffe von Modularität in der kompositionellen Biologie in einem größeren Rahmen zu interpretieren, könnte der Ansatz von Ingo Brigandt (2010) anbieten. Brigandt entwirft einen Ansatz, der die Rationalität des semantischen Wandels von wissenschaftlichen Begriffen erfassen soll. Dazu wird eine Theorie der Bedeutung von wissenschaftlichen Begriffen entworfen, die drei Dimensionen der Bedeutung annimmt: Wissenschaftliche Begriffe haben demnach nicht nur i) eine Referenz oder Extension und ii) eine inferentielle Rolle (*inferential role*) oder Intension, sondern auch einen epistemischen Zweck (*epistemic goal*) (vgl. Brigandt 2010, S. 19). Die inferentielle Rolle eines Begriffs umfasst für Brigandt mehr als nur eine theoretische Definition. Auch das linguistische Verhalten und

⁶⁶ Waters Analyse des molekularen Genbegriffs läuft auf folgendes Ergebnis hinaus:

„**a gene g for linear sequence l in product p synthesized in cellular context c** is a potentially replicating nucleotide sequence, n , usually contained in DNA, that determines the linear sequence l in product p at some stage of DNA expression“ (Waters 2000, S. 544, Hervorhebungen im Original).

die wissenschaftliche Praxis einer Gemeinschaft von Forschenden bestimmen laut Brigandt die inferentielle Rolle eines Begriffs (vgl. ebd., S. 22). Der epistemische Zweck eines Begriffs spiegelt die epistemischen Ziele wieder, die eine bestimmte Gemeinschaft mit einem Begriff verbindet. Semantischer Wandel kann zwar in allen drei Dimensionen der Bedeutung stattfinden, aber laut Brigandt setzt der epistemische Zweck Standards dafür, welche Veränderungen in Bezug auf Referenz oder inferentielle Rolle als rational gelten können.

Der Ansatz von Brigandt ist an dieser Stelle interessant, da nicht nur eine Betonung der epistemischen Praxis mit der mechanistischen Perspektive dieser Arbeit in Einklang steht, sondern, weil die Gemeinsamkeit aller Begriffe von Modularität möglicherweise durch den Bezug auf ein gemeinsamen epistemischen Zweck beschrieben werden kann.

6.1.2 Plastizität als epistemische Herausforderung

Bei der Analyse des Begriffs der Plastizität wurden zunächst anhand von Wörterbuchdefinitionen und allgemeinen Definitionsversuchen aus der theoretischen Literatur typische Verwendungsweisen des Begriffs festgestellt. Dabei hat sich gezeigt, dass der Begriff „Plastizität“ typischerweise dazu benutzt wird, um die Fähigkeiten von biologischen Systemen zu bezeichnen. Genauer gesagt, verweisen die typischen Verwendungsweisen des Begriffs der Plastizität auf die Fähigkeit von biologischen Systemen, sich individuell an Umweltbedingungen anpassen zu können. Systeme, die Plastizität aufweisen, können auf veränderte (externe oder interne) Umweltbedingungen mit der Produktion einer adaptiven, phänotypischen Antwort reagieren und sich den veränderten Umweltbedingungen im Rahmen der individuellen Entwicklung anpassen.

Systeme, denen diese Fähigkeit typischerweise zugeschrieben wird, sind Organismen und Teile von Organismen. Zwar können diese Teile auf verschiedenen Ebenen der biologischen Organisation verortet werden, aber die Voraussetzung für die Zuschreibung von Plastizität ist die Möglichkeit, eine Unterscheidung zwischen Genotyp und Phänotyp treffen zu können. Der Begriff des Phänotyps ist aber offen genug, um die verschiedenen Zuschreibungen von Plastizität unterhalb der Ebene des Organismus erfassen zu können. Die verschiedenen Dimensionen von Plastizität lassen sich als morphologische, physiologische oder verhaltensbezogene phänotypische Variabilität beschreiben. Diese Dimensionen von Plastizität hängen allerdings auf vielfältige Art und Weise miteinander zusammen und Variation in einer Dimension kann mit Variation in anderen Dimensionen

einhergehen. Aus mechanistischer Perspektive eigenen sich diese Dimensionen von Plastizität daher nicht, um grundlegende Unterscheidungen von Arten von Plastizität einzuführen. In der Literatur werden mit spezifischen Bezeichnungen häufig auf bestimmte Systeme oder zum Teil auf bestimmte Dimension von Plastizität verwiesen. So wird beispielsweise der Begriff „neuronalen Plastizität“ als Fähigkeit von Neuronen oder des Gehirns aufgefasst und die Bezeichnung „Entwicklungsplastizität“ wird in der Regel mit morphologischer Variabilität in Verbindung gebracht.

Es wurde aber nicht nur eine Bestimmung des Begriffs der Plastizität gesucht, welche die typischen Verwendungen in der Biologie erfassen kann, sondern der Begriff der Plastizität sollte geschärft und von anderen Formen der umweltinduzierten Variabilität abgrenzt werden. Mit Hilfe der mechanistischen Perspektive wurden zwei andere Formen der umweltinduzierten Variabilität von genuiner Plastizität unterschieden.

„Kritische Sensitivität“ (*critical sensitivity*) bezeichnet die Abhängigkeit eines Systems von Umweltfaktoren oder einem Input aus der Umwelt, um ein bestimmtes Entwicklungsergebnis oder Verhalten hervorzubringen. Bei Vorliegen des entsprechenden Inputs ist dieses Ergebnis aber im Wesentlichen invariant. Variation entsteht nur durch das Vorliegen oder Nicht-Vorliegen eines kritischen Faktors. Möglich ist auch, dass Variationen durch quantitative Unterschiede im benötigten Input zustande kommen. Mit dem Begriff „flexible Sensitivität“ (*flexible sensitivity*) lässt sich die Variabilität eines Systems bezeichnen, die darauf zurückzuführen ist, dass der jeweilige Input, den ein System aus der Umwelt erhält, zu unterschiedlichen Ergebnissen führt. Das System ist zwar auch passiv, aber nicht invariant in Bezug auf den Input. In beiden Fällen von Sensitivität ist der Ort der Kontrolle zur Erklärung der beobachteten Variationen, nicht im System, sondern in der Umwelt des Systems zu suchen.

Im Gegensatz zu den beiden Arten von Sensitivität wird mit dem Begriff „Plastizität“ im engeren Sinne ein aktiver Mechanismus bezeichnet, der eine adaptive Antwort als Reaktion auf einen Input aus der Umwelt produziert. Dabei wird aus einer bestimmten Bandbreite von Antworten ausgewählt oder eine neue Antwort dem bestehenden Repertoire hinzugefügt. Im ersten Fall handelt es sich um „Plastizität erster Ordnung“ und im zweiten um „Plastizität zweiter Ordnung“. In beiden Fällen werden phänotypische Variationen als adaptive Antworten auf Herausforderungen aus der Umwelt hervorgebracht.

Plastizität bleibt in der mechanistischen Perspektive zunächst ein zu erklärendes Phänomen, da der Begriff sich auf das Systemverhalten bezieht. Damit einhergehend

verweist der Begriff der Plastizität auf spezifische Anforderungen an mechanistische Erklärungen dieses Phänomens. So erfordert Plastizität als Fähigkeit der individuellen Anpassung eine Erklärung der Anpassung. Anpassungsphänomene werden typischerweise durch Instruktions- oder Selektionstheorien erklärt (vgl. Darden und Cain 1989). Der jeweilige Instruktions- oder Selektionsmechanismus, der im Anschluss an eine entsprechende Theorie gesucht wird, sollte zeigen können, wie Reize oder Signale aus der Umwelt genutzt werden, um den Zustand der Umwelt zu bestimmen, und wie eine adaptive Antwort in Form von phänotypischer Variation ausgewählt und hervorgebracht wird.

Plastizität stellt aber nicht nur bestimmte Anforderungen an mechanistische Erklärungen. Darüber hinaus lässt sich am Fall des Begriffs der Plastizität auch auf eine interessante epistemische Eigenschaft von wissenschaftlichen Begriffen hinweisen. Wissenschaftliche Begriffe können nicht nur epistemische Funktionen erfüllen und damit bestimmten epistemischen Zielen dienen (z.B. im Sinne von Brigandt 2010), sondern Begriffe können auch epistemische Herausforderungen zum Ausdruck bringen.

In dieser Hinsicht wurden drei Herausforderungen oder Probleme identifiziert, die aus mechanistischer Perspektive mit dem Begriff der Plastizität verbunden sind. Erstens erschwert die Komplexität der System-Umwelt-Interaktion die Bestimmung der jeweiligen Beiträge von einzelnen Systemteilen und von Systemgrenzen. Zweitens ergibt sich dadurch, dass Teile in einem System durch andere Teile in diesem System und Umweltfaktoren beeinflusst werden, das Problem der Verallgemeinerung. Wenn die strukturellen und funktionalen Eigenschaften von Teilen kontextabhängig sind, erscheint es problematisch, Erkenntnisse über einen Mechanismus über mehrere Kontexte hinweg zu verallgemeinern. Die epistemische Herausforderung besteht darin, alle relevanten Kontexte und Faktoren, die zu Veränderungen eines Mechanismus führen, zu identifizieren. Drittens, wird durch den Verweis auf die dynamische Interaktion von Systemteilen und unterschiedliche Arbeitsweisen eines Mechanismus in verschiedenen Kontexten auf einen Holismus verwiesen. Möglicherweise erfüllen Teile des Systems nicht die Kriterien, die im zweiten Kapitel für die Identifikation von Modulen aufgestellt wurden. Das zu betrachtende System könnte sich als nicht-modular herausstellen, was sich in einem Scheitern der heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation ausdrücken würde.

6.2 Vergleich der zwei Anwendungsfälle

Das Immunsystem und das Gehirn im Rahmen der Debatte um die massive Modularität wurden in dieser Arbeit ausführlich betrachtet. An dieser Stelle sollen die wichtigsten Ergebnisse aus der Betrachtung der beiden Fälle noch einmal gesammelt und gegenübergestellt werden.

Ein zentrales Anliegen war bei der Untersuchung der beiden Anwendungsfälle die Überprüfung einer Behauptung von Barrett und Kurzban (2006, S. 635), die bei der Verteidigung der These der massiven Modularität auf das Immunsystem verwiesen haben. Die Behauptung ist dabei, dass im Immunsystem wie im Gehirn die modulare Organisation des Systems dessen Plastizität erklären kann. Die zwei Fragen, die sich im Anschluss an die Behauptung von Barrett und Kurzban gestellt haben, waren:

- (1) Kann die Behauptung über dem Zusammenhang zwischen Modularität und Plastizität im Fall des Immunsystems aufrechterhalten werden?
- (2) Lässt sich diese Annahme über das Verhältnis von Modularität und Plastizität sinnvoll auf das Gehirn übertragen?

Im Fall des Immunsystems kann ein Mechanismus rekonstruiert werden, welcher die Plastizität des Systems als Fähigkeit der Anpassung an neuartige Umweltbedingungen erklären kann. Anhand dieses Mechanismus wurde die Anwendung der vorher analysierten Begriffe von Modularität und Plastizität demonstriert.

So zeigt das Immunsystem Plastizität erster und zweiter Ordnung, die beide im Rahmen des gleichen mechanistischen Ansatzes erklärt werden können. Zentral für diesen Mechanismus ist die Produktion von Variation und die anschließende Selektion und klonale Vermehrung von funktional spezifischen B-Zellen. Die B-Zellen werden nicht nur für die Abwehr neuartiger Erreger selektiert, sondern stellen zusammen mit den T-Zellen auch das immunologische Gedächtnis dar. Die im Körper vorhandenen Gedächtniszellen stellen ein bestimmtes Repertoire an Antworten zur Verfügung.

Es hat sich herausgestellt, dass die Frage (1) in gewisser Weise positiv beantwortet werden kann. Modularität spielt eine wichtige Rolle in der mechanistischen Erklärung für die Plastizität des Immunsystems. Dabei musste die Behauptung von Barrett und Kurzban allerdings in zwei Punkten spezifiziert werden. Erstens wird Variation durch die Rekombination von strukturellen Modulen erzeugt. Der Fall des Immunsystems

verdeutlicht so noch einmal die grundlegende Unterscheidung zwischen struktureller und funktionaler Modularität. Zweitens ist die Rekombination von strukturellen Modulen nur ein Teil des Mechanismus, welcher die Plastizität der humoralen Immunantwort erklärt. Die Erzeugung von Variation ist wie der Selektionsmechanismus ein funktionales Modul der humoralen Immunantwort. Wie Plastizität hervorgebracht wird, erklärt nur das Zusammenspiel der beiden Module.

Im Fall des Gehirns lässt sich das Verhältnis von Modularität und Plastizität nicht so eindeutig bestimmen. Zunächst wurde festgestellt, dass es sinnvoll ist, die These der massiven Modularität als funktionale Dekomposition oder als Rahmen für mögliche funktionale Dekompositionen zu interpretieren, wenn der Begriff der massiven Modularität als biologischer Begriff von Modularität aufgefasst werden soll. Damit kann zwar die Verwendung des Modularitätsbegriffs in der Debatte zunächst präzisiert werden, aber der Zusammenhang zum Begriff der Plastizität ist trotzdem deutlich komplexer als beim Immunsystem.

Ein Problem dabei ist, dass Plastizität in der Debatte um die massive Modularität mit Bezug auf sehr unterschiedliche Phänomene und Aspekte verwendet wird. Es konnten drei Themen in der Debatte unterschieden werden, die mit den Begriffen der Entwicklungsplastizität, der Plastizität des Verhaltens und der Plastizität des Gehirns in Verbindung stehen.

Die mechanistische Perspektive war besonders hilfreich dabei, die Verwendung der Begriffe in der Debatte systematisch zu ordnen und die Tragweite der Argumente, die auf den unterschiedlichen Plastizitätsbegriffen beruhen, einzuschätzen. Es wurde dabei zunächst deutlich, dass Argumente, die auf die Entwicklungsplastizität verweisen, aus mechanistischer Perspektive nicht haltbar sind, wenn die These der massiven Modularität als funktionale Dekomposition aufgefasst wird.

Die Kritik an der massiven Modularität, welche sich auf die Plastizität des Verhaltens beruft, konnte durch den Bezug auf die in dieser Arbeit entwickelten Kriterien für funktionale und strukturelle Module nachvollziehbar gemacht werden. Die Plastizität des Verhaltens weist darauf hin, dass die Kriterien (a) interne Integration und (b) relative Unabhängigkeit möglicherweise nicht erfüllt werden. Die beobachtete Plastizität des Verhaltens, so die Idee der Kritiker, verlangt, dass es einen hohen Grad an Interaktion zwischen verschiedenen Bereichen des Gehirns gibt und dass domänen-übergreifende Systeme angenommen werden müssen. Duale-System-Theorien versuchen diese Art der Kritik aufzunehmen und postulieren eine zweigeteilte kognitive Architektur.

Der Begriff der Plastizität des Gehirns verweist auf eine dynamische und holistische Sichtweise auf das Gehirn, die sich im Problem der Lokalisation ausdrückt. Auch das Problem der Lokalisation lässt sich durch Bezug auf die Kriterien für Module veranschaulichen. So wird in diesem Fall das Zutreffen der Kriterien (c), Beständigkeit über eine ausreichende Zeitspanne als identifizierbare Einheiten, und (d), iterative Verwendung beim Aufbau größerer Einheiten oder anderer Systeme, durch die holistische Gegenposition bestritten. Es hat sich auch gezeigt, dass die Möglichkeit eines Scheiterns der mechanistischen Vorgehensweise im Fall des Gehirns nicht ausgeschlossen werden kann. Die Opposition besteht hier aber nicht zwischen Modularität und Plastizität, sondern zwischen der Annahme der Modularität und einem Holismus.

Im Vergleich der beiden Fälle lässt sich festhalten, dass beide Systeme, das Immunsystem und das Gehirn, Plastizität erster und zweiter Ordnung zeigen. Außerdem werden beide Systeme und deren Funktionsweise in der Literatur durch Selektionstheorien beschrieben. Im Fall des Immunsystems ist die Theorie der klonalen Selektion die dominante Theorie in der wissenschaftlichen Literatur. Die Selektionstheorien im Fall des Gehirns sind sehr viel spekulativer und sind stärker umstritten. Zu diesen Theorien gehören die Theorie der neuralen Gruppenselektion und Theorien des operanten Lernens. Trotz dieser Gemeinsamkeiten stellt sich der Fall des Gehirns als schwieriger für die mechanistische Vorgehensweise heraus.

Ein wichtiger Unterschied ist, dass im Fall des Immunsystems Funktionen auf Strukturen abgebildet werden können. Die Lokalisation von Funktionen in spezifischen Strukturen gelingt beim Immunsystem auf der Zellebene und der molekularen Ebene. Weiterhin kann über den Verweis auf strukturelle Eigenschaften erklärt werden, warum die jeweiligen Komponenten in der Lage sind, eine bestimmte Aktivität auszuführen. So hat sich beispielsweise gezeigt, dass die physikalischen Eigenschaften der konstanten Region eines Antikörpers dessen immunologische Funktion bestimmen.

Auch die funktionale Spezifität von B-Zellen und Antikörpern kann durch strukturelle Unterschiede erklärt werden. Jede B-Zelle hat dank der individuellen, strukturellen Merkmale des jeweiligen Rezeptors eine funktionale Spezifität. Warum eine Passung zwischen einem bestimmten Erreger und einer bestimmten B-Zelle und den produzierten Antikörpern besteht, kann durch Bezug auf die spezifischen, strukturellen Eigenschaften des jeweiligen Rezeptors und der Antikörperbindungsstelle erklärt werden. Damit kann nicht nur die Funktionsweise von Antikörpern und deren Spezifität, sondern

auch der Selektionsprozess durch Rückgriff auf bestimmte physikalische Eigenschaften nachvollziehbar gemacht werden.

Die Zuordnung von Funktionen und Strukturen ist im Fall des Immunsystems klar, beim Gehirn dagegen schwieriger. Ein Problem ist dabei, dass der Begriff der massiven Modularität sich als rein funktionaler Begriff herausgestellt hat. Die Zuordnung von Funktionen auf strukturelle Komponenten wurde von der Evolutionären Psychologie bisher zurückgestellt und als Aufgabe für zukünftige Forschung in den Neurowissenschaften angesehen. Die Lokalisation von Modulen im Gehirn ist also bisher ausgeblieben. Aus mechanistischer Perspektive bleibt die Erklärung der kognitiven Kapazitäten von Menschen damit unvollständig.

Bei der Betrachtung von Selektionstheorien, die als Ausgangspunkte für mögliche mechanistische Beschreibungen dienen könnten, hat sich schnell gezeigt, dass die Abbildung von Funktionen auf Strukturen auch dort problematisch ist. Die Selektionstheorie im Fall des operanten Lernens steht dem gleichen Problem gegenüber wie die These der massiven Modularität. Es ist auch dort ein Problem, die identifizierten Teile von Verhalten mit strukturellen, physikalischen Komponenten in Verbindung zu bringen.

Im Fall des Gehirns gelingt die Zuordnung von Funktionen auf Strukturen allerdings auch bisher nicht auf der Zellebene. Zwar können Neuronen als Teile im Gehirn strukturell identifiziert werden, so wie andere Zellen auch als Teile des Organismus identifiziert werden können. Aber als Teile des Gehirns sind Neuronen strukturell viel gleichartiger als beispielsweise die Zellen des Immunsystems. Funktionale Unterschiede können auf dieser Ebene bisher nur sehr schwer mit strukturellen Unterschieden in Verbindung gebracht werden.⁶⁷ Möglicherweise können aber auf einer höheren Ebene Strukturen und Funktionen zugeordnet werden. Typischerweise werden Gehirnareale wie das Wernicke- oder Broca-Zentrum mit spezifischen Aufgaben in Verbindung gebracht. Die spezifischen strukturellen Unterschiede, die sich in den Verbindungen von Neuronen innerhalb eines bestimmten Zentrums zeigen, könnten dann als Träger von spezifischen Funktionen aufgefasst werden, wenn sie genügend Stabilität zeigen.

⁶⁷ Das gleiche gilt auch andersherum. Yuste und Bonhoeffer (2001) behandeln beispielweise morphologische und strukturelle Veränderungen an den Fortsätzen von Dendriten (*dendritic spines*), welche mit Lernprozessen und synaptischer Plastizität in Verbindung gebracht werden. Obwohl Fortschritte gemacht wurden im Aufzeigen von bestimmten, strukturellen Veränderungen die z.B. mit der Langzeitpotenzierung von Nervenzellen korrelieren, lassen sich nur schwer die spezifischen Funktionen dieser Änderungen (z.B. bei der Gedächtnisbildung) bestimmen.

Die Theorie der neuronalen Gruppenselektion von Edelman (1993) geht in dieser Hinsicht davon aus, dass Gruppen von Neuronen zusammen Träger einer bestimmten Funktion sind. Aber das Problem dabei bleibt, dass eine genauere Betrachtung der jeweiligen physikalischen Eigenschaften einer Gruppe, anders als bei der B-Zelle oder dem Antikörper, nicht zeigen kann, wie die Funktion aus diesen Eigenschaften hervorgeht. Auch die Frage, wie die Passung oder Nicht-Passung von neuronalen Strukturen auf Funktionen im Selektionsprozess erklärt werden kann, bleibt offen. Inwiefern eine Gruppe von Neuronen durch ihre strukturellen Eigenschaften geeigneter für die Verarbeitung eines bestimmten Signals ist als eine andere Gruppe, kann nicht beantwortet werden. Anders als im Fall des Immunsystems kann der Zusammenhang von spezifischen Strukturen und Funktionen nicht direkt nachvollziehbar gemacht werden.

Möglicherweise handelt es sich im Fall des Gehirns auch um ein integriertes System, dessen Teile in hohem Maße interagieren und Funktionen werden durch die kurzfristige Bildung und anschließenden Zerfall von Zentren übernommen. Dies würde auch dem Verständnis von Uttal (2002a) vom Gehirn als dynamischem System entsprechen. In so einem System könnten keine Teile identifiziert werden, welche die Kriterien für Module erfüllen würden. Der Holismus, der in einem ständigen Umbau und starken Wechselwirkungen zwischen den Einheiten besteht, würde die heuristischen Strategien der mechanistischen Vorgehensweise zum Scheitern bringen. Doch was sind die epistemischen Konsequenzen dieses Scheiterns? Wie kann die Idee des Holismus sinnvoll wissenschaftstheoretisch interpretiert werden? Einige abschließende Überlegungen werden dazu im nächsten Abschnitt angestellt.

6.3 Epistemische Konsequenzen des Holismus

Es hat sich herausgestellt, dass die angebliche Opposition zwischen Modularität und Plastizität, welche Kritiker der massiven Modularität anführen, im Fall des Gehirns eigentlich auf einen Gegensatz zwischen der angenommenen Modularität des Gehirns und einer holistischen Gegenposition verweist. Die holistische Gegenposition hält eine Dekomposition des Gehirns in funktionale oder strukturelle Einheiten und eine Lokalisation von Funktionen in strukturellen Komponenten für nicht durchführbar. Gegner der mechanistischen Strategie wie Uttal (2002a) sehen das Gehirn als ein dynamisches System, welches ständigem, strukturellem und funktionalem Wandel ausgesetzt ist. Die Annahme eines Holismus widerspricht der zur Anwendung der heuristischen Strategien

notwendigen Annahme, dass das zu untersuchende System einen gewissen Grad an Modularität zeigt.

Eine holistische Gegenposition zur Idee der Modularität findet sich interessanterweise bereits historisch in der Position von Georges Cuvier. Die Idee der Evolution wurde von Cuvier abgelehnt und er sah Organismen als komplexes Ganzes. Cuviers Holismus war mit der Idee verbunden, dass kein Teil eines Organismus sich unabhängig vom Rest des Organismus verändern könne, da jede Veränderung zum vollständigen Zusammenbruch des Ganzen führen würde. Cuvier schloss daraus, dass Evolution nicht möglich sei. Der Holismus von Cuvier steht demnach für Unveränderbarkeit und erzeugt einen Widerspruch zur Idee der Modularität, welche aus evolutionärer Perspektive eine Bedingung für evolutionären Wandel ist (vgl. Schlosser und Wagner 2004, S. 1).

In der Debatte um die Modularität des Gehirns wird dieser Widerspruch zwischen Modularität und Holismus nun scheinbar auf den Kopf gestellt. Der Holismus, der mit dem Begriff der Plastizität verbunden ist, steht für Veränderbarkeit und ständigen Wandel. Damit Teile eines Systems als Module bezeichnet werden können, ist aus mechanistischer Perspektive eine gewisse Stabilität oder Dauer nötig. Statt der Unveränderbarkeit des Systems wie bei Cuvier, ist es zu viel Veränderung im System, die den Begriff der Modularität im Fall des Gehirns unterminiert.

Ausgangspunkt dieser Arbeit war eine Verstehensfrage: Es wurde gefragt, wie das Verhältnis der biologischen Begriffe Modularität und Plastizität sinnvoll interpretiert werden kann. Nun steht am Ende dieser Arbeit eine weitere Verstehensfrage: Nachdem Der Holismus im Fall des Gehirns als Opposition zur Modularität identifiziert wurde, bleibt zu Fragen, wie der Holismus sinnvoll interpretiert werden kann. Was bedeutet der Holismus für die Erforschung des Gehirns? Es sind mehrere Interpretationen der holistischen Position möglich und drei Überlegungen dazu sollen hier vorgestellt werden:

- 1) Das Versagen der mechanistischen Strategie bedeutet eine wissenschaftliche Unzugänglichkeit des jeweiligen Systems. Der Holismus zeigt also die Grenzen der wissenschaftlichen Erkennbarkeit auf.
- 2) Der Zugang zu einem holistischen System erfordert einen Wechsel im theoretischen Stil. Anstatt mit den Mitteln des kompositionellen Stils zu versuchen, ein holistisches System zu beschreiben, sollten dynamische

Systeme wie das Gehirn z.B. eher mit den Mitteln der formalen Biologie beschrieben werden.

- 3) Die holistische Sichtweise betrifft nur bestimmte Bereiche des Gehirns, die dann entsprechend 1) unzugänglich sind oder entsprechend 2) möglicherweise mit einem anderen theoretischen Stil erfasst werden können.

Eine erste Möglichkeit den Holismus und das Versagen der mechanistischen Strategie zu interpretieren ist es, die wissenschaftliche Unzugänglichkeit des holistischen Systems zu gestehen. Diese mögliche Interpretation eines Versagens der mechanistischen Strategie findet sich z.B. bei Uttal (2002a, S. 227) oder bei Callebaut (2005, S. 5-6): „The possibility of scientific understanding crucially depends, then, on the near decomposability (Simon) of modular systems, which allows the subdivision of the explanatory task into manageable chunks.“ Wenn man Callebauts Gedanken an dieser Stelle folgt, ist das Aufdecken der kausalen Struktur eines Systems durch mechanistische Erklärungen möglicherweise sogar die einzige Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses des entsprechenden Systems. Die Ablehnung des mechanistischen Programms kann auch laut Bechtel und Richardson (vgl. 2010 [1993], S. 203) mit dem Abstreiten jeder Möglichkeit der Erklärung eines Systemverhaltens einhergehen. Was dann bleibt, ist die Möglichkeit, das System und sein Verhalten bloß zu beschreiben.

Die zweite Interpretation des Holismus sieht im Versagen des mechanistischen Vorgehens nicht direkt eine Unmöglichkeit, das entsprechende System wissenschaftlich zu verstehen. Möglicherweise kann ein anderer Stil des Theorisierens das entsprechende System einem wissenschaftlichen Verständnis zugänglich machen. So finden sich auch im Fall des Gehirns Ansätze, die versuchen Methoden und Erklärungsstrategien des von Winther (2006) so genannten „formalen Stils“ miteinzubringen. Ein Beispiel dafür ist Colombo (2013). Dort wird versucht, die Perspektive der Netzwerkwissenschaften fruchtbar zu machen, die eine Reihe von mathematischen und statistischen Methoden bereitstellt, um die dynamische und hochgradig interaktive Organisation des Gehirns zu beschreiben. Ausgangspunkt sind laut Colombo Daten über das Gehirn, die mathematisch und statistisch interpretiert werden. Auf diese Weise wird auch der Begriff der Modularität mathematisch formuliert: Modularität wird topologisch definiert über die Anzahl von Verbindungen zwischen Elementen eines Netzwerkes. In dieser Interpretation korrespondiert Modularität mit statistisch überraschenden Verteilungen von Verbindungen

(*edges*) zwischen Netzpunkten (*nodes*) (vgl. Colombo 2013, S. 367). Bereits bei Bechtel und Richardson wird diskutiert, dass als Alternative zum mechanistischen Vorgehen mathematische Modelle dazu genutzt werden könnten, um das Verhalten von komplexen Systemen zu modellieren, die für eine Dekomposition nicht zugänglich sind (vgl. Bechtel und Richardson 2010 [1993], S. 203).

Die dritte Möglichkeit, den Holismus zu interpretieren, besteht darin, das Versagen der mechanistischen Vorgehensweise nur für bestimmte Bereiche des Gehirns anzunehmen. Dabei ist es wesentlich, dass die Bereiche, in denen die Annahme der Modularität scheitert, genauer bestimmt werden. Häufig sind dies im Fall des Gehirns die zentralen kognitiven Systeme oder die höheren kognitiven Fähigkeiten. Diese Interpretation wird bereits bei Fodor (1983) nahegelegt. Die peripheren Systeme des Gehirns sind für Fodor einer wissenschaftlichen Untersuchung zugänglich, während die zentralen kognitiven Systeme wissenschaftlich nicht zu erfassen sein sollen. Die Alternative zu einer vollständigen mechanistischen Erklärung wäre der Einbezug eines holistischen Elementes in der Erklärung. Bestimmte Bereiche werden dann als *black box* behandelt, die nicht weiter zugänglich sind oder mit formalen Methoden beschrieben werden können. Beispielsweise lässt sich die Darstellung der kognitiven Kapazitäten durch die Dualen-Prozess-Theorien in dieser Weise interpretieren. Es wird in Rahmen einer solchen Theorie zwar angenommen, dass es modulare Bereiche im kognitiven System gibt, aber zudem wird ein „Zentralrechner“ angenommen, der allgemeine Probleme löst oder bewusste Kontrolle ausübt.

6.4 Fazit und Ausblick

Was lässt sich nun allgemein in Bezug auf das Verhältnis der Begriffe „Modularität“ und „Plastizität“ festhalten? Im Rahmen der mechanistischen Perspektive lassen sich zwei allgemeine Feststellungen zum Verhältnis dieser beiden biologischen Begriffe machen:

- 1) Modularität bezeichnet eine Eigenschaft auf der Beschreibungsebene der Systemorganisation, während Plastizität eine Eigenschaft auf der Beschreibungsebene des Systemverhaltens bezeichnet. Aus mechanistischer Sicht ist das Systemverhalten ein Explanandum und die Organisation eines Systems Teil des Explanans. Dadurch wird es möglich, für den jeweiligen konkreten Fall zu prüfen, ob Modularität eine interessante Rolle bei der

Erklärung von Plastizität spielt. Im Fall des Immunsystems konnte gezeigt werden, dass strukturelle Module eine interessante Rolle spielen, d.h., die strukturelle Modularität der Rezeptoren und Antikörper wird explizit in der mechanistischen Beschreibung erwähnt.

2) Die Begriffe der Modularität und der Plastizität haben unterschiedliche, sogar in gewisser Weise entgegengesetzte, epistemische Aspekte. Der Begriff der Modularität verweist auf eine wichtige Vorannahme über die strukturelle und funktionale Organisation eines Systems, die es ermöglicht, die heuristischen Strategien der Dekomposition und Lokalisation anzuwenden. Der Begriff der Modularität wird im mechanistischen Vorgehen zu einem Werkzeug im Umgang mit der Komplexität von biologischen Systemen. Dagegen verweist der Begriff der Plastizität auf epistemische Herausforderungen für das mechanistische Vorgehen. Die Komplexität der System-Umwelt-Beziehung, das Problem der Verallgemeinerung und das Problem der Lokalisation erschweren die Suche nach einem Mechanismus. Ein gewisser Gegensatz zwischen Modularität und Plastizität findet sich also in der jeweiligen epistemischen Rolle.

Andererseits werden mit dem Begriff der Plastizität bestimmte Anforderungen an eine mechanistische Erklärung gestellt. Die Plastizität eines Systems ist ein Phänomen, das nach einer spezifischen mechanistischen Erklärung verlangt. In epistemischer Hinsicht ist der Begriff der Plastizität daher mit einer gewissen Spannung verbunden: Einerseits verlangt Plastizität als Eigenschaft auf der Ebene des Systemverhaltens nach einer Erklärung, andererseits verweist der Begriff auf die spezifischen, epistemischen Probleme die Variabilität für das mechanistische Vorgehen mit sich bringt.

Bei der Beschreibung eines konkreten Systems besteht der Gegensatz dementsprechend nicht zwischen den Begriffen Modularität und Plastizität, sondern zwischen einer modularen und einer holistischen Beschreibung. Wie der Fall des Immunsystems gezeigt hat, können Modularität und Plastizität durchaus vereinbar sein. Dagegen zeigte sich im Fall des Gehirns eine Opposition zwischen der Annahme der (funktionalen) Modularität und einem Holismus. Das Immunsystem und das Gehirn zeigen sich im Hinblick auf die Frage nach dem Verhältnis von Modularität und Plastizität als kontrastierende Fälle.

Der Holismus, der für ein Scheitern des einfachen, mechanistischen Vorgehens steht, kann auf verschiedene Weisen interpretiert werden. Die weiter oben genannten möglichen Vorschläge stellen dabei noch keine systematische Ausarbeitung dar. Ein tieferes Verständnis des Holismus und der epistemischen Konsequenzen benötigt weitere begriffliche Arbeit und eine Untersuchung der epistemischen Praxis. Was tun Forscher, die eine holistische Position in Bezug auf das Gehirn vertreten? Hier ergeben sich interessante Fragen für weitere Forschung.

Auch aus verschiedenen anderen Ergebnissen dieser Arbeit lassen sich weitere Fragen entwickeln und Aufgaben für die weitere Forschung aufzeigen. So ist beispielsweise in Hinblick auf die Natur wissenschaftlicher Begriffe zu fragen, was Begriffe als Werkzeuge charakterisiert. Eine Möglichkeit, die bereits angesprochen wurde, ist der Ansatz von Brigandt (2010), wo das epistemische Ziel eines Begriffs zum Bestandteil seiner Bedeutung wird. Daneben lassen sich weitere Fragen zu einem Aspekt wissenschaftlicher Begriffe stellen, der bisher scheinbar weniger Beachtung gefunden hat: Begriffe können als Hinweise auf spezifische, epistemische Herausforderungen aufgefasst werden.

Ein zentraler Aspekt, der in dieser Arbeit immer wieder hervorgehoben wurde, ist die Bedeutung von Perspektiven. Im Rahmen dieser Arbeit ist an zwei Punkten deutlich geworden, dass bei der begrifflichen Analyse die Perspektive auf den zu untersuchenden Begriff explizit gemacht werden muss.

Erstens war es bei der philosophischen Analyse der Begriffe „Modularität“ und „Plastizität“ nötig, einen Kontext und damit eine Perspektive zu wählen, die breit genug ist, um die vielfältigen Verwendungen zu erfassen, aber auch konkret genug, um eine Beziehung zwischen den beiden sehr abstrakten Begriffen überhaupt herstellen zu können. Die mechanistische Perspektive konnte in dieser Hinsicht nutzbar gemacht werden.

Zweitens konnte verdeutlicht werden, dass die konkrete Interpretation und Definition der Begriffe Modularität und Plastizität von der jeweiligen disziplinären Perspektive abhängig ist. Selbst wenn der Begriff der Modularität eine einheitliche epistemische Funktion über mehrere Disziplinen hinweg hat (in allen Disziplinen, die den Stil der kompositionellen Biologie teilen), so wird erst im Rahmen der konkreten disziplinären Perspektive durch einen Partitionsrahmen festgelegt, wie strukturelle und funktionale Module zu identifizieren sind.

Im Hinblick auf die große Bedeutung von Perspektiven bei der philosophischen Analyse von wissenschaftlichen Begriffen und unter Beachtung der wesentlichen Rolle

von theoretischen Perspektiven innerhalb der Wissenschaften, stellt sich die Frage nach einer Ausarbeitung eines philosophischen Ansatzes zum Perspektivismus in den Wissenschaften (vgl. Callebaut 2012).

Abschließend soll hier noch eine Bemerkung zum Begriff des Mechanismus gemacht werden, der in dieser Arbeit verwendet wurde. Der Begriff des Mechanismus selbst wurde in dieser Arbeit im Anschluss an Bechtel und Richardson (2010 [1993]) mit einer gewissen Offenheit verwendet. Dies ist im Hinblick auf die hier gewonnen Erkenntnisse über wissenschaftliche Begriffe nur konsequent. Da die konkrete disziplinäre Perspektive Einfluss darauf hat, was als Teil oder Modul in einem System identifiziert werden kann, sollte man davon ausgehen, dass die disziplinäre Perspektive auch Einfluss darauf hat, was konkret unter einem Mechanismus im jeweiligen Kontext zu verstehen ist. Wenn Machamer, Darden und Craver (2000) Mechanismen und deren Teile nur durch kompositionelle und hierarchische Beziehungen definieren, ist solch eine enge Definition von Mechanismus möglicherweise nur für bestimmte disziplinäre Kontexte angemessen (z.B. für die Neurowissenschaften). Auch in der Immunologie werden Mechanismen gesucht. Diese lassen sich aber nicht nur über hierarchische Kompositionsbeziehungen erfassen und beinhalten auch Interaktion zwischen Teilen, die nicht direkt zum Immunsystem gehören (z.B. interagieren B-Zellen mit Erregern).

Die Weiterentwicklung eines offeneren und flexibleren Begriffs von Mechanismus wird beispielsweise auch von Brigandt (2015) gefordert. Brigandt (2015) möchte am Beispiel der evolutionären Entwicklungsbiologie zeigen, dass es Bedarf an einem breiteren Ansatz zu Mechanismen und mechanistischen Erklärungen gibt. Dabei geht Brigandt sogar noch weiter und argumentiert dafür, dass in bestimmten Fällen auch quantitative, mathematische Modelle als Teil einer mechanistischen Erklärung zugelassen werden sollten. Die philosophische Diskussion um ein geeignetes Verständnis des Begriffs des Mechanismus ist also noch keineswegs beendet. Dabei deuten die Ergebnisse dieser Arbeit darauf hin, dass der Begriff genauer im Zusammenhang mit der jeweiligen disziplinären Perspektive untersucht werden sollte.

Literaturverzeichnis

- Ancel, Lauren W. und Fontana, Walter (2000). Plasticity, Evolvability, and Modularity in RNA. *Journal of Experimental Zoology* 288, S. 242–283.
- Ancel Meyers, Lauren W. und Fontana, Walter (2005). „Evolutionary Lock-In and the Origin of Modularity in RNA Structure”. In: *Modularity: Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. W. Callebaut und D. Rasskin-Gutman (Hgg.), Cambridge, Mass: MIT Press, S. 129–141.
- Appelbaum, Irene (2007). „Modularity”. In: *A companion to cognitive science*. W. Bechtel und G. Graham (Hgg.), Malden, Mass: Blackwell, S. 625–635.
- Baetu, Tudor (2014). Models and the Mosaic of Scientific Knowledge. The Case of Immunology. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 45, S. 49–56.
- Baldwin, James M. (Hg.) (1960). *Dictionary of Philosophy and Psychology*. Gloucester, Mass: Peter Smith.
- Barkow, Jerome H.; Cosmides, Leda und Tooby, John (Hgg.) (1992). *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*. New York: Oxford University Press.
- Barrett, Clark H. und Kurzban, Robert (2006). Modularity in Cognition: Framing the Debate. *Psychological Review* 113, S. 628–647.
- Barros, Benjamin (2008). Natural Selection as a Mechanism. *Philosophy of Science* 75, S. 306–322.
- Bateson, Patrick und Gluckman, Peter (2011). *Plasticity, Robustness, Development and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bateson, Patrick und Gluckman, Peter (2012). Plasticity and Robustness in Development and Evolution. *International Journal of Epidemiology* 41, S. 219–223.
- Bechtel, William (2002). Decomposing the Mind-Brain: A Long-Term Pursuit. *Brain and Mind* 3, S. 229–242.
- Bechtel, William (2009). Looking Down, Around, and Up: Mechanistic Explanation in Psychology. *Philosophical Psychology* 22, S. 543–564.
- Bechtel, William (2011). Mechanism and Biological Explanation. *Philosophy of Science* 78, S. 533–557.
- Bechtel, William und Abrahamsen, Adele (2005). Explanation: A Mechanistic Alternative. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 36, S. 421–441.
- Bechtel, William; Abrahamsen, Adele und Graham, George (2007). „The Life of Cognitive Science”. In: *A companion to cognitive science*. W. Bechtel und G. Graham (Hgg.), Malden, Mass: Blackwell, S. 1–104.
- Bechtel, William und Richardson, Robert C. (2010 [1993]). *Discovering Complexity: Decomposition and Localization as Strategies in Scientific Research*. Cambridge, Mass: MIT Press.

- Beckermann, Ansgar (2001). *Analytische Einführung in die Philosophie des Geistes*. Berlin: de Gruyter.
- Bonner, John T. (1988). *The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Brakefield, Paul M. und Wijngaarden, Pieter J. (2003). „Phenotypic Plasticity”. In: *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. B. K. Hall und W. M. Olson (Hgg.), Cambridge, Mass: Harvard University Press, S. 288–297.
- Brandon, Robert (1999). The Units of Selection Revisited: The Modules of Selection. *Biology and Philosophy* 14, S. 167–180.
- Brandon, Robert (2005). „Evolutionary Modules: Conceptual Analyses and Empirical Hypotheses”. In: *Modularity: Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. W. Callebaut und D. Rasskin-Gutman (Hgg.), Cambridge, Mass: MIT Press, S. 51–60.
- Brigandt, Ingo (2010). The Epistemic Goal of a Concept: Accounting for the Rationality of Semantic Change and Variation. *Synthese* 177, S. 19–40.
- Brigandt, Ingo (2015). „Evolutionary Developmental Biology and the Limits of Philosophical Accounts of Mechanistic Explanation”. In: *Explanation in Biology: An Enquiry into the Diversity of Explanatory Patterns in the Life Sciences*. P.-A. Braillard und C. Malaterre (Hgg.), Dordrecht: Springer, S. 135–173.
- Buller, David und Hardcastle, Valerie G. (2000). Evolutionary Psychology, Meet Developmental Neurobiology: Against Promiscuous Modularity. *Brain and Mind* 1, S. 307–325.
- Buller, David J. (2005). *Adapting Minds: Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Buller, David J. (2007). „Varieties of Evolutionary Psychology”. In: *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. D. L. Hull und M. Ruse (Hgg.), New York: Cambridge University Press, S. 255–274.
- Buss, David M. (1999). *Evolutionary Psychology: The New Science of the Mind*. Bosten: Allyn and Bacon.
- Caianiello, Silvia (2011). „Biological Modules”. In: *Eine Naturgeschichte für das 21. Jahrhundert: Zu Ehren von Hans-Jörg Rheinberger*. S. Azzouni (Hg.), Berlin, S. 227–229.
- Callebaut, Werner (2005). „The Ubiquity of Modularity”. In: *Modularity: Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. W. Callebaut und D. Rasskin-Gutman (Hgg.), Cambridge, Mass: MIT Press, S. 3–28.
- Callebaut, Werner (2012). Scientific Perspectivism: A Philosopher of Science’s Response to the Challenge of Big Data Biology. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 43, S. 69–80.
- Campbell, Neil A. und Reece, Jane B. (2005). *Biology*. New York: Pearson Press.
- Carrier, Martin (2006). „Schöpfung durch begriffliche Verbindung und theoretische Ausarbeitung: Modi der Kreativitätsentfaltung bei Albert Einstein”. In: *Kreativität: XX. Deutscher Kongreß für Philosophie, 26. - 30. September 2005 an der Technischen Universität Berlin Kolloquienbeiträge*. G. Abel (Hg.), Hamburg: Meiner, S. 555–573.

- Carruthers, Peter (2006). *The Architecture of the Mind: Massive Modularity and the Flexibility of Thought*. Oxford: Oxford University Press.
- Chomsky, Noam (1965). *Aspects of the Theory of Syntax*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Clune, Jeff, Mouret; Jean-Baptiste und Lipson, Hod (2013). The Evolutionary Origins of Modularity. *Proceedings of the Royal Society B* 280, S. 20122863.
- Cohn, Melvin; Mitchison, N. A.; Paul, William E.; Silverstein, Arthur; Talmage, David und Weigert, Martin (2007). Reflections on the Clonal-Selection Theory. *Nature Reviews Immunology* 7, S. 823–830.
- Colombo, Matteo (2013). Moving Forward (and Beyond) the Modularity Debate: A Network Perspective. *Philosophy of Science* 80, S. 356–377.
- Cosmides, Leda (1989). The Logic of Social Exchange: Has Natural Selection Shaped How Humans Reason? Studies with the Wason Selection Task. *Cognition* 31, S. 187–278.
- Cosmides, Leda und Tooby, John (1992). „Cognitive Adaptations for Social Exchange”. In: *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*. J. H. Barkow, L. Cosmides und J. Tooby (Hgg.), New York: Oxford University Press, S. 163–228.
- Cosmides, Leda und Tooby, John (1997). *Evolutionary Psychology: A Primer*. Zuletzt geprüft am 12.05.2016, <http://www.cep.ucsb.edu/primer.html>
- Cummins, Robert (1975). Functional Analysis. *Journal of Philosophy* 72, S. 741–764.
- Cummins, Robert (2000). „How does it work" versus "What are the laws?": Two Conceptions of Psychological Explanation”. In: *Explanation and Cognition*. F. C. Keil und R. A. Wilson (Hgg.), Cambridge, Mass: MIT Press, S. 117–145.
- Darden, Lindley und Cain, Joseph (1989). Selection Type Theories. *Philosophy of Science* 56, S. 106–129.
- DeWitt, Thomas J. und Scheiner, Samuel M. (2004). „Phenotypic Variation from Single Genotypes: A Primer”. In: *Phenotypic plasticity: Functional and conceptual approaches*. T. J. DeWitt und S. M. Scheiner (Hgg.), Oxford: Oxford University Press, S. 1–9.
- Eckardt, Barbara von und Poland, Jeffrey S. (2004). Mechanism and Explanation in Cognitive Neuroscience. *Philosophy of Science* 71, S. 972–984.
- Edelman, Gerald M. (1987). *Neural Darwinism: The Theory of Neuronal Group Selection*. New York, NY: Basic Books.
- Edelman, Gerald M. (1993). Neural Darwinism: Selection and Reentrant Signaling in Higher Brain Function. *Neuron* 10, S. 115–125.
- Edelman, Gerald M. und Gally, Joseph A. (2001). Degeneracy and Complexity in Biological Systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98, S. 13763–13768.
- Elster, Jon (2006 [1989]). *Nuts and Bolts for the Social Sciences*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Eraña, Angeles (2011). Dual Process Theories Versus Massive Modularity Hypotheses. *Philosophical Psychology* 25, S. 855–872.

- Evans, Jonathan (2008). Dual-Processing Accounts of Reasoning, Judgment, and Social Cognition. *Annual Review of Psychology* 59, S. 255–278.
- Fagan, Melinda B. (2012). The Joint Account of Mechanistic Explanation. *Philosophy of Science* 79, S. 448–472.
- Fazekas, Peter und Kertész, Gergely (2011). Causation at Different Levels: Tracking the Commitments of Mechanistic Explanations. *Biology and Philosophy* 26, S. 365–383.
- Fodor, Jerry A. (1983). *The Modularity of Mind: An Essay on Faculty Psychology*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Fodor, Jerry A. (2000). *The Mind Doesn't Work that Way: The Scope and Limits of Computational Psychology*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Francis, Richard und Barlow, George (1993). Social Control of Primary Sex Determination in the Midas Cichlid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90, S. 10673–10675.
- Galli, Stephen J.; Borregaard, Nils und Wynn, Thomas A. (2011). Phenotypic and Functional Plasticity of Cells of Innate Immunity: Macrophages, Mast Cells and Neutrophils. *Nature Immunology* 12, S. 1035–1044.
- Gass, Gillian L. und Bolker, Jessica A. (2003). „Modularity”. In: *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. B. K. Hall und W. M. Olson (Hgg.), Cambridge, Mass: Harvard University Press, S. 260–267.
- Gauthier, Richard L. und Ponto, Stephen D. (1970). *Designing Systems Programs*. Englewood Cliffs, N.J. Prentice Hall.
- Geary, David C. und Huffman, Kelly J. (2002). Brain and Cognitive Evolution: Forms of Modularity and Functions of Mind. *Psychological Bulletin* 128, S. 667–698.
- Gilbert, Scott F. und Burian, Richard M. (2003). „Development, Evolution, and Evolutionary Developmental Biology”. In: *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. B. K. Hall und W. M. Olson (Hgg.), Cambridge, Mass: Harvard University Press, S. 61–68.
- Glennan, Stuart (1996). Mechanisms and the Nature of Causation. *Erkenntnis* 44, S. 49–71.
- Godfrey-Smith, Peter (1996). *Complexity and the Function of Mind in Nature*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Godfrey-Smith, Peter (2001). „Three Kinds of Adaptationism”. In: *Adaptationism and Optimality*. S. H. Orzack und E. Sober (Hgg.), Cambridge, New York: Cambridge University Press, S. 335–357.
- Godfrey-Smith, Peter (2002). „Environmental Complexity and the Evolution of Cognition”. In: *The Evolution of Intelligence*. R. J. Sternberg und J. C. Kaufman (Hgg.), Mahwah: Lawrence Erlbaum Associates, S. 223–249.
- Gotthard, Karl und Nylin, Sören (1995). Adaptive Plasticity and Plasticity as an Adaptation: A selective Review of Plasticity in Animal Morphology and Life History. *Oikos* 74, S. 3–17.
- Griffiths, Paul und Stotz, Karola (2000). How the Mind Grows: A Developmental Perspective on the Biology of Cognition. *Synthese* 122, S. 29–51.
- Hall, Brian K. und Olson, Wendy M. (Hgg.) (2003). *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.

- Hartwell, Leland H.; Hopfield, John J.; Leibler, Stanislas und Murray, Andrew W. (1999). From Molecular to Modular Cell Biology. *Nature* 402, S. C47-C52.
- Havstad, Joyce C. (2011). Problems for Natural Selection as a Mechanism. *Philosophy of Science* 78, S. 512–523.
- Hull, David L.; Langman, Rodney E. und Glenn, Sigrid S. (2001). A General Account of Selection: Biology, Immunology, and Behavior. *Behavioral and Brain Sciences* 24, S. 511–573.
- Jablonka, Eva und Lamb, Marion J. (2005). *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- James, William (1890). *The Principles of Psychology*. New York: Holt.
- Janeway, Charles und Murphy, Kenneth P. (2009). *Janeway Immunologie*. Heidelberg: Spektrum, Akad. Verl.
- Kaplan, Jonathan M. (2008). „Phenotypic Plasticity and Reaction Norms”. In: *A Companion to the Philosophy of Biology*. S. Sarkar und A. Plutynski (Hgg.), Malden, MA: Blackwell, S. 205–222.
- Kauffman, Stuart A. (1970). Articulation of Parts Explanation in Biology and the Rational Search for Them. *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, S. 257–272.
- Krohs, Ulrich (2009). „The Cost of Modularity”. In: *Functions in Biological and Artificial Worlds: Comparative Philosophical Perspectives*. U. Krohs und P. Kroes (Hgg.), Cambridge, Mass: MIT Press, S. 259–276.
- Kronfeldner, Maria (2008). „Trigger Me: Evolutionspsychologie, Genzentrismus und die Idee der Kultur”. In: *Darwin*. D. Gugerli, M. Hagner, M. Hampe und J. Tanner (Hgg.), Zürich: Diaphanes, S. 31–45.
- Kronfeldner, Maria (2011). *Darwinian Creativity and Memetics*. Durham England: Acumen.
- Kuhn, Thomas S. (1970). *The Structure of Scientific Revolutions*. Chicago, Ill. University of Chicago Press.
- Laland, Kevin N. und Brown, Gillian R. (2002). *Sense and Nonsense: Evolutionary Perspectives on Human Behaviour*. Oxford: Oxford University Press.
- Lamm, Ehud und Jablonka, Eva (2008). The Nurture of Nature: Hereditary Plasticity in Evolution. *Philosophical Psychology* 21, S. 305–319.
- Le Corbusier (1956). *Der Modulor*. Stuttgart: Dt. Verl.-Anst.
- Lerner, Richard M. (1984). *On the nature of human plasticity*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lewontin, Richard C. (1978). Adaptation. *Scientific American* 239, S. 156–169.
- Lincoln, Roger J.; Boxshall, Geoffrey A. und Clark, Paul F. (1998). *A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Lorenz, Dirk M.; Jeng, Alice und Deem, Michael W. (2011). The Emergence of Modularity in Biological Systems. *Physics of Life Reviews* 8, S. 129–160.
- Love, Alan C. (2012). Hierarchy, Causation and Explanation: Ubiquity, Locality and Pluralism. *Interface Focus* 2, S. 115–125.

- Machamer, Peter; Darden, Lindley und Craver, Carl (2000). Thinking About Mechanisms. *Philosophy of Science* 67, S. 1–25.
- Maclaurin, James (1998). How to defeat Complexity. *Australasian Journal of Philosophy* 76, S. 491–501.
- Mai, Larry L.; Owl, Marcus Y. und Kersting, M. P. (2005). *The Cambridge Dictionary of Human Biology and Evolution*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Millikan, Ruth (1984). *Language, Thought and Other Biological Categories*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Mitchell, Sandra D. (2006). Modularity - More Than a Buzzword? *Biological Theory* 1, S. 98–101.
- Morange, Michel (2009). How Phenotypic Plasticity Made its Way into Molecular Biology. *Journal of Biosciences* 34, S. 495–501.
- Neuberger, Michael S. (2008). Antibody Diversification by Somatic Mutation: From Burnet Onwards. *Immunology and Cell Biology* 86, S. 124–132.
- Okasha, Samir (2003). Fodor on Cognition, Modularity, and Adaptationism. *Philosophy of Science* 70, S. 68–88.
- Oyama, Susan; Griffiths, Paul und Gray, Russel D. (Hgg.) (2001). *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Parnas, David (1972). On the Criteria To Be Used in Decomposing Systems into Modules. *Communications of the ACM* 15, S. 1053–1058.
- Piccinini, Gualtiero und Craver, Carl (2011). Integrating Psychology and Neuroscience: Functional Analyses as Mechanism Sketches. *Synthese* 183, S. 283–311.
- Piersma, Theunis und van Gils, Jan A. (2011). *The Flexible Phenotype: A Body-Centred Integration of Ecology, Physiology, and Behaviour*. Oxford: Oxford University Press.
- Pigliucci, Massimo (2001). *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Pinker, Steven (1997). *How the Mind Works*. New York: W. W. Norton.
- Pradeu, Thomas; Jaeger, Sebastian und Eric, Vivier (2013). The Speed of Change: Towards a Discontinuity Theory of Immunity? *Nature Reviews Immunology* 13, S. 764–769.
- Ptito, Maurice und Desgent, Sébastien (2006). „Sensory Input-Based Adaptation and Brain Architecture”. In: *Lifespan Development and the Brain: The Perspective of Biocultural Co-Constructivism*. P. B. Baltes, P. A. Reuter-Lorenz und F. Rösler (Hgg.), Cambridge, New York: Cambridge University Press, S. 111–133.
- Raff, Elizabeth C. und Raff, Rudolf A. (2000). Dissociability, Modularity, Evolvability. *Evolution and Development* 2, S. 235–237.
- Raff, Rudolf A. (1996). *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. Chicago: University of Chicago Press.
- Relyea, Rick A. (2002). Costs of Phenotypic Plasticity. *The American Naturalist* 159, S. 272–282.
- Richardson, Robert C. (2007). *Evolutionary Psychology as Maladapted Psychology*. Cambridge, Mass: MIT Press.

- Riedl, Rupert (1975). *Die Ordnung des Lebendigen: Systembedingungen der Evolution*. Hamburg: Parey.
- Robbins, Philip (2015). *Modularity of Mind*. The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Summer 2015 Edition). Zuletzt geprüft am 12.05.2016, <http://plato.stanford.edu/archives/sum2015/entries/modularity-mind/>
- Sansom, Roger (2007). „Legacies of Adaptive Development”. In: *Integrating Evolution and Development: From Theory to Practice*. R. Sansom und R. N. Brandon (Hgg.), Cambridge, Mass: MIT Press, S. 173–194.
- Sarkar, Sahotra (2004). „From the *Reaktionsnorm* to the Evolution of Adaptive Plasticity: A Historical Sketch, 1909-1999”. In: *Phenotypic plasticity: Functional and conceptual approaches*. T. J. DeWitt und S. M. Scheiner (Hgg.), Oxford: Oxford University Press, S. 10–30.
- Sarnecki, John (2007). Developmental Objections to Evolutionary Modularity. *Biology and Philosophy* 22, S. 529–546.
- Sauermost, Rolf (2003). *Lexikon der Biologie*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Schaffner, Kenneth F. (1992). Theory Change in Immunology Part II: The Clonal Selection Theory. *Theoretical Medicine* 13, S. 191–216.
- Schilling, Melissa A. (2003). „Modularity in Multiple Disciplines”. In: *Managing in the Modular Age: Architectures, Networks, and Organizations*. R. Garud, A. Kumaraswamy und R. N. Langlois (Hgg.), Malden, Mass: Blackwell, S. 203–214.
- Schlosser, Gerhard (2004). „The Role of Modules in Development and Evolution”. In: *Modularity in development and evolution*. G. Schlosser und G. P. Wagner (Hgg.), Chicago: University of Chicago Press, S. 519–582.
- Schlosser, Gerhard und Wagner, Günter P. (Hgg.) (2004). *Modularity in development and evolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- Schütt, Christine und Bröker, Barbara (2011). *Grundwissen Immunologie*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Silverstein, Arthur (2002). The Clonal Selection Theory: What it really is and why modern challenges are misplaced. *Nature Immunology* 3, S. 793–796.
- Simon, Herbert A. (1962). The Architecture of Complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society* 106, S. 467–482.
- Simon, Herbert A. (1996). *The Sciences of the Artificial*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Skipper, Robert und Millstein, Roberta (2005). Thinking About Evolutionary Mechanisms: Natural Selection. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 36, S. 327–347.
- Slovan, Steven (1999). „Cognitive Architecture”. In: *The MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences*. R. A. Wilson und F. C. Keil (Hgg.), Cambridge, Mass: MIT Press, S. 124–126.
- Sperber, Dan (1996). *Explaining Culture: A Naturalistic Approach*. Oxford: Blackwell.
- Stearns, Stephan C. (1989). The Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity. *BioScience* 7, S. 436–445.

- Sterelny, Kim (2003). *Thought in a Hostile World: The Evolution of Human Cognition*. Malden, Mass: Blackwell.
- Sterelny, Kim (2012). *The Evolved Apprentice: How Evolution made Humans unique*. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- Strube, Gerhard (Hg.) (1996). *Wörterbuch der Kognitionswissenschaft*. Stuttgart: Klett-Cotta.
- Toates, Frederick (2005). Evolutionary Psychology - Towards a more integrative model. *Biology and Philosophy* 20, S. 305–328.
- Toepfer, Georg (2011). *Historisches Wörterbuch der Biologie: Geschichte und Theorie der biologischen Grundbegriffe*. Band 2. Stuttgart: Metzler.
- Tooby, John und Cosmides, Leda (1992). „The Psychological Foundations of Culture”. In: *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*. J. H. Barkow, L. Cosmides und J. Tooby (Hgg.), New York: Oxford University Press, S. 19–136.
- Tooby, John und Cosmides, Leda (2005). „Conceptual Foundations of Evolutionary Psychology”. In: *The Handbook of Evolutionary Psychology*. D. M. Buss (Hg.), Hoboken, NJ: Wiley, S. 5–67.
- Uttal, William R. (2002a). Précis of ‘The New Phrenology: The Limits of Localizing Cognitive Processes in the Brain’. *Brain and Mind* 3, S. 221–228.
- Uttal, William R. (2002b). Response to Bechtel and Lloyd. *Brain and Mind* 3, S. 261–273.
- Uttal, William R. (2001). *The New Phrenology: The Limits of Localizing Cognitive Processes in the Brain*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Wagner, Günter P. (1995). The Biological Role of Homologues: A Building Block Hypothesis. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* 195, S. 279–288.
- Wagner, Günter P. (1996). Homologues, Natural Kinds, and the Evolution of Modularity. *American Zoologist* 36, S. 36–43.
- Wagner, Günter P. und Altenberg, Lee (1996). Perspective: Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability. *Evolution* 50, S. 967–976.
- Wagner, Günter P.; Mezey, Jason und Calabretta, Raffaele (2005). „Natural Selection and the Origin of Modules”. In: *Modularity: Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. W. Callebaut und D. Rasskin-Gutman (Hgg.), Cambridge, Mass: MIT Press, S. 33–49.
- Wagner, Günter P.; Pavlicev, Mihaela und Cheverud, James M. (2007). The Road to Modularity. *Nature Reviews Genetics* 8, S. 921–931.
- Ward, Chuck (2008). „Evolutionary Psychology and the Problem of Neural Plasticity”. In: *Biological Explanations of Behavior: Philosophical Perspectives (Hannover, Germany; 12-15 June, 2008)*. K. Plaisance und T. Reydon (Hgg.), S. 235–254.
- Waters, Kenneth C. (2000). Molecules Made Biological. *Revue Internationale de Philosophie* 54, S. 539–564.
- Waters, Kenneth C. (2004). What Concept Analysis in Philosophy of Science Should Be (and Why Competing Philosophical Analyses of Gene Concepts Cannot Be Tested by Polling Scientists). *History And Philosophy Of The Life Sciences* 26, S. 29–58.

- Watson, Richard A. und Pollack, Jordan B. (2005). Modular Interdependency in Complex Dynamical Systems. *Artificial Life* 11, S. 445–457.
- West-Eberhard, Mary J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. New York: Oxford University Press.
- Wimsatt, William C. (1972). Complexity and Organization. *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association* 1972, S. 67–86.
- Winther, Rasmus G. (2001). Varieties of Modules: Kinds, Levels, Origins, and Behaviors. *Journal of Experimental Zoology* 291, S. 116–129.
- Winther, Rasmus G. (2006). Parts and Theories in Compositional Biology. *Biology and Philosophy* 21, S. 471–499.
- Wright, Larry (1973). Functions. *Philosophical Review* 82, S. 139–168.
- Yuste, Rafael und Bonhoeffer, Tobias (2001). Morphological Changes in Dendritic Spines Associated with Long-Term Synaptic Plasticity. *Annual Review of Neuroscience* 24, S. 1071–1089.