

Aus der
Klinik und Poliklinik für Frauenheilkunde und Geburtshilfe der
Universität München

Direktor: Prof. Dr. med. K. Friese

Fertilisation und embryonale Genomaktivierung

Eine semiotische Interpretation

Dissertation
zum Erwerb des Doktorgrades der Medizin
an der Medizinischen Fakultät der
Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von
Johannes Huber

aus
Bogen

Jahr
2006

**Mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Universität München**

Berichterstatter: Prof. Dr. med. I. Schmid-Tannwald

Mitberichterstatter: Prof. Dr. med. W. Lange
Priv. Doz. Dr. med. F. Oduncu, M.A. phil.
Prof. Dr. med. O. Steinlein
Prof. Dr. rer. nat. P. B. Becker

Dekan: Prof. Dr. med. D. Reinhardt

Tag der mündlichen Prüfung: 20.07.2006

„Andromache: In seinen Kindern lebt der Mensch.

Wer's nie erfuhr und leugnet, der entbehrt

Zwar manches Leid, doch auch des vollen Glücks.“

EURIPIDES (ca. 425 v. Chr.)

Meinen Eltern

INHALTSVERZEICHNIS

1 Einleitung	6
2 Wissenschaftliche Grundlagen	12
2.1 Entwicklung und Konzept der Biosemiotik	13
2.1.1 Historisches und die Zeichendefinition nach PEIRCE	13
2.1.2 Ausgewählte Grundlagen der Biosemiotik.....	17
2.2 Semiotische Modelle auf verschiedenen Systemebenen	21
2.2.1 Systemtheorie	21
2.2.2 Regelkreis, Funktionskreis und Situationskreis	22
2.3 Ein allgemeines Modell semiotischer Prozesse: Die semiotische Matrix nach KRAMPEN	27
2.3.1 Grundstruktur und die einzelnen Elemente des allgemeinen Modells	27
2.3.2 Die semiotische Matrix	30
2.4 Naturwissenschaftliche Grundlagen des gameto-embryonalen Übergangs	33
2.4.1 Bewertung von Keimzellen und Keimbahn.....	33
2.4.2 Kohabitation, Spermienaszension und -kapazitation.....	36
2.4.3 Spermienbindung, Akrosomreaktion und Fusion.....	39
2.4.4 Aktivierung des Zellzyklus und Polyspermieblock	44
2.4.5 Vorkernbildung, Furchungsteilungen und embryonale Genomaktivierung ..	46
2.4.6 Epigenetische Reprogrammierung	49

3 Versuch einer semiotischen Interpretation des gameto- embryonalen Übergangs	55
3.1 Der semiotische Kanal Ch	60
3.2 Das Zeichenvehikel S und seine Repräsentation im Interpreten (Rs)	65
3.3 Der Interpretant (I)	67
3.4 Das Objekt G und dessen Repräsentation (Rg)	69
3.5 Fähigkeit zu verändertem Verhalten (Rsg, Rbg) und die effektorischen Konsequenzen daraus: SG und BG	71
4 Ergebnisse und Diskussion	74
4.1 Kernelemente konstruktivistischer Erkenntnistheorie auf zellulärer Ebene	78
4.2 Die Stellung der Fertilisation im menschlichen Fortpflanzungs- geschehen	83
5 Zusammenfassung	89
6 Anhang	91
6.1 Abkürzungsverzeichnis	91
6.2 Abbildungsnachweis	93
6.3 Bibliographie	96

DANKSAGUNG

VERÖFFENTLICHUNGEN

LEBENS LAUF

„Adam erkannte Eva, seine Frau; sie wurde schwanger und gebar Kain. (...) Kain erkannte seine Frau; sie wurde schwanger und gebar Henoch.“

Genesis 4, 1-17

(ca. 900 v. Chr.; Die Bibel 1980)

1 Einleitung

Die Metapher vom „Erkennen“ (hebräisch: *jada*) der Frau durch den Mann in der Heiligen Schrift verweist auf eine besondere Qualität der Beziehung zwischen diesen beiden Menschen (Oeming 1998). Auch die Beziehung zwischen Gott und Mensch im Rahmen der göttlichen Offenbarung Jahwes im Alten Testament wird so beschrieben (Die Bibel 1980: Jeremia 16, 21; Ezechiel 20, 44). In beiden Fällen meint ‚*jada*‘ weder ein passives noch ein einseitiges zur Kenntnis nehmen, sondern immer ein Erkennen in Beziehung, also einen aktiven Prozess, ein tiefes Erkennen und Durchdringen des Wesens eines personalen Gegenüber. Es geschieht beim Kennen- und Liebenlernen und der Festlegung auf einen Partner, womit die Beziehung ihre unverwechselbare Identität erhält; dadurch wird aus irgendeiner Frau „seine Frau“. Dieses „Erkennen“ gilt im biblischen Text auch für die Intimbeziehung und den daraus entspringenden namentlich zu benennenden Nachkommen, der seinerseits mit „seiner Frau“ und „seinen“ Nachkommen den Generationswechsel und die Geschlechterfolge als ein fortwährendes Geschehen aufrecht erhält (von Mutius 1978). Dieses lässt sich in jeder Generation für Frau und Mann als ein immer wiederkehrender Erkenntnisprozess darstellen, der neue Individuen hervorbringen kann, die dann wiederum „ihren“ Mann oder „ihre“ Frau erkennen.

Die Geschlechterfolge, wie sie die vorwissenschaftliche biblische Sprache beschreibt, ereignet sich in der alltäglichen Lebenswelt (Husserl 1936). Der Alltag ist aus der Sicht der phänomenologischen Soziologie die „oberste“ Wirklichkeit; in diese Wirklichkeitsregion kann der Mensch eingreifen und sie verändern, indem er in ihr durch die Vermittlung seines Leibes wirkt. Hierzu gehört auch das Zeugen. Die alltägliche Lebenswelt ist daher das Fundament und der Ausgangsort der Wissenschaften (Schütz und Luckmann 1975: 25ff.).

Gemäß dieser Sicht wurden die Phänomene der Alltagswelt erst in den einzelnen Wissenschaften zum Gegenstand theoretischer Betrachtung und erscheinen dort in unterschiedlicher Weise, je nach der wissenschaftlich geforderten „Bewusstseinstellung“, d.h. sie zeichnen sich durch unterschiedliche Qualitäten aus: Sie haben je einen eigenen

Erkenntnisstil, ein spezifisches Raum- und Zeiterleben, eigene Wirklichkeitskriterien, eine eigene Logik sowie eigene Begriffe und damit eine charakteristische Fachsprache (Schütz 1971: 264ff.). Die Inhalte dieser Wissenschaftsbereiche werden – wie auch in der babylonischen Sprachverwirrung beschrieben – in jeweils unterschiedlichen Zeichensystemen (Kodes), Bildern oder Modellen (z.B. mathematische Formeln, chemische Symbole) dargestellt, die nur mehr von den im jeweiligen Geltungsbereich tätigen Fachleuten verstanden werden. Damit sind die einzelnen Bereiche wie etwa die Geistes- und Naturwissenschaften (Carnap 1986), die Kunst, die Technik oder die Religionen als „geschlossene Sinnbereiche“ (Schütz 1971: 266) oder „Enklaven“ gegeneinander abgegrenzt; wie Länder, deren unterschiedliche „Welten“ durch Landes- und Sprachgrenzen voneinander getrennt sind.

Auch die Generationenfolge ist heute in viele geistes- und naturwissenschaftliche Fach- und damit Wirklichkeitsbereiche aufgesplittert, die in unterschiedlichen Fachsprachen beschrieben werden. Dies geht einerseits mit einem ungeheueren Wissenszuwachs einher, andererseits aber auf Kosten der lebensweltlichen Zusammenhänge. Eine auf diesen Kontext wesentlich angewiesene, ganzheitliche Sicht und damit ein umfassenderes Verständnis dieses alltäglichen Phänomens wird dadurch beinahe unmöglich.

Eine wissenschaftliche Beschreibung des „Erkennens“ von Mann und Frau leistet die phänomenologische Soziologie (Lenz 1998). Beim Aufbau einer heterosexuellen Zweierbeziehung aus ihren je einzigartigen subjektiven Wirklichkeiten stimmen beide Personen in einem andauernden Kommunikationsprozess ihre jeweiligen Kodes aufeinander ab und konstituieren auf diese Weise ihre einmalige gemeinsame Wirklichkeit (Berger und Luckmann 1969). Innerhalb dieser mikrosozialen Welt der Eltern kann sich das Geschehen durch die sexuelle Interaktion auf die biologisch-zelluläre Ebene verlagern.

Dort werden die beiden Elternteile aus der Sozialwelt durch die Keimzellen repräsentiert. Sie finden und „erkennen“ sich, verschmelzen zur Zygote und können so überleben. Es entsteht ein Embryo, der sich schon sehr früh dem mütterlichen Organismus mit Hilfe biologischer Signale zu „erkennen“ gibt. Er nimmt mit ihm Beziehung auf und tritt in einen „Dialog“ ein (Herrler et al. 2003), was bekanntlich die erfolgreiche Einnistung ermöglicht. Im weiteren Verlauf entwickelt sich der Organismus des Embryo, gewinnt zugleich an sozialer Dimension hinzu und spätestens nach der Geburt erreicht die Mutter-Kind-Beziehung wieder eine zwischenmenschliche Ebene, bevor der neue Mensch als *homo sapiens* und als *homo socius* selbst eine heterosexuelle Zweierbeziehung aufbauen und zeugen kann.

In der „obersten“ Wirklichkeit der Alltagswelt verläuft dieses zeitlich gerichtete und unumkehrbare Geschehen zwischen Personen (Subjekten) und innerhalb von ihnen nicht in einer zweigliedrigen Ursachen-Wirkungsbeziehung. Jakob VON UEXKÜLL (von Uexküll, J. und Kriszat 1936) sowie VON FOERSTER (1993) haben gezeigt, dass für Lebewesen eine dreigliedrige, d.h. semiotische Kausalbeziehung gilt. Demnach besteht grundsätzlich jeder Erkenntnisprozess bei Lebewesen im Empfang äußerer Reize, denen das Lebewesen eine art- und subjektspezifische Bedeutung „anheftet“, die in Form von Zeichen repräsentiert wird. Durch diese subjektive Bedeutungserteilung erschafft sich das Subjekt seine eigene Umwelt, in der es seine Bedürfnisse befriedigen und sein Überleben sichern kann. Dies gilt für Pflanzen, Tiere und Menschen (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998).

Zeichen sind insofern das einzig Reale. Reizen eine Bedeutung „anzuheften“, womit aus ihnen Zeichen werden, und das Erkennen der Bedeutung von Zeichen, sind Charakteristika von Lebewesen als beobachtende und interpretierende Subjekte und damit eine Kriterium für das Leben.

Das einzige einende Element aller Bereiche, die durch unterschiedliche Zeichensysteme abgegrenzt sind, ist somit das Zeichen. Die Semiotik als Lehre von den Zeichen (gr.: *σημειον*) untersucht die Funktionsweise und Struktur von Zeichen, von ganzen Zeichensystemen und von Zeichenprozessen (Semiosen) in der belebten Natur. Die Semiotik bietet eine Lösungsmöglichkeit für Problemstellungen, die mehrere Wissenschaftsbereiche umfassen. Dabei sind mehrere Fachgrenzen zu überbrücken, was POSNER et al. (1997: XVIII) so formulieren: „Wer die Zeichenprozesse in all ihren Varianten als einheitliches Phänomen erfasst, dessen Auftreten die belebte Natur und die Kulturen der Menschen miteinander verbindet und von der unbelebten Natur unterscheidet, der hat den Schlüssel in der Hand, um den Geistes-, Sozial-, Ingenieurs- und Naturwissenschaften eine gemeinsame theoretische Basis für wohldefinierte arbeitsteilige Kooperation zu liefern.“

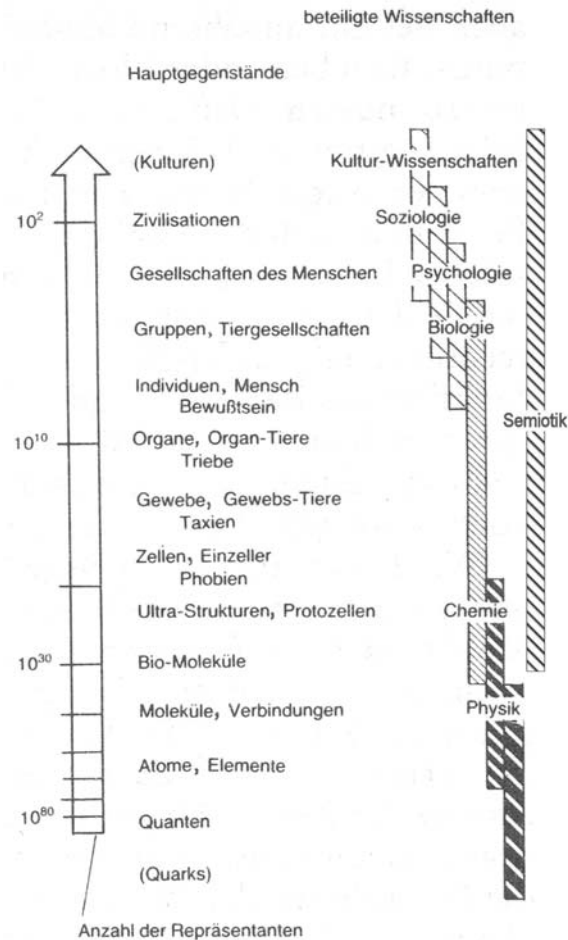


Abbildung 1: Der Schichtenbau der realen Welt (nach Riedl 1979: 210)

Abbildung 1 illustriert Bereiche der Wirklichkeit, die entsprechend der Zahl der beteiligten Repräsentanten – also der, in einer Kategorie existierenden Entitäten – angeordnet sind. Auf der rechten Seite sind die jeweils beteiligten wissenschaftlichen Disziplinen aufgetragen; der Bereich, den die Semiotik als Metawissenschaft umfasst, wurde hinzugefügt. Als Wissenschaft von den Zeichenprozessen eröffnet die Semiotik einen methodischen Zugang zur gesamten belebten Natur und stellt eine „Sprache“ für eine zusammenhängende Beschreibung und interdisziplinäre Kommunikation zur Verfügung. Dadurch bietet sie den „Schlüssel“ zu den unterschiedlichen Zeichensystemen der einzelnen Wissenschaften.

Die unterschiedlichen, am Generationswechsel beteiligten Zeichensysteme lassen sich in der semiotischen Fachsprache beschreiben. Betrachten wir nämlich einen „Vorgang unter dem Gesichtspunkt der beteiligten Zeichensysteme und dem dabei stattfindenden Informationsfluß (der Semiose), so stellen wir fest, daß immer wieder Übersetzungen von einem Zeichensystem in ein anderes stattfinden. Der Zeichenfluß überbrückt die Kluft zwischen (...) heterogenen Vorgängen“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 175). Eine integrative Sicht

des Generationswechsels als eines Flusses von Zeichen durch verschiedene Zeichensysteme erfordert insbesondere auch eine Beschreibung der „Übersetzungen“, die im Verlauf des menschlichen Generationswechsels beim Übergang zwischen der sozialen, der psychischen und der biologischen Ebene auftreten.

Um die jeweiligen Übersetzungsvorgängen als zentrales Element des Informationsflusses analysieren zu können, an dem der Zeichenfluss in ein anderes Zeichensystem und damit in einen anderen Wirklichkeitsbereich übertritt, eignet sich das allgemeine semiotische Modell nach KRAMPEN (1997). Es charakterisiert die einzelnen Elemente, die für den Ablauf eines Zeichenprozesses erforderlich sind.

Wenn man an diesem Modell den Wechsel des Wirklichkeitsbereiches, also eine Übersetzung, betrachtet – vergleichbar der Anwendung eines bestimmten Messinstruments – dann kann man daraus Rückschlüsse ziehen, die sich auf das Wesen des beobachteten Geschehens und die daran beteiligten Elemente erstrecken. Durch die Analyse anhand dieses Standards lässt sich eine methodisch nachvollziehbare Interpretation vornehmen.

Die vorliegende Arbeit geht von der Hypothese aus, dass es sich beim Übergang von zwei Gameten zum frühen Embryo um einen „Übersetzungsvorgang“ handelt, bei dem der Zeichenfluss durch die zelluläre Ebene verläuft. Dies setzt voraus, dass Eizelle und Spermium als Lebewesen im oben ausgeführten Sinne anzusehen sind; dass sie also Subjekte sind, ebenso wie die Frau und der Mann, die sie repräsentieren. Folglich würde ihre bekannte Fähigkeit zur zellulären Interaktion einer semiotischen und nicht einer kausalen, zweigliedrigen Kausalität folgen.

Die Biosemiotik hat sich zur Beschreibung von Zeichenprozessen in und zwischen belebten Organismen als semiotische Unterdisziplin etabliert. Sie hält Zeichenprozesse für eine fundamentale biologische Funktion, die bereits auf zellulärer Ebene besteht. Arbeiten auf diesem Gebiet haben besonders in den vergangenen Jahrzehnten die Bedeutung bestimmter Phänomene genauer untersucht und biologische Vorgänge, wie zum Beispiel die Immunreaktion, adäquater interpretierbar werden lassen (von Uexküll, Th. 1997); auch für den Placeboeffekt wurde die biosemiotische Betrachtungsweise erfolgreich umgesetzt (Schönbächler 1998; von Uexküll, Th. und Langewitz 2003). Die biosemiotische Deutung bereichert die naturwissenschaftlichen Erkenntnisse und baut zugleich auf ihnen auf. Im Zusammenhang mit obiger Hypothese wird speziell auf die Erkenntnisse der Biosemiotik einzugehen sein.

Bereits an dieser Stelle muss auf den prozesshaften Charakter des erfolgreiche Übergangs von zwei gegengeschlechtlichen Gameten, einer Ei- und einer Samenzelle, hin zu einem

neuen individuellen Organismus hingewiesen werden. Die Ereignisse, die zur Fertilisation und zur Aktivierung des embryonalen Genoms in der frühen Embryonalphase führen, bilden eine funktionelle Einheit, für die in der deutschsprachigen Fachliteratur bislang keine geeignete Begrifflichkeit existiert. Daher wird in Anlehnung an den im angelsächsischen Raum üblichen Terminus der ‚oocyte-to-embryo transition‘ – also des Übergangs von der reifen unbefruchteten Eizelle zum frühen Embryo – vom gameto-embryonalen Übergang gesprochen, wobei auch die Rolle des paternalen Gameten berücksichtigt ist.

Sollte ein so wichtiger biologischer Prozess wie der gameto-embryonale Übergang mit Hilfe des allgemeinen Modells semiotischer Prozesse nach KRAMPEN (1997) beschreibbar sein, würde dies eine Stärkung der biosemiotischen Betrachtungsweise bedeuten. Die Interpretation des gameto-embryonalen Übergangs als semiotischer Prozess würde eine scheinbar vorhandene Lücke schließen und dieses Geschehen zu einem speziellen Abschnitt im Zeichenfluss des Generationswechsels werden lassen, der durch verschiedene Wirklichkeitsbereiche verläuft. Der Zeichenfluss der Generationenfolge beim Menschen würde sich somit als ein entwicklungsgeschichtlich jüngerer Abschnitt eines Geschehens erweisen, das viel früher mit Entstehung der belebten Natur begonnen hat.

*„Die Grenzen meiner Sprache sind die
Grenzen meiner Welt.“*

Ludwig WITTGENSTEIN (1953)

2 Wissenschaftliche Grundlagen

Um zelluläre Vorgänge unter semiotischem Blickwinkel interpretieren zu können, sollen im Folgenden die hierfür relevanten wissenschaftlichen Grundlagen zusammengefasst werden. Neben der Biosemiotik werden auch wesentliche Grundlagen der allgemeinen Semiotik und der Systemtheorie dargestellt. Außerdem soll als zugrundeliegende Methode der späteren Analyse ein allgemeines semiotisches Modell (Krampen 1997) erörtert werden. Die naturwissenschaftlichen Grundlagen des gameto-embryonalen Übergangs schließen dieses Kapitel ab.

2.1 Entwicklung und Konzept der Biosemiotik

Zwischen Natur und Mensch existiert eine reziproke Beziehung, da die Natur mit dem Menschen ein Organ zur Erkennung ihrer selbst entwickelt hat und der Mensch sich in seiner Erfahrungswelt zugleich die Natur schafft: „Die Biosemiotik interpretiert biologische Vorgänge als Zeichenprozesse. Statt eine semiotische Schwelle zwischen einer nichtsemiotischen Natur und einer semiotischen Kultur anzunehmen, vertritt sie die Auffassung von einer semiotischen und evolutionären Kontinuität zwischen Natur und Kultur.“ (Nöth 2000: 254) Damit stellt sie keine Subdisziplin der Biologie dar, sondern konstituiert vielmehr einen theoretischen Rahmen für alle Wissenschaftsbereiche, die sich mit lebendigen Entitäten befassen. Alle Prozesse in belebten Systemen – beginnend bei einzelnen Zellen bis hin zu Ökosystemen – werden gemäß ihrem Charakter als Zeichenprozesse analysiert und interpretiert.

Naturwissenschaftliche Erkenntnisse werden nicht in Frage gestellt, sondern dienen als Fundament für eine semiotische Interpretation. Dabei zeigt sich, dass Lebensvorgänge Teile zeichenhafter Abläufe sind und zugleich Strukturen folgen, die sich analog bei diesen finden. „Die semiotische Deutung setzt also die mechanische Analyse voraus. Aber ohne semiotische Interpretation stellt die mechanische Deutung biologische Zusammenhänge unvollständig und oft genug falsch dar.“ (von Uexküll, Th. 1997: 449) Das bedeutet, dass Zeichenträger physikalischen und chemischen Gesetzmäßigkeiten gehorchen, sich aber bei der Interaktion mit Lebewesen nicht darin erschöpfen.

2.1.1 Historisches und die Zeichendefinition nach PEIRCE

Die grundsätzliche Idee einer zeichentheoretischen Interpretation biologischer Phänomene findet sich bereits bei Jakob VON UEXKÜLL, der in seiner Umwelttheorie die subjektive, artspezifische Umwelt von Lebewesen als Teil einer über Funktionskreise (siehe 2.2.2) geschlossenen und damit sinnvollen biologischen Einheit darstellt. Erst seine Bedeutungstheorie macht eine zeichentheoretische Interpretation in der Biologie möglich: „Die Bedeutung ist der Leitstern, nach dem sich die Biologie zu richten hat und nicht die armselige Kausalitätsregel, die nicht weiter als einen Schritt vorwärts oder rückwärts zu sehen vermag, der aber die großen Zusammenhänge gänzlich verborgen bleiben.“ (von Uexküll, J. und Kriszat 1936: 127) Auch andere Autoren entwickelten ähnliche Ansätze (Kull 1999; Sebeok 2001) und 1962 war es ROTHSCILD (1962: 777), der den Begriff ‚Biosemiotik‘ zum ersten Mal gebrauchte. Zu einer wirklichen Disziplin entwickelte sich

die Biosemiotik jedoch erst im letzten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts, wobei zu den Pionieren dieses Faches Autoren wie SEBEOK und Thure VON UEXKÜLL zählen.

Die historischen Wurzeln einer Theorie von Zeichen und Zeichenprozessen reichen zurück bis in die griechische Antike (Nöth 2000: 1-57); die Biosemiotik baut jedoch in erster Linie auf den umfangreichen Arbeiten des amerikanischen Philosophen PEIRCE (1931-58) auf, der als Begründer der modernen Zeichentheorie gilt (Krampen et al. 1979; van den Boom 1981; Braga 1999). Für die vorliegende Arbeit ist besonders die allgemeine Zeichendefinition nach PEIRCE von Bedeutung, deren Struktur sich vor dem Hintergrund seiner Kategorienlehre besser nachvollziehen lässt:

PEIRCE gliedert alles Seienden in drei Universalkategorien (van den Boom 1981): Zur Erstheit fasst er alles Unmittelbare zusammen, „das Gegenwärtige, das so ist, wie es ist, während es keinerlei Notiz von allem anderen nimmt“ (Peirce 1970: 308). Die Zweitheit bildet das Sein in Bezug auf etwas, während die Drittheit als Kategorie der Vermittlung die Beziehung zwischen einem Ersten und einem Zweiten herstellt. Es ist „ein Drittes oder ein Medium zwischen einem Zweiten und dessen Erstem. D.h. es ist Repräsentation als ein Element des Phänomens.“ (Peirce 1970: 320)

Wie im alltäglichen Sprachgebrauch ist ein ‚Zeichen‘ auch bei PEIRCE eine Entität, die für etwas anderes steht; diese dyadische Beziehung wurde bereits in der mittelalterlichen Zeichendefinition *aliquid stat pro aliquo* beschrieben. Da aber Zeichen nach PEIRCE keine Objektklasse bilden, sondern erst durch Interpretation ent- und bestehen, muss der Interpretant ein essentielles drittes Element darstellen.

Das Zeichen bildet deshalb eine triadische Relation zwischen dem Repräsentamen (Zeichenträger), seinem Objekt (Bedeutung) und dem Interpretanten (Zeichensystem, Kode); es gehört also der Kategorie der Drittheit an (Abbildung 2). Ein einfaches Beispiel aus dem Alltag kann die Struktur der Zeichenbeziehung besser verständlich werden lassen (Abbildung 3):

Bei Verkehrszeichen besteht der Zeichenträger in einem Blechschild, dessen Form und Farbgebung eine bestimmte Handlungsanweisung vermittelt. Das Schild wird vom Verkehrsteilnehmer in der Regel nicht nur als solches wahrgenommen, sondern steht für etwas anderes – dessen Bedeutung; diese zweistellige Beziehung beschreibt die mittelalterliche Zeichendefinition. Die Bedeutungsvermittlung bedarf jedoch eines festgelegten Kodes, der die Zuordnung von Repräsentamen und Objekt eindeutig festlegt. Gemäß der Straßenverkehrs-Ordnung bedeutet beispielsweise ein rundes weißes Blechschild mit einem breiten roten Rand ein Verbot für Fahrzeuge aller Art, das jedoch

nicht für Handfahrzeuge und Tiere gilt; Krafträder und Fahrräder dürfen geschoben werden (Bouska und Leue 2001). Der Interpretant (Zeichensystem) ermöglicht es dem Interpreten, die Bedeutung eines Zeichenträgers zu erkennen und dementsprechend zu handeln.

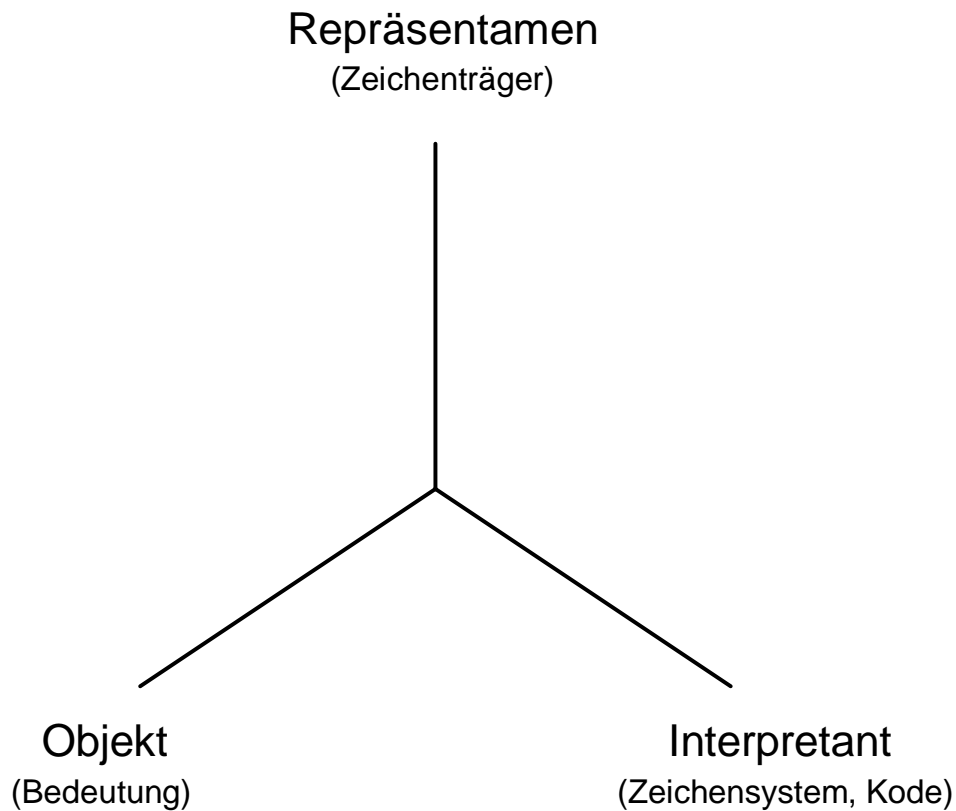


Abbildung 2: Graph einer genuinen Triade nach PEIRCE (nach Marty und Marty 1992: 100; in Klammern sind weitgehend synonyme Begriffe aufgeführt, die im Folgenden verwendet werden)



Abbildung 3: Beispiel für ein Zeichen aus dem Alltag und seine triadische Struktur (StVO 1960: § 41 Abs. 2)

Die triadische Zeichenbeziehung fasst PEIRCE (1931-58: 2.308) in einer Definition zusammen: Ein „*Repräsentamen* ist etwas, das für jemanden in gewisser Hinsicht oder Fähigkeit für etwas steht.“ Im allgemeinen Modell semiotischer Prozesse wird der Begriff Repräsentamen weiter differenziert werden in den Zeichenträger an sich, das Interpretandum, und dessen Repräsentation im interpretierenden Organismus, den Signifikant (siehe 2.3).

Das Objekt ist das materielle oder imaginäre Korrelat des Zeichens. Eine bereits bestehende Beziehung zwischen Objekt und Repräsentamen ist Voraussetzung für die Semiose, da ein Zeichenträger – das Schild als solches – diese nicht vermitteln kann. Ein Repräsentamen kann das Objekt nur dann darstellen, wenn der Interpretant als die „eigentlich bedeutungstragende Wirkung eines Zeichens“ (Peirce 1991: 512) diese Beziehung herstellt (StVO). Solche durch Konvention festgelegte Codes liegen auch dem Alphabet oder einzelnen Sprachen zugrunde.

Neben diesen von Menschen definierten Interpretanten können auch natürliche Zeichenbeziehungen diese Funktion erfüllen. In allen Lebewesen stellt der evolutionär entstandene genetische Kode die Beziehung zwischen Basentriplets und entsprechenden Aminosäuren her. Sind viele dieser Zeichenbeziehungen in einem Gen zusammengefasst, so ergibt sich zwischen diesem DNA-Abschnitt und dem Polypeptid als Objekt eine triadische Relation, die durch den Interpretant der Zelle vermittelt ist (Abbildung 5). Der Zelle kommt also die Funktion eines Interpretanten zu: Wir sollten „nicht sagen, dass das Genom die Zelle spezifiziert. Es spezifiziert nicht einmal die Proteine. Vielmehr weiß die Zelle, wie sie das Genom interpretiert, und indem sie das tut, kann sie funktionelle Muster von Proteinen aufbauen.“ (Hoffmeyer 2003: 105)

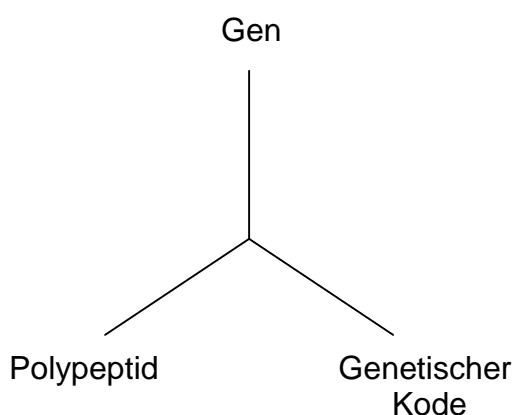


Abbildung 4: Proteinbiosynthese als triadischer Zeichenprozess

Für einen Zeichenprozess müssen drei Voraussetzungen gegeben sein: Einem real existierenden Zeichenträger misst ein Interpret gemäß einem Interpretanten eine Bedeutung bei und stellt somit den Bezug zu einem realen (Polypeptid) oder ideellen („Verbot für Fahrzeuge aller Art“) Objekt her. Dieses Interpretieren stellt den Zeichenprozess dar. Beschreibt man dabei den Interpretanten als Zeichen, so entstehen

ineinander verschränkte semiotische Prozesse und damit ein potentieller infinites regress. Diese Überlegung führt zu einer pansemiotischen Sichtweise: Das „gesamte Universum ist von Zeichen durchdrungen, wenn es nicht sogar ausschließlich aus Zeichen besteht“ (Peirce 1931-58: 5.448).

Dieses bekannte Zitat belegt eine Ausweitung des Zeichenbegriffs bei PEIRCE von den gerade beschriebenen genuinen auf degenerierte Zeichen. Genuin ist ein Zeichen, „das *in jeder Hinsicht* auf vollständigen triadischen Relationen beruht und in keiner Weise auf dyadische Relationen reduziert werden kann“ (Nöth 2000: 66). Degenerierte Zeichen hingegen können auch Vertreter der Erstheit oder Zweitheit sein. Betrachtet man jedoch schlichtweg alle Phänomene als Zeichen, so verliert diese Charakterisierung an Gehalt und der Begriff wird unbrauchbar. Eine Einschränkung des Zeichenbegriffs auf genuine Zeichen ist deshalb notwendig und zugleich sinnvoll.

Um den Aufgaben- und Geltungsbereich der Semiotik zu bestimmen, muss untersucht werden, wo solche genuine Zeichen vorkommen. Diese Frage wird unterschiedlich beantwortet: ECO beispielsweise unterscheidet zwischen der präsemiotischen Natur und der semiotischen Kultur; ihm zufolge untersucht die „allgemeine Semiotik [...] die Gesamtheit der menschlichen Signifikationsaktivität“ (Eco 1985: 27). Da Zeichen seiner Auffassung nach auf sozialer Konvention beruhen müssen, beschränkt er den Geltungsbereich der Semiotik programmatisch auf die menschliche Kultur. Biologische Prozesse liegen in dieser Konzeption unterhalb einer „semiotischen Schwelle“ (Nöth 2000: 127), die ECO (1976: 5) selbst als Grenze des „semiotischen Feld[es]“ betrachtet.

Sieht man von der offenkundigen Problematik einer Natur-Kultur-Dichotomie wie ECO sie hier vertritt ab, so scheint seine Festlegung des semiotischen Feldes *a priori* getroffen zu sein – eine Vorgehensweise, der er selbst widerspricht: „Die Semiotik wird durch ihr Interesse an [...] Problemen charakterisiert, nicht durch eine vorher festgelegte Menge von Antworten.“ (Eco 1985: 23)

Letztlich sollte also über die Begrenzung des semiotischen Feldes dadurch entschieden werden, dass bestimmte Fragestellungen an die Zeichentheorie herangetragen werden. Einen Beleg für diese Auffassung liefert die erfolgreiche Entwicklung der Biosemiotik.

2.1.2 Ausgewählte Grundlagen der Biosemiotik

Die Beschreibbarkeit molekularer Prozesse durch die Zeichentheorie im Gefolge von PEIRCE belegt Thure VON UEXKÜLL (1997: 449). Molekulare und zelluläre Vorgänge lassen sich demnach sinnvoll semiotisch interpretieren und bieten eine ergänzende Deutung

(Brauckmann 1999; Darányi 2000; Hoffmeyer 2005; Kawade 1996; Nöth 2005; Sebeok 2001; von Uexküll, Th. 1999). Dabei bietet sich eine Differenzierung in Mikrosemiose (Yates 1997) für biochemische Vorgänge innerhalb des zellulären Kompartimentes, und Endosemiose (von Uexküll, Th. et al. 1997) für kommunikative Ereignisse zwischen Zellen an.

Vom biosemiotischen Ansatz klar zu unterscheiden sind bildhafte Beschreibungen in den Naturwissenschaften. Diese können zwar in einzelnen Fällen unbewusste Vorwegnahmen semiotischer Aspekte darstellen, sind aber häufig sprachliche Hilfskonstruktionen, die das Verstehen erleichtern sollen. So suggeriert der ‚nukleophile Angriff‘ eines Halogenmoleküls auf eine nicht gesättigte Kohlenwasserstoffverbindung zielgerichtetes Handeln von Objekten ohne Bewusstsein, aber diese Formulierung stellt lediglich einen sprachlichen Behelf dar. Auf diese Weise lässt sich das zu erwartende Reaktionsgleichgewicht anschaulicher erklären, als durch den bloßen Verweis auf unterschiedliche Elektronegativität und das Massenwirkungsgesetz. Bei Vorgängen der zellulären Immunabwehr hingegen haben intuitiv gewählte Formulierungen wie das ‚Erkennen‘ von Antigenen durch bestimmte Lymphozyten (Löffler 2001: 540ff.) semiotischen Gehalt. Schon ‚einzelne Zellen haben die Fähigkeit, Selbst und Nicht-Selbst zu unterscheiden, und die Zellen des Immunsystems haben diese Fähigkeit zu einer spezifischen Funktion entwickelt. [...] Die Frage, worauf diese Fähigkeit beruht, ist ein semiotisches Problem.‘ (von Uexküll, Th. 1997: 479)

Dass Begriffe wie Programm, Kode, Information, Gedächtnis oder Erkennen in Bereichen wie der Molekulargenetik oder der Immunologie unentbehrlich geworden sind (Emmeche und Hoffmeyer 1991), in der Chemie und Physik aber keine Bedeutung haben, mag als Indiz dafür gelten, wo die semiotische Schwelle zu vermuten ist: ‚Mit der Entstehung und Evolution des Lebens beginnt [...] der Ursprung und die Entwicklung der Zeichen.‘ (Nöth 2000: 254) Diese Feststellung bildet die Grundlage für einen Bereich der Semiotik, der sich – wie die Biologie als die Lehre vom Leben – mit zeichentheoretischen Aspekten alles Lebendigen beschäftigt.

Dabei treten an die Stelle von postulierten Ursache-Wirkungs-Zusammenhängen Modelle, die einer komplexeren Form der Ursächlichkeit gerecht werden: ‚Lebende Systeme sind Interpreten ihrer Umgebung. Zwischen Reiz und Reaktion herrscht nicht die Regel einer mechanischen sondern einer semiotischen Kausalität.‘ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1996: 34) Anders als beim Modell trivialer Maschinen können bei Lebewesen auf denselben Reiz unterschiedliche Reaktionen folgen. Der Interpretant, nach dem die

wahrgenommene Information verarbeitet wird, ist veränderlich und bietet damit die Voraussetzung für Lernen. In Abgrenzung zur mechanischen Kausalität heißt diese nicht-triviale Form ‚semiotisch‘ (Abbildung 5).

Da die Befähigung zur Bedeutungsbeimessung in einem Zeichenprozess ein entscheidendes Kriterium des Lebendigen darstellt, ist es notwendig, in der Biologie von Subjekten zu sprechen. „Der Begriff *Subjekt* beschreibt eine Instanz, die Auswirkungen auf ein System nach eigenen, nicht von einer anderen Instanz gesetzten Kriterien in Informationen umwandeln kann, die dann die Entscheidungsgrundlage für Verhaltensalternativen bilden. Durch diese Fähigkeit gewinnt das System eine Unabhängigkeit von äußeren, kausal einwirkenden Vorgängen.“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 156) Bereits Einzeller können mit spezifisch eigenen und modifizierbaren Reaktionen auf äußere Reize reagieren, die zuvor in Form von Zeichen innerhalb ihres Organismus repräsentiert werden. Schon auf zellulärer Ebene spielen sich also Zeichenprozesse ab, was der Zelle als kleinster Einheit des Lebens Subjektcharakter verleiht.

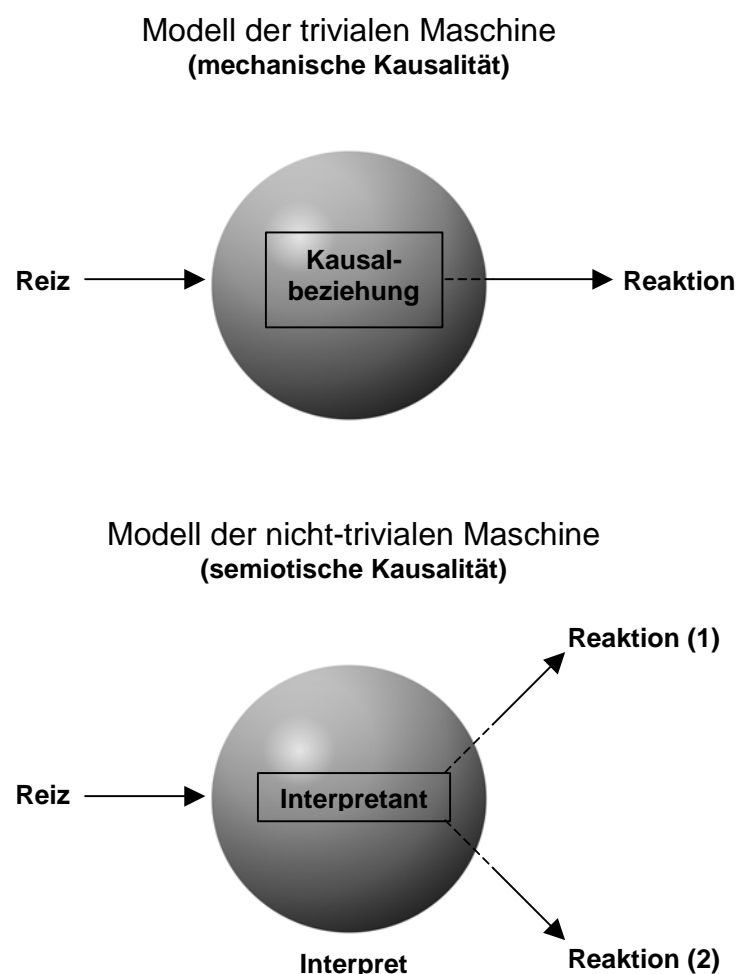


Abbildung 5: Schematische Darstellung der mechanischen und semiotischen Kausalität (nach Schmid-Tannwald 2001: 252)

Biosemiotik kann die Interpretation biologischer Phänomene bereichern und bei bestimmten Fragestellungen umfassendere Lösungsansätze ermöglichen. Um jedoch keine übertriebenen Erwartungen zu wecken, muss man die ontologische Reichweite der Aussage, etwas sei ein Zeichen oder habe Zeichencharakter, richtig einschätzen. „Es scheint im derzeitigen Stadium nicht angemessen, dem semiotischen Grundmodell ontologiestiftende Kraft zuzuschreiben, d.h. die Entitäten, die in solchen Modellen vorkommen, bilden nur deshalb, weil sie dort vorkommen, noch keine gemeinsame natürliche Art oder Familie.“ (Balzer 1997: 597) Mit der Klassifikation als Zeichen alleine ist deshalb erst wenig Konkretes ausgesagt, sie eröffnet aber dem semiotischen Instrumentarium die Möglichkeit zu weitergehender Untersuchung.

Bereits kurze Zeit nach dem Entstehen der Biosemiotik als wissenschaftliche Disziplin wurden die neuen Ansätze von Mitarbeitern des Münchener Max-Planck-Instituts für Biochemie positiv gewürdigt (Eder und Rembold 1992). Rasant haben sich seitdem die Ergebnisse und Denkansätze entwickelt, so dass eine angemessene Darstellung an dieser Stelle nicht möglich ist; viele Sammelbände, Übersichtsartikel und mittlerweile auch Lehrbücher sind dazu besser geeignet (Hoffmeyer 1996; Sebeok 1992; Sebeok und Danesi 2000; von Uexküll, Th. 1993; von Uexküll, Th. und Wesiack 2003). Weitere für die beabsichtigte Untersuchung relevante Thesen aus dem Bereich der Biosemiotik werden nun im Zusammenhang mit dem Ansatz Thure VON UEXKÜLLS erläutert.

2.2 Semiotische Modelle auf verschiedenen Systemebenen

Stark von semiotischen Konzepten beeinflusst entwerfen Thure VON UEXKÜLL und WESIACK (1998) eine „Theorie der Humanmedizin“, in der sie aufgrund wissenschafts- und erkenntnistheoretischer Überlegungen ein bio-psycho-soziales Modell des Menschen entwickeln. Neben dem bereits vorgestellten Konzept der Zeichenlehre betonen sie vor allem die Bedeutung der Systemtheorie für eine angemessene Beschreibung des Menschen.

2.2.1 Systemtheorie

Als das Hauptproblem der modernen Medizin identifiziert Thure VON UEXKÜLL (2001) das Verhältnis von dem Ganzen zu seinen Teilen. Dieses alte philosophische Problem geriet durch die analytische Methode und die enormen Fortschritte der Naturwissenschaften zunehmend aus dem Blick; häufig erkennen wir mehr Details, verstehen dadurch aber das Ganze nicht besser. Aus dieser ungelösten Integrationsleistung entstehen Probleme, die mit Begriffen der Systemtheorie beschrieben werden können.

Bereits im ausgehenden 19. Jahrhundert formulierte VON EHRENFELS (1890) in seiner Gestalttheorie die Erkenntnis, dass ein Ganzes mehr ist als die Summe seiner Teile. Damit nimmt er das Phänomen der ‚Emergenz‘ vorweg; mit diesem Begriff wird das Auftreten neuer Eigenschaften bei der Bildung eines umfassenderen Systems bezeichnet, die es auf der Ebene der Subsysteme oder Elemente noch nicht gibt. In der Diskussion über das Leib-Seele-Problem wird zum Beispiel die Position vertreten, dass erst durch die Integration vieler Millionen von Nervenzellen in das Suprasystem Gehirn eine neue Eigenschaft wie Bewusstsein entstehen kann. Beim Übergang von einfachen zu komplexeren Systemebenen – von der physikalischen über die biologische, psychologische und soziale Ebene – tauchen sprunghaft neue Phänomene auf. Dieser Rahmen bildet die Grundlage für eine integrative Sicht des Menschen (von Uexküll, Th. und Wesiack 2003: 15ff.).

Erst mit dem Auftreten biologischer Systeme entsteht ein gewisses Maß an Autonomie, das sich bei physikalischen und chemischen Prozessen nicht findet. Charakteristisch für lebende Organismen ist die Abgrenzung eines ‚Selbst‘ gegen ein ‚Nicht-Selbst‘ und die hierfür notwendige Eigengesetzlichkeit. Innerhalb des biologischen Bereiches lassen sich anhand der Komplexität konstruierbarer Umgebungen die vegetative, die animalische und die humane Systemebene unterscheiden; diese drei weiteren Qualitäten werden im folgenden Absatz näher charakterisiert. Schließlich existieren bei höheren Lebewesen weitere Phänomene, die der psychischen oder – bei Interaktion mehrerer Individuen – der sozialen Ebene angehören. Da jede Systemebene eigenen Gesetzmäßigkeiten gehorcht,

gelten dort auch unterschiedliche Codes; dieses Phänomen wird auch mit der Existenz „geschlossener Sinnbereiche“ (Schütz 1971: 269) beschrieben. Beim Übergang von einer Ebene zu einer anderen haben Übersetzungen stattzufinden, bei denen es gelegentlich zu Übersetzungsfehlern kommt, die als Ursache pathologischer Zustände begriffen werden können. Chronisch entzündliche Darmerkrankungen, Asthma bronchiale und die Situationshypertonie sind Beispiele für Krankheiten, bei denen eine solche zumindest teilweise psychosomatische Ätiologie durch „Abwärts- und Aufwärts-Effekte“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 129) angenommen wird.

Die wechselseitige Bezogenheit von Organismus und Umwelt, die BATESON (1985: 620) wegen ihrer Unauflösbarkeit sogar als „Einheit[en] des Überlebens“ bezeichnet, verlangt nach einem kreisförmigen Modell zur adäquaten Beschreibung biologischer Systeme. Die Idee eines solchen zirkulären Modells findet sich im Gestaltkreis bei VON WEIZSÄCKER (1987), in der Psychologie von PIAGET (1936) als sensomotorische Zirkulärreaktion, bei WIENER (1963) als kybernetischer Regelkreis und im Funktionskreis des Biologen Jakob VON UEXKÜLL (von Uexküll, J. und Kriszat 1936). Verschiedene Aspekte dieser Denkmodelle (von Uexküll, Th. 1991) integrieren Thure VON UEXKÜLL und WESIACK im Situationskreis.

2.2.2 Regelkreis, Funktionskreis und Situationskreis

Für das Gebiet der Medizin setzt Thure VON UEXKÜLL (1997: 451f.) hohe Erwartungen in zeichentheoretische Modelle: „Das Problem der Übersetzung außersprachlicher Zeichen, wie sie auch zwischen Zellen und Organen im Inneren des Körpers ausgetauscht werden, in erlebte Zeichen, wie Körpergefühle, und deren Übersetzung in Sprache, formuliert das psycho-physische oder Leib-Seele-Problem der Medizin als semiotische, und semiotisch lösbare (!), Aufgabe.“ Um diesen ehrgeizigen Zielen näher zu kommen, sind zunächst semiotische Modelle notwendig, die Prozesse lebendiger Systeme adäquat beschreiben. Die Grundstruktur der drei folgenden Schemata findet sich letztlich auch im allgemeinen Modell semiotischer Prozesse nach KRAMPEN (siehe 2.3).

Regelkreis

Ein allgemein akzeptiertes und weit verbreitetes semiotisches Modell, das sich auf jeder biologischen Stufe findet, ist der Regelkreis. Besonders in der Physiologie wird dieses Konzept häufig zur Beschreibung kreisförmiger Prozesse herangezogen (Abbildung 6); nach dem Gesagten ist es erstaunlich, dass die system- und erkenntnistheoretischen Konnotationen dieser Betrachtungsweise zumeist unreflektiert bleiben. In einem geschlossenen Wirkungskreis misst ein Fühler den aktuellen Wert der Regelgröße, den Istwert. Der Regler vergleicht diesen augenblicklich wahrgenommenen Wert mit dem als Führungsgröße vorgegebenen Sollwert und meldet die Abweichung als

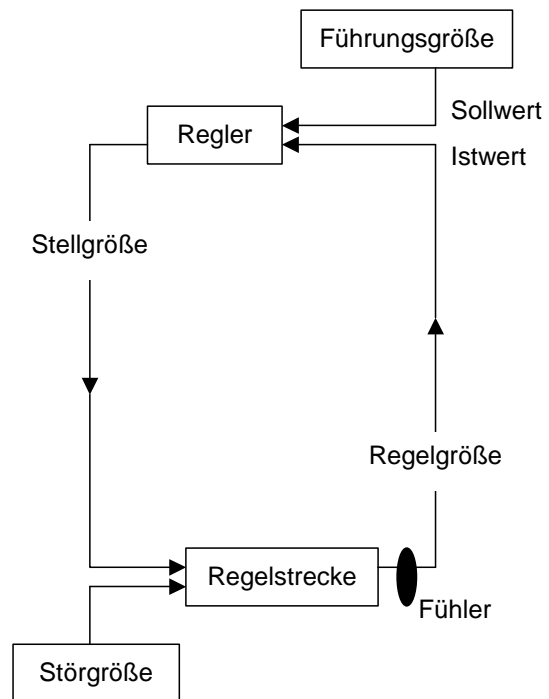


Abbildung 6: Blockschaltbild eines einfachen Regelkreises (nach Schmidt und Thews 1993: 341)

Stellgröße an Stellglieder. Durch Modifizierungen innerhalb der Regelstrecke wird die Regelgröße beeinflusst. Alle Einflüsse, die eine Abweichung der Regelgröße vom Sollwert verursachen, werden zur Störgröße zusammengefasst. Jede Störung der Regelgröße kann so nach dem Prinzip der negativen Rückkopplung selbsttätig korrigiert werden.

Im Gegensatz zum klassischen Maschinenmodell, das von zweigliedrigen Ursache-Wirkungs-Beziehungen ausgeht, berücksichtigt der Regelkreis also auch den subjektiven Anteil lebender Organismen, in dem Einflüsse der Umgebung wahrgenommen, bewertet und mit entsprechenden Reaktionen beantwortet werden. Lebewesen setzen autonom und ihren Bedürfnissen entsprechend Sollwerte fest – sie sind Subjekte. Komplexe Automaten und virtuelle Systeme, die nach dem Prinzip des Regelkreises konstruiert sind, haben hingegen keinen Subjektcharakter. Sie können jedoch ein Verhalten simulieren, „*als ob*“ es selbstbestimmt sei, weil, und nur weil mit der Setzung des Sollwertes das Selbst des Konstrukteurs als Quasi-Selbst“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 165) von außen vorgegeben ist.

Funktionskreis

Bereits auf der Stufe vegetativen Lebens geht die Konstruktion von Umwelt über die einfache Struktur eines Regelkreises hinaus. Jakob VON UEXKÜLL zeigt am Beispiel des Pantoffeltierchens, dass sich bereits autonome Zellen eine primitive Form von Umwelt erschaffen; er nennt sie „Wohnhülle“ (von Uexküll, J. und Kriszat 1936: 36). Zur Beschreibung dieses Vorgangs entwirft er den Funktionskreis (Abbildung 7), der die dynamischen Bedeutungszusammenhänge zwischen dem Subjekt und seiner Umwelt wiedergibt.

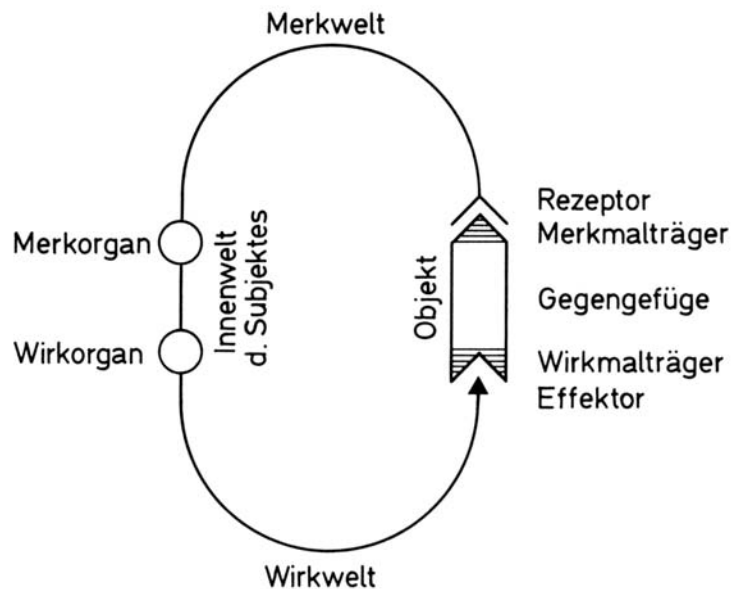


Abbildung 7: Der Funktionskreis (aus von Uexküll, J. 1980: 330)

Die Rezeptoren des Lebewesens verwandeln als „Merkorgane“ von außen kommende Reize in Zeichen, denen sie in einem aktiven, kreativen Prozess eine für den aktuellen Funktionskreis spezifische Bedeutung erteilen; durch das Aufprägen eines „Merkmals“ erschafft das Subjekt ein Objekt seiner „Merkwelt“. Dieser Anteil des Funktionskreises ist die „Bedeutungserteilung“; vermittelt durch die Innenwelt des Subjektes löst sie ein Verhalten aus – die „Bedeutungsverwertung“: Der Effektor erteilt dem Objekt ein „Wirkmal“ und löscht dadurch subjektiv oder auch intersubjektiv das „Merkmal“ aus. Das aufgeprägte „Merkmal“ ‚Nahrung‘ verschwindet beispielsweise subjektiv durch Sättigung oder objektiv durch Einverleibung (von Uexküll, Th. und Wesiack 2003: 29ff.).

Da Subjekt und Objekt so eng aufeinander bezogen sind, lässt sich das Objekt auch als „Gegengefüge“ begreifen. „Solche Zuordnungen hat J. v. Uexküll (...) als *komplementär* oder *kontrapunktisch* beschrieben. Er versteht darunter die Tatsache, daß Lebewesen in jedem Augenblick ihres Daseins darauf angewiesen sind, ihre Leistungen durch entsprechende Gegenleistungen ihrer (belebten oder unbelebten) Umgebung zu ergänzen. (...) [Beispielsweise sind] der Mund des Säuglings und die Brust der Mutter (im Rahmen des Stillvorgangs) einander kontrapunktisch zugeordnet.“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 80f.)

Abhängig von der Komplexität des Lebewesens und somit der Anzahl der Funktionskreise ist die konstruierte Umwelt wie beim Pantoffeltierchen nur eine sehr einfache „Wohnhülle“ (von Uexküll, J. und Kriszat 1936: 36) oder auf animalischer Ebene bereits wesentlich differenzierter. Beispielsweise skizziert Jakob von UEXKÜLL „nebeneinander die Umgebung und die Umwelt des Pantoffeltierchens, *Paramecium*. [...] Diese Tatsachen zeigen uns, wie die Natur es versteht, mit einem einzigen Funktionskreis das Leben planvoll zu gestalten.“ (von Uexküll, J. und Kriszat 1936: 36)

Das Funktionskreiskonzept verdeutlicht zwei weitere Aspekte von Zeichen: Sie stehen nicht in jeder Hinsicht für das Objekt, sondern bedürfen eines Bezugsrahmens, sind also kontextabhängig. Denn jedes Zeichen wird nur von dem Subjekt als das registriert, was es für dieses als Empfänger bedeutet. Damit ist auch „der private Charakter [angesprochen], der jedem Zeichen eigen ist“ (von Uexküll, Th. 1997: 451). „Es gibt keine »objektiven Zeichen«, es gibt nur Zeichensysteme mit gleicher Struktur und gleichem Kode für verschiedene Zeichenempfänger.“ (von Uexküll, Th. 1979: 42)

Situationskreis

Auch das menschliche Verhalten folgt zu Beginn des Individuallebens fast ausschließlich biologischen Automatismen. „Entwicklungspsychologisch entspricht das Verhalten des Säuglings während der ersten 2 bis 3 Lebensmonate weitgehend dem Schema des Funktionskreises.“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 2003: 31) Mit der Entwicklung des Vorstellungsvermögens (Piaget 1937) wird die enge Verknüpfung zwischen Umgebungsreiz und darauf folgender Handlung durch die Möglichkeit zur Imagination gelockert:

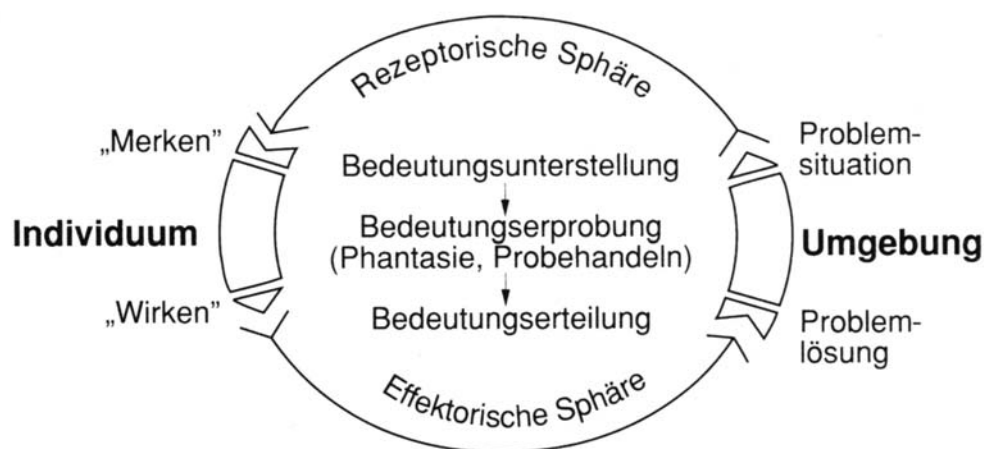


Abbildung 8: Der Situationskreis (aus von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 225)

Über die rezeptive Sphäre aufgenommene Reize unterliegen keiner direkten Verarbeitung vom „Merken“ zum „Wirken“ mehr; ihnen wird zunächst eine hypothetische Bedeutung unterstellt, deren Angemessenheit in der Phantasie durch Probehandeln überprüft wird. Idealerweise wird erst nach erfolgreichem Abschluss dieser Phase die unterstellte Bedeutung erteilt. Auf die aktive Rolle der Phantasie beim Erschaffen der menschlichen Umwelt weist auch die konstruktivistische Erkenntnistheorie hin. Diese obligatorische Zwischenschaltung charakterisiert den wesentlichen Unterschied des Situationskreises (Abbildung 8) im Vergleich zum Funktionskreis und ist somit eine emergente Eigenschaft der humanen Systemebene (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 213-263).

„Diese Modelle beschreiben ein allgemeines Geschehen, das sich isomorph auf der biologischen, psychischen und sozialen Ebene wiederholt, wenn man die zugrundeliegende Strategie in den diesen Stufen entsprechenden Variationen ins Auge fasst.“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 235)

Strukturell noch allgemeiner lassen sich semiotische Prozesse im folgenden Modell formulieren.

2.3 Ein allgemeines Modell semiotischer Prozesse: Die semiotische Matrix nach KRAMPEN

In seinem Beitrag zum „Handbuch Semiotik“ (Posner et al. 1997) stellt KRAMPEN (1997) ein allgemeines Modell semiotischer Prozesse vor, das in besonderem Maße geeignet scheint, Vorgänge auf ihren semiotischen Charakter hin zu untersuchen und die beteiligten Komponenten klar zu differenzieren. Wie der Autor darstellt, ist die semiotische Matrix mit den wichtigsten Zeichentheorien vereinbar (Krampen 1997: 266ff.) und bietet so die Möglichkeit, diese zu berücksichtigen, ohne die verschiedenen Theorien und Terminologien separat darstellen zu müssen. Trotz der Festlegung auf eine Nomenklatur lassen sich so die wichtigsten semiotischen Modelle integrieren. Zirkuläre Prozesse wie sie im Funktions- oder Situationskreis beschrieben sind müssen dazu in eine Aneinanderreihung linearer Abläufe überführt werden (Krampen 1997: 252f.).

Durch die differenzierte Darstellung der einzelnen Bestandteile eines jeden semiotischen Prozesses erlaubt das allgemeine Modell nach KRAMPEN eine genaue Analyse von Zeichenprozessen. Die klare Struktur erleichtert die Zuordnung einzelner Elemente zu ihrer jeweiligen semiotischen Funktion und es ergeben sich überprüfbare Kriterien für das Vorliegen einer Semiose (Zeichenprozess). Deshalb soll der Entwurf einer allgemeinen semiotischen Matrix nun zusammenfassend referiert werden.

2.3.1 Grundstruktur und die einzelnen Elemente des allgemeinen Modells

Zunächst ist es hilfreich anhand des klassischen linearen Kommunikationsmodells (Abbildung 9) den Bereich abzugrenzen, den die semiotische Matrix beschreibt.

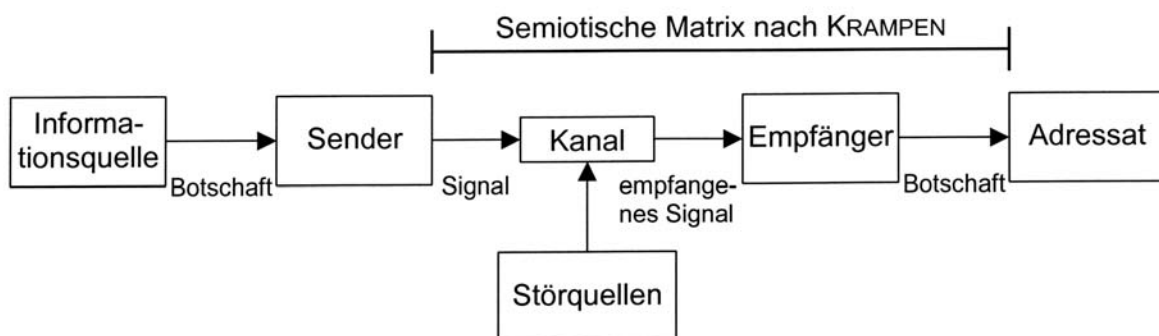


Abbildung 9: Abschnitt der Kommunikationskette, den die semiotische Matrix nach KRAMPEN beschreibt (nach Shannon und Weaver 1949: 7)

Der Weg der Nachrichtenübertragung etwa beim Telefonieren beginnt beim Sprecher, der Informationsquelle. Die dort entstandene Botschaft wird durch eine Sendeapparatur – das Mikrophon des Telephonhörers – zu einem Signal enkodiert und dann in kodierter

Form durch einen Kanal dem Empfänger zugeführt: Über einen Draht werden beim Telefonieren Stromimpulse weitergeleitet, die durch den Lautsprecher dekodiert werden und als Botschaft den Adressaten erreichen. Der Kanal ist für Störquellen anfällig.

Auch wenn „Shannon & Weavers Modell (...) kein semiotisches Modell der Produktion und Rezeption von Zeichen“ (Nöth 2000: 244) ist, so lässt sich doch die Grundstruktur der semiotischen Matrix nach KRAMPEN daran illustrieren. Ein von außen kommendes Signal, ein Zeichenvehikel, wird durch einen Kanal vermittelt empfangen. Nach einem bestimmten Kode wird das empfangene Signal vom Empfänger übersetzt und in Form einer Botschaft weitergegeben; eine rezeptorische und eine effektorische Seite sind durch den Interpreten verbunden. Der wesentliche Unterschied zum allgemeinen Modell semiotischer Prozesse liegt darin, dass der Empfänger eine technische Vorrichtung darstellt während der Interpret Subjektcharakter besitzt; außerdem gehört der Kanal in diesem Modell zum Interpreten.

Betrachtet man eine stark vereinfachte Darstellung der semiotischen Matrix (Abbildung 10), so finden sich links – auf der rezeptorischen Seite – mit dem Repräsentamen und dem Objekt zwei Elemente der triadischen Zeichenrelation nach PEIRCE (siehe 2.1.1).

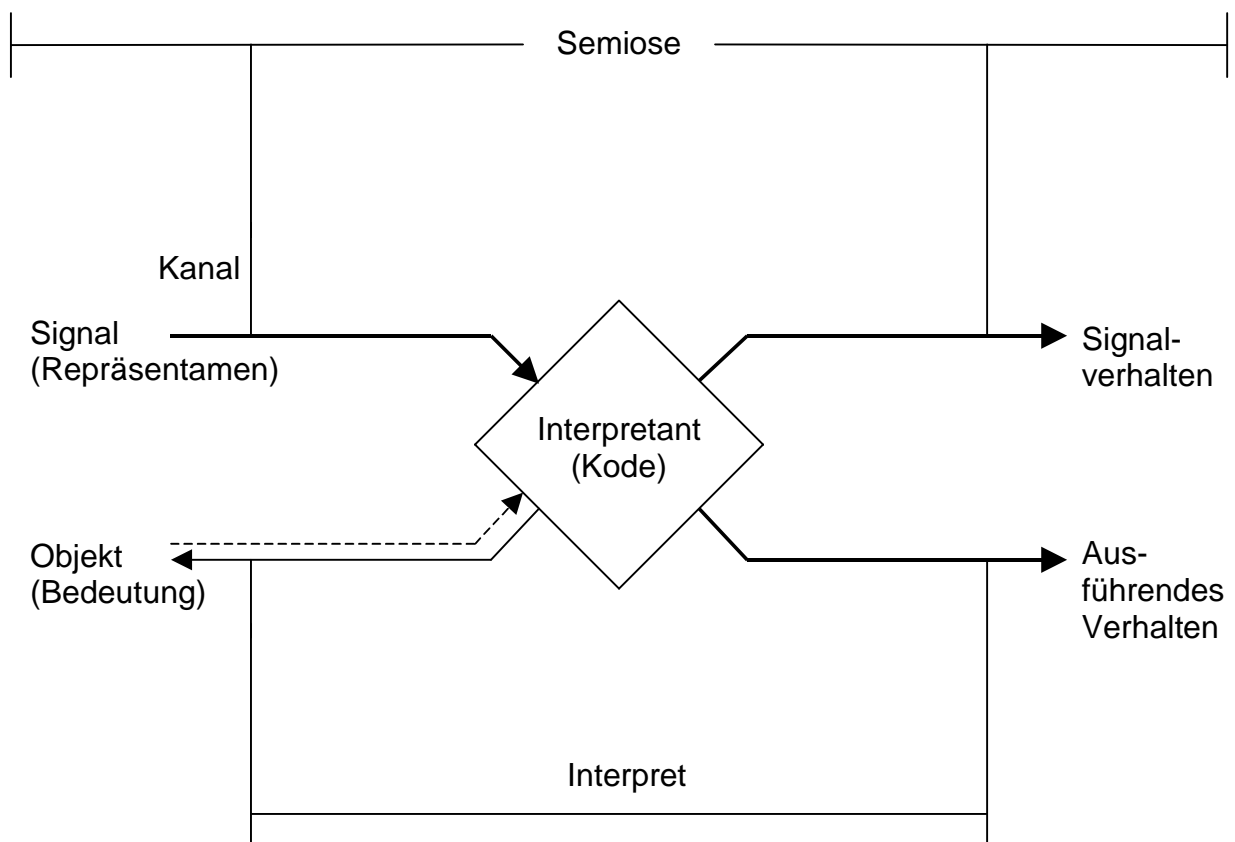


Abbildung 10: Grundstruktur der semiotischen Matrix (nach Krampen 1997: 252)

Durch den Interpretanten, den Kode nach dem der Interpret die Semiose vollzieht, wird die Zeichenbeziehung aktualisiert. Die Beziehung zwischen Interpret und Signal kann nur durch einen Kanal vermittelt werden, der auf der Oberfläche des Interpreten lokalisiert ist und somit Kontakt zur Umwelt herstellt. Der Zeichenprozess hat nach außen hin effektive Konsequenzen, die sich in signalerzeugendes Verhalten und solches ohne Kundgabeabsicht unterteilen lassen.

Dieses vereinfachte Schema entwickelt KRAMPEN weiter, so dass zur vollständigen Beschreibung einer Semiose 14 Elemente notwendig werden, die unten tabellarisch aufgeführt und mit Hilfe einer Kurzdefinition näher bestimmt sind (Abbildung 11). Genauere Erläuterungen finden sich im folgenden Kapitel an geeigneter Stelle. Innerhalb des Organismus des Interpreten liegende Elemente werden zur Verdeutlichung in Klammern gesetzt.

Element	Kürzel	Kurzdefinition
Semiose; semiotischer Prozess als Ganzes	Z	Der semiotische Prozess Z verbindet Zeichen- und Objektbezug mit den Verhaltenskonsequenzen.
Organismus des Interpreten	(O)	Jeder semiotische Prozess durchläuft den Organismus eines Interpreten (O).
Interpretandum, Signal	S	Zu unterscheiden von der Semiose Z ist das materielle Zeichenvehikel S, das von außerhalb (O) stammt.
Kanal	Ch	Ein Kanal außerhalb (O) schafft die materiellen Voraussetzungen zur Wahrnehmung von S.
Signifikant	(Rs)	(Rs) ist die Transformation von S durch einen Rezeptor in eine Repräsentation von S in (O).
Interpretant	(I)	Der Interpretant (I) ordnet dem Signifikant (Rs) gemäß einem Kode seine Bedeutung (Rg) zu.
Signifikat	(Rg)	Die Repräsentation des Objektes in (O) stellt die Bedeutung des Signifikanten (Rs) dar.
Interpretatum, Objekt	G	Z nimmt unmittelbar Bezug auf ein Objekt G außerhalb von (O). Es muss nicht materiell gegeben sein.
Fähigkeit zu ausführendem Verhalten	(Rbg)	Konsequenz des Interpretationsprozesses von S in (O) ist eine veränderte Fähigkeit zu ausführendem Verhalten BG.
Fähigkeit zu Signalverhalten	(Rsg)	Konsequenz des Interpretationsprozesses ist eine veränderte Fähigkeit zu signalerzeugendem Verhalten SG.

Element	Kürzel	Kurzdefinition
Ausführendes Verhalten	BG	Z führt zu offenkundigem und wahrnehmbarem Verhalten außerhalb von (O), das in Beziehung zu G steht.
Signalerzeugendes Verhalten	SG	Z kann zur Produktion eines kommunikativen Zeichens für einen Empfänger führen, dem Signalverhalten.
Äußerer Kontext	C	Die Gesamtheit aller Einflussfaktoren auf Elemente der Semiose außerhalb (O) stellt den äußeren Kontext dar.
Innerer Kontext	(c)	Alle Einflussfaktoren auf Elemente der Semiose innerhalb (O) bilden den inneren Kontext.

Abbildung 11: Die 14 Elemente einer Semiose (nach Krampen 1997)

2.3.2 Die semiotische Matrix

Mit den aufgeführten Elementen ergibt sich nach KRAMPEN folgende Definition eines semiotischen Prozesses:

Eine Semiose Z ist ein Vorgang, bei dem durch den Kanal Ch ein Interpretandum S aufgenommen und als Signifikant (R_s) im Organismus des Interpreten (O) repräsentiert wird; dadurch ist das Interpretandum S auf das Interpretatum G bezogen. Der Signifikant (R_s) wird durch den Interpretanten (I) mit dem Signifikat (R_g) verbunden, der wiederum das Interpretatum G im Organismus des Interpreten (O) repräsentiert. Somit ist die triadische Relation eines Zeichens gegeben. Vermittelt durch den Interpretanten (I) verursacht dieser Prozess, der Repräsentationen und Beziehungen konstituiert, Fähigkeiten zu ausführendem (R_{bg}) und zu signalerzeugendem Verhalten (R_{sg}). Dabei meint ‚ausführend‘ wahrnehmbare Verhaltensänderungen, die nicht primär als Signale an einen Empfänger gerichtet sind. Beide Fähigkeiten verweisen auf das Interpretatum G und terminieren in offenkundiges ausführendes Verhalten BG beziehungsweise signalerzeugendes Verhalten SG . Letzteres bringt Interpretanda für einen weiteren semiotischen Interpretationsprozess hervor. Jede Semiose Z ist umgeben von anderen Semiosen und ist eingebettet in einen Kontext C außerhalb (O) und einen inneren Kontext (c). Diese komplexe Definition wird in der semiotischen Matrix (Abbildung 12) graphisch dargestellt.

Wie das Flussdiagramm zeigt, beginnt eine Semiose Z mit dem kanalvermittelten Wahrnehmen eines Interpretandum S . Zwischen dem Interpretandum S und dem Interpretatum G besteht eine zugeschriebene Beziehung der Form ‚ S steht für G ‘. Sowohl

S als auch G liegen außerhalb des Organismus des Interpreten (O), dessen Grenzen durch die beiden vertikalen Linien angedeutet sind.

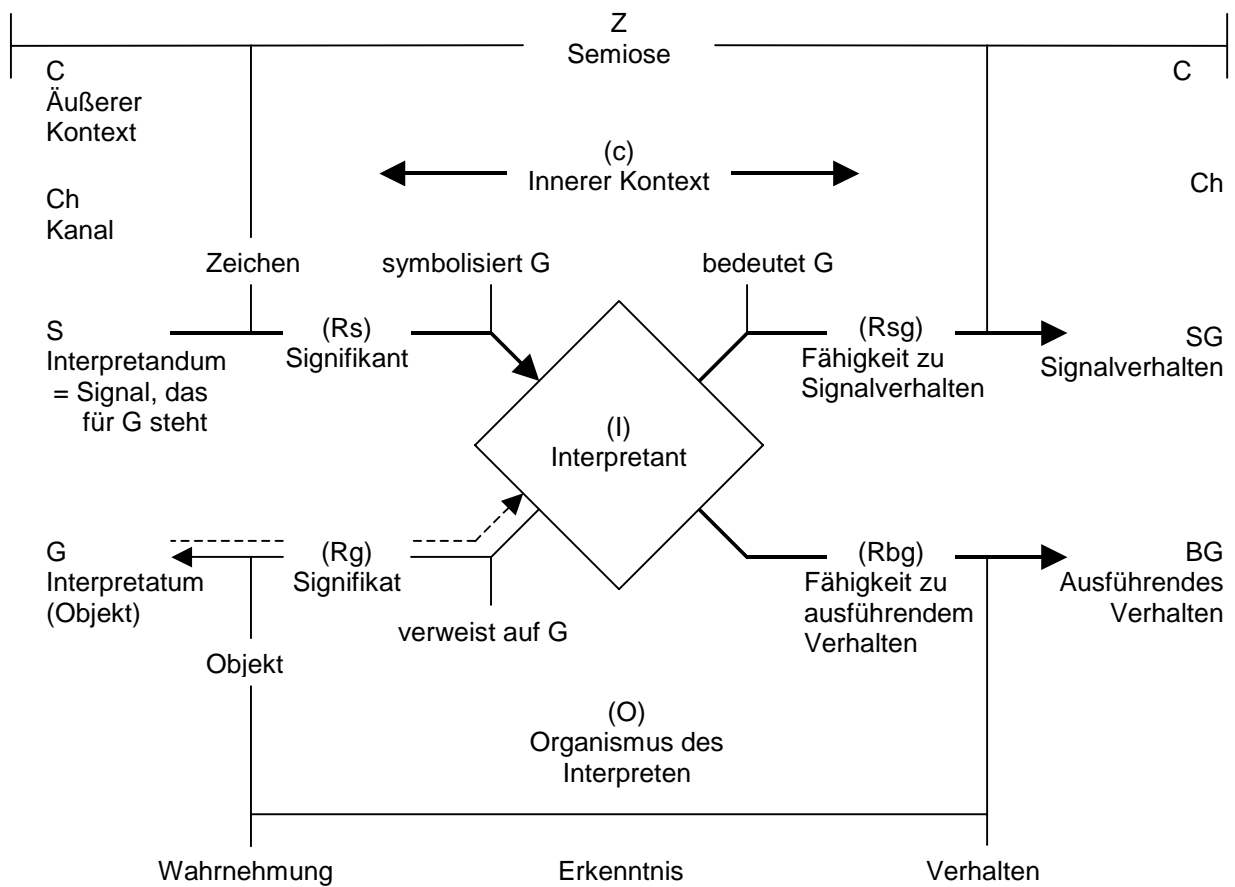


Abbildung 12: Die semiotische Matrix (aus Krampen 1997: 252)

Nimmt der Organismus das Interpretandum S wahr, so wird es im Organismus des Interpretieren (O) als Signifikant (Rs) repräsentiert. Das Segment [(S), (Rs)] lässt sich auch als ‚Zeichen‘ benennen. Die oberste horizontale Linie zeigt die Semiose als Ganzes Z an und umfasst deren äußeren C und inneren (c) Kontext. Vom Signifikanten (Rs) setzt sich die Semiose über den Interpretanten (I) zum Signifikat (Rg) fort und findet ein Ende im Objekt G außerhalb von (O). Dabei stellt (Rg) die Repräsentation von G innerhalb des Organismus des Interpretieren (O) dar. Einige Autoren fassen den Komplex [(Rg), G] zum ‚Objekt‘ zusammen.

Für die „Symbolisierung“ des Interpretatum G steht der Komplex [S, (Rs), (I)], für den „Bezug“ auf G der Komplex [(I), (Rg)]. Im Gegensatz zu der von einem Außenstehenden zugeschriebenen Beziehung „S steht für G“, handelt es sich bei den Abschnitten [S, (Rs), (I)] und [(I), (Rg), G] um kausale bedeutungstiftende Beziehungen. Die unterbrochene Linie von G über (Rg) zu (I) deutet darauf hin, dass ein Interpretatum G in irgendeiner

Form wahrgenommen worden und diese Wahrnehmung in (O) präsent sein muss, damit eine kausale Beziehung bestehen kann.

Als Konsequenz der Semiose kann eine Fähigkeit zu ausführendem Verhalten – oder auch „Gebrauchsverhalten“ (Tembrock 1971) – resultieren. Dieses wird durch das Kürzel (Rbg) bezeichnet, denn es umfasst projizierte innere Repräsentationen des offenkundig ausgeführten Verhaltens BG, das vermittelt durch Effektoren außerhalb des Organismus (O) abläuft. Bei weniger differenzierter Betrachtung ließe sich der Komplex [(Rbg), (BG)] auch als ‚Verhalten‘ zusammenfassen. Andererseits kann eine Semiose auch die Fähigkeit zu Signalverhalten (Rsg) konstituieren. Diese Fähigkeit umfasst die Phase der Projektion eines Interpretandum SG, das anschließend mittels eines Effektors in einen Kanal Ch außerhalb des Organismus des Interpreten (O) gelangt.

Vor dem Bereich zwischen den vertikalen Linien der semiotischen Matrix findet die Wahrnehmungsphase statt, danach äußern sich die Konsequenzen der Semiose im Verhalten; dazwischen vermitteln die Prozesse der Semiose, die in höheren Organismen als ‚Erkenntnis‘ bezeichnet werden. Schließlich sind der innere Kontext (c) innerhalb (O) und der äußere Kontext C im Bereich außerhalb dargestellt.

Somit ist eine vollständige, allgemeine Verlaufsbeschreibung der Semiose gegeben. Vor diesem theoretischen Hintergrund lässt sich nun die Vermutung überprüfen, die menschliche Fortpflanzung lasse sich als eine Serie von semiotischen Prozessen beschreiben, die sich auf verschiedenen Ebenen abspielen. Dabei richtet sich der Fokus der vorliegenden Arbeit auf den zellulären Anteil der Fortpflanzung (siehe 3); besonders der Befruchtungsvorgang und die Aktivierung des embryonalen Genoms sollen auf ihre semiotische Bedeutung hin untersucht werden, um diesen Abschnitt der menschlichen Fortpflanzung anschließend in den Gesamtzusammenhang integrieren zu können.

Unter ‚Embryonalperiode‘ wird im Folgenden der Zeitraum der pränatalen Entwicklung von der Befruchtung bis zum Abschluss der Organogenese verstanden; der Keim wird in dieser Periode als ‚Embryo‘ bezeichnet.

2.4 Naturwissenschaftliche Grundlagen des gameto-embryonalen Übergangs

Im Folgenden werden ausgewählte und für die semiotische Interpretation bedeutsame Erkenntnisse dargestellt, um das Fundament für die anschließende Analyse zu legen. Viele molekulare Abläufe im Zusammenhang mit dem gameto-embryonalen Übergang wurden am Tiermodell erarbeitet; obwohl speziesspezifische Variationen bestehen (Gilbert 1997) hat sich wiederholt gezeigt, dass die prinzipiellen Mechanismen bei Säugern weitgehend übereinstimmen (Schneider und Brueckner 2000). Da für die folgende Untersuchung nur diese von Interesse sind und nur vergleichbar wenige Erkenntnisse zum gameto-embryonalen Übergang beim Menschen vorliegen, werden zumeist Forschungsergebnisse über Modellorganismen wie den der Maus zugrundegelegt.

2.4.1 Bewertung von Keimzellen und Keimbahn

Gameten sind das biologische Bindeglied zwischen Eltern und Kind; sie werden während der Gametogenese gebildet, die endosemiotisch in den Organismus eingebunden ist: Hormone, direkte Zellinteraktionen und andere Umgebungsfaktoren beeinflussen den Differenzierungsprozess der Urkeimzellen. Besonders deutlich werden diese Faktoren, wenn Noxen zu funktionsunfähigen Keimzellen führen oder Regulationsmechanismen versagen – beispielsweise bei der Entstehung der destruierenden Blasenmole (Kaufmann et al. 2002: 480ff.; Suarez 1990).

Das gesamte Prinzip des vielzelligen, komplexen menschlichen Organismus wird bei Frau und Mann in der Gametogenese gleichsam auf jeweils eine Zelle „heruntertransformiert“. Jede dieser Zellen ist für sich allein nur kurze Zeit lebensfähig. Verschmelzen jedoch eine Oozyte und ein Spermium, so entsteht die erste Zelle eines neuen Menschen, die sich durch selbst vollzogene Interpretation der übermittelten Information, die in den jeweiligen haploiden Chromosomensätzen enthalten war, entwickeln und schließlich zu einer Person werden kann.

Diese „Transformation“ hat sich evolutionär beim Übergang von Einzellern zu sich geschlechtlich fortpflanzenden vielzelligen Individuen herausgebildet: Dabei lässt sich in der „Embryonalentwicklung eine schon frühzeitig vollzogene, strikte Trennung nachweisen, und zwar zwischen einerseits den **Ursomazellen** (...) und andererseits den **Keimbahnzellen**, die sich alle in Urkeimzellen und letztendlich Gameten aufteilen, aber niemals zu Somazellen werden (Abbildung 13). Bei einer solchen Sonderung (...) sind im Rahmen einer ausschließlich geschlechtlichen Fortpflanzung nur die Zellen der Keimbahn

(ähnlich wie bei den meisten *Protozoen* die ganzen Individuen) potentiell unsterblich“ (Hauenschild 1993: 64f.).

WEISMANN war einer der ersten, der diese Zusammenhänge in seiner Keimplasma-Theorie beschrieb. Er postulierte, dass sich im Zellkern ein Stoff als Träger der Vererbung befindet und prägte den Begriff der „Keimbahn“ (Weismann 1902: 450). Zusammen mit anderen Erkenntnissen der modernen Biochemie und Genetik führte diese Erkenntnis zu einer Art genetischem Reduktionismus. DAWKINS (1976) setzt die Bedeutung der genetischen Infor-

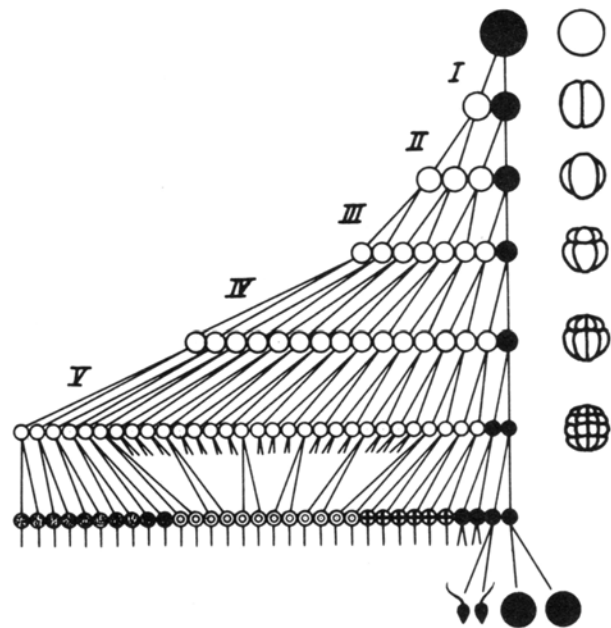


Abbildung 13: Schema der Sonderung von Soma (hell) und Keimbahn (schwarz) (aus Hauenschild 1993: 65)

mation absolut und betrachtet den lebenden Organismus als Werkzeug seiner Gene. Diese Interpretation wird sich im Folgenden als zu einseitig herausstellen!

Um die semiotische Struktur der menschlichen Fortpflanzung korrekt zu analysieren, ist zunächst die treffende Bewertung der Keimzellen von entscheidender Bedeutung. Denn die Vereinigung zweier Zellen in der Syngamie zeigt eine ontologische Problematik auf, bei der drei Interpretationen in Betracht kommen:

- Prinzipiell könnte das Spermium als Entität fortbestehen und die Entität der Eizelle würde aufhören zu existieren oder umgekehrt. Gewichtet man aus bestimmten Gründen das Spermium höher, ließe sich die erste Position vertreten; beispielsweise wurde kurzzeitig im Spermium der Sitz der Seele vermutet (van Leeuwenhoek 1685: 1126).
- Heute wird die Interpretation der weiterbestehenden Entität der Eizelle favorisiert, da die Oozyte wesentlich größer ist und ihr Zytoplasma den zur weiteren Entwicklung notwendigen zellulären Apparat beinhaltet. Dem Sprachgebrauch zufolge wird das Ei durch die Befruchtung mit einer Samenzelle zum ‚befruchteten Ei‘. Die Entität der Oozyte bestünde also über den Prozess der Befruchtung hinaus fort und lediglich ihre Eigenschaft würde sich ändern. Fasst man diese Sicht in semiotische Begriffe, so empfinde die Eizelle als Interpret (O) das Spermium als Zeichen S und würde es im Verlaufe des semiotischen Prozesses nach ihrem Interpretanten I verarbeiten. Analy-

siert man diese Zuordnung im allgemeinen Modell nach KRAMPEN genauer, so lassen sich starke Argumente für diese Auffassung finden (siehe 3). Dabei ist aber etwas problematisch, dass sich die Zygote kontinuierlich zu einer menschlichen Person entwickelt und diese Entwicklung zumindest zu Beginn als Interpretationsleistung der Eizelle gedeutet werden müsste.

- Bewertet man diese Kontinuität sehr hoch, gelangt man zu der dritten ontologischen Lösung: „Samen und Ei gehen eigentlich keine Vereinigung ein, sondern hören auf zu existieren und führen zu einem neuen Lebewesen.“ (Schwarz 1992: 92)

Die Philosophin und Schriftstellerin Simone DE BEAUVOIR hatte bereits vor über 50 Jahren diese dritte gleichberechtigte Sicht der männlichen und weiblichen Keimzelle vertreten, um damit Analogien zwischen angeblichen biologischen Tatsachen und der vermeintlich gesollten sozialen Ordnung die Basis zu entziehen:

„Bei manchen Algen und einigen Pilzen sind die Zellen, die sich zur Erzeugung des Eies zusammenfinden, identisch; diese Fälle von Isogamie sind beachtenswert, insofern sie die ursprüngliche Gleichwertigkeit der Gameten bekunden; im allgemeinen sind sie differenziert, aber ihre Analogie bleibt erstaunlich. Spermatozoen und Eier sind das Ergebnis der Entwicklung von ursprünglich identischen Zellen: die Entwicklung der ursprünglich weiblichen Oocyten weicht hinsichtlich protoplasmatischer Erscheinungen von der der Spermatozoen ab, **aber die Phänomene des Zellkerns sind offensichtlich die gleichen.** (...) Wichtig ist, daß bei dieser Vereinigung keiner der Gameten ein Vorrecht vor dem anderen besitzt: alle beide geben ihr Eigenleben auf, das Ei absorbiert ihre gesamte Substanz. (...) Männliche und weibliche Gameten verschmelzen zusammen im Ei; zusammen gehen sie unter in ihrer Totalität. Es ist falsch zu behaupten, daß das Ei gierig den männlichen Gameten verschlingt und ebenso falsch, zu sagen, daß dieser sich siegreich die Reserven der weibliche Zelle aneignet, da eines wie das andere in dem Akt der Verschmelzung sein Eigenleben aufgibt.“ (de Beauvoir 1951: 33-36; Hervorhebung durch den Autor)

Würde der aktuelle Stand der Forschung die biologischen Prämissen der Argumentation bestätigen, wäre dieser beachtenswerten Analyse zuzustimmen.

Neben den bekannten zytoplasmatischen Unterschieden zwischen den Gameten belegen jedoch neuere Publikationen, dass auch die „Phänomene des Zellkerns“ bei Oozyte und Spermium sich nicht völlig entsprechen (Mayer et al. 2000a). Diese Erkenntnisse werden für eine differenzierte Bewertung der Gameten von großer Bedeutung sein, denn sie erschließen eine modifizierte Sicht auf die Rolle der Eizelle und unterstreichen die Vorzüge einer biosemiotischen Betrachtungsweise. Die Oozyte vollbringt eine Interpretationsleistung, deren Komplexität bei der Übertragung des gameto-embryonalen Übergangs auf das allgemeine Modell semiotischer Prozesse nach KRAMPEN besonders

deutlich wird. In den folgenden fünf Unterpunkten werden zunächst die relevanten medizinischen Forschungsergebnisse dargestellt, um sie anschließend zusammenhängend interpretieren und diskutieren zu können (siehe 3).

2.4.2 Kohabitation, Spermienaszension und -kapazitation

Die sexuelle Reaktion (Masters und Johnson 1970) darf – wie bereits erwähnt wurde – nicht auf eine biologische Funktion reduziert werden, denn sie stellt ein ganzheitliches Erleben dar, das alle Systemebenen durch Abwärts- und Aufwärtseffekte mit einbezieht. In diesem Rahmen kann die menschliche Fortpflanzung ablaufen, wenn die Gameten als Ergebnis der „Heruntertransformation“ auf die zelluläre Ebene in einem semiotischen Prozess zur Entstehung eines Embryo führen.

Kohabitation

Im Augenblick der Ejakulation vermischt sich das Prostatasekret mit dem Inhalt der Samenleiter und Samenbläschen und wird durch das Zusammenziehen der Beckenbodenmuskulatur durch die Harnröhre gepresst und im weiblichen Genitaltrakt deponiert. Das Sperma koaguliert unmittelbar nach verlassen der *Urethra*, wird aber innerhalb weniger Minuten wieder flüssig; das leicht alkalische Milieu des Ejakulats fördert die Motilität der Spermien (Deetjen und Speckmann 1994).

Spermienaszension

Der Beginn der Aszension wird durch das Eintauchen der *Portio* in den sogenannten „Spermien-Pool“ (Masters und Johnson 1970) unterstützt. Der in den Krypten der *Cervix uteri* sezernierte Zervikalmukus erfüllt durch die zyklusabhängig wechselnde Zusammensetzung eine Selektionsfunktion: Unter Progesteroneinfluss ist er zähflüssig und stellt für die Spermien eine Barriere

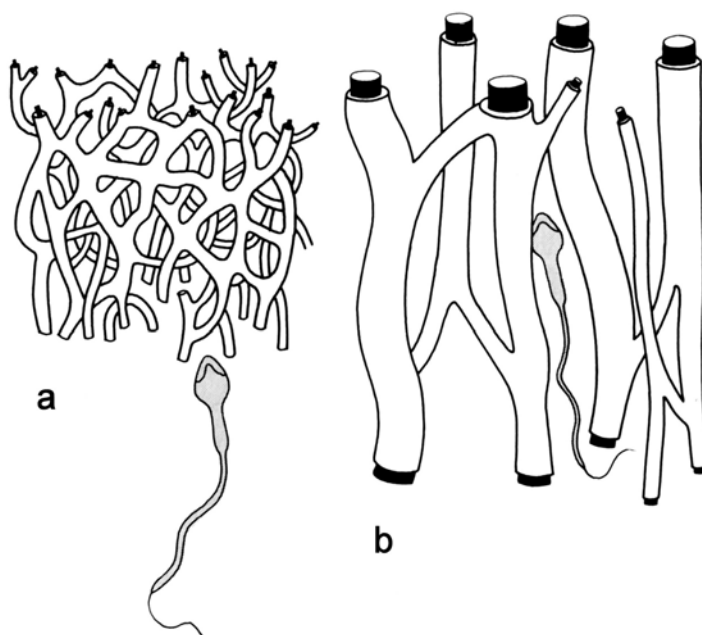


Abbildung 14: Zyklusabhängige Veränderungen des zervikalen Mukus (aus Knörr et al. 1989: 141)

dar (Abbildung 14a). Im periovulatorischen Konzeptionsoptimum dagegen besteht der Zervixschleim unter dem Einfluss hoher Östrogenspiegel neben fibrillären Glykoproteinen und anderen löslichen Stoffen zu 95% aus Wasser. Diese Konsistenzänderung lässt den Mukus spinnbar werden – was als wichtiges diagnostisches Kriterium dient – und ermöglicht den Spermien eine uteruswärts gerichtete, linear progressive Bewegung (Abbildung 14b). Nur bei dieser Zusammensetzung besitzen die Spermien eine optimale Penetrationsfähigkeit und bereits ein bis zwei Tage nach der Ovulation können sie den Zervikalkanal nicht mehr passieren. Zusätzlich erfüllen die Zervixkrypten eine Speicherfunktion; in diesem Milieu können Spermatozoen mehrere Tage befruchtungsfähig bleiben, wobei die Speicherkapazität von der Kryptengröße und der Zyklusphase abhängig ist (Kaufmann et al. 2002).

Bereits wenige Minuten postkoital können Spermien im *Cavum uteri* nachgewiesen werden und setzen von dort die Aszension zu den Tuben fort, wobei ihre Eigenbeweglichkeit durch Kontraktionen des Myometriums erheblich unterstützt wird (Bulletti und de Ziegler 2005). Möglicherweise wird diese aktive Transportfunktion des weiblichen Genitaltrakts durch Prostaglandine des Ejakulats ausgelöst (Asboth et al. 1996). Als Fortbewegungsmedium dient die uterine Flüssigkeit, die zum Zeitpunkt der Ovulation ihr maximales Volumen erreicht hat.

Im isthmischen Teil der Tube hat sich die Zahl der Spermien von anfänglich $40 - 600 \cdot 10^6$ auf ungefähr 1000 verringert; zum Ort der Befruchtung – der *Ampulla tubae uterinae* – gelangen nur noch etwa 200 Spermatozoen (Kaufmann et al. 2002). Bei dieser effektiven Selektion wird über die notwendige hohe Motilität sichergestellt, dass keine schwer missgebildeten Spermien zur Befruchtung gelangen, zumal dem Zentrosom des Spermiums eine bedeutende Rolle (siehe 2.4.5) bei der weiteren Entwicklung zukommt (Palermo et al. 1997).

In jedem Ovarialzyklus beginnen mehrere Follikel mit der Entwicklung, nur einer erreicht jedoch die volle Reife. Zum Zeitpunkt der Ovulation stülpt sich der Fimbrien-trichter der Tube über den *Cumulus oophorus* und transportiert das Ei mit Hilfe der rhythmisch schlagenden Zilien in Richtung *Uterus*. Bis zu 24 Stunden nach der Ruptur des GRAAFschen Follikels bleibt die Oozyte befruchtungsfähig.

Die zielgerichtete Wanderung der Spermatozoen zur Eizelle wird durch eine Reihe von Substanzen ermöglicht (Spehr et al. 2003). Wenngleich die chemotaktische Steuerung der Spermien in ihren Details beim Menschen nicht erschöpfend geklärt ist, so scheinen doch hitzestabile Proteine aus der Flüssigkeit des rupturierten Follikels und aus

Sekretionsprodukten der *Cumulus*-Zellen für die Steuerung verantwortlich zu sein. Als Mechanismus im Spermium werden Veränderungen der intrazellulären Ca^{2+} -Konzentration diskutiert. Während bei anderen Spezies möglichst viele männliche Gameten den Weg zum Ei finden sollen, ist das Ziel bei Säugern eher in einer weiteren Auswahl reifer Spermien zu sehen (Eisenbach 1999: 56). Hat beim Menschen die Ovulation noch nicht stattgefunden, so verharrt die Mehrzahl der Spermien an die Mukosa gebunden (Suarez 2001) im *Isthmus* der Tube und immer nur ein Teil durchläuft die Kapazitation (Abbildung 15). Kommt es nun während des Eisprungs zum Freiwerden chemotaktisch wirksamer Substanzen, so werden fast ausschließlich diese Spermien rekrutiert (Eisenbach 1999).

In der endgültigen Auswahl eines einzigen Spermiums durch die Befruchtung und der damit verbunden Festlegung auf eine genetische Kombination zeigt sich eine Analogie zum interpersonalen Geschehen der Partnerwahl (siehe 4.2). Zugleich findet dieser auf sozialer Ebene begonnene Prozess eine biologische Fortsetzung und im generativen Kontext letztlich seinen endgültigen Abschluss.

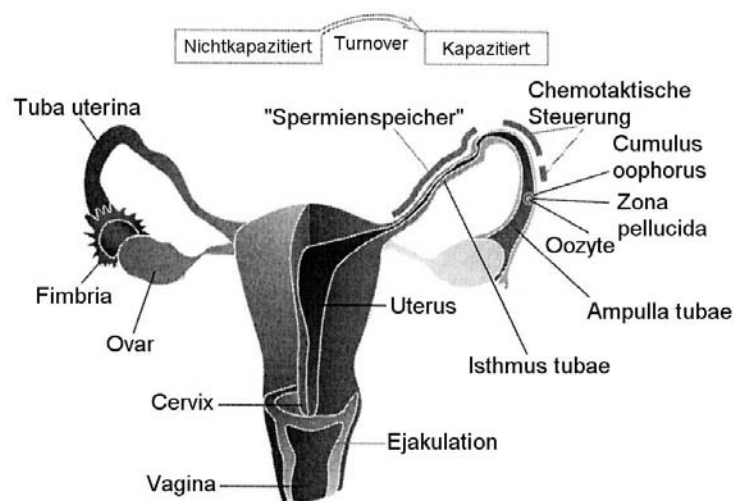


Abbildung 15: Spermienaszenzion im weiblichen Genitaltrakt (nach Eisenbach 1999: 60)

Bei der Aszenzion wird also nicht nur der räumliche Kontakt der Gameten hergestellt und die Qualität des befruchtenden Spermiums gesichert, sondern auch der soziale Selektionsprozess auf biologischer Ebene fortgesetzt; während der Verweilzeit im weiblichen Genitaltrakt findet außerdem eine zur erfolgreichen Befruchtung unbedingt notwendige Modifikation der Spermien statt – die Kapazitation.

Kapazitation

Um an die *Zona pellucida* binden und anschließend die Akrosomreaktion vollziehen zu können, müssen Spermien den physiologischen Vorgang der Kapazitation (Austin 1952, 1985; Chang 1951) im weiblichen Genitaltrakt durchlaufen. Unmittelbar nach der Ejakulation sind die Spermien durch die Vermischung des samenhaltigen Nebenhodensekrets mit Seminalplasma aus Prostata und Bläschendrüssen von akrosomstabilisierenden Glykoproteinen und Akrosominhibitoren umgeben, die dekapazitierend

wirken (Fraser et al. 1990). Vermutlich sind alle Faktoren, die für die Kapazitation notwendig sind, in der Follikelflüssigkeit enthalten.

Obwohl die molekularen Abläufe noch nicht gänzlich geklärt sind, so scheinen doch vier Modifikationen nach Entfernung der inhibierenden Faktoren von großer Bedeutung zu sein:

- Durch proteinvermittelte Extraktion von Cholesterin wird die Lipidzusammensetzung der Zellmembran so verändert, dass die Membranfluidität stark zunimmt (Davis 1981). Dies ist vor allem im Hinblick auf eine mögliche Membranfusion mit der Oozyte von Bedeutung.
- Weiter werden bestimmte integrale Membranproteine entfernt (Wilson und Oliphant 1987), die möglicherweise die Bindung an die *Zona pellucida* verhindern.
- Andere Proteine werden cAMP-abhängig phosphoryliert und sind im aktivierten Zustand an der Exozytose der akrosomalen Vesikel beteiligt (siehe 2.4.3).
- Schließlich wird das Membranpotential der Spermien von etwa -30mV auf -50mV stark reduziert (Zeng et al. 1995).

Neben diesen Modifikationen weisen Spermien nach Abschluss der Kapazitation eine Hypermotilität auf, die das Loslösen vom Tubenepithel der isthmischen Region erleichtert. Charakteristisch hierfür sind kräftige Flagellenbewegungen, laterales Ausschlagen des Spermienkopfes und kurze lineare Bewegungsmuster. Auch das Durchschwimmen der viskösen Tubenflüssigkeit und die Penetration des *Cumulus*-Zellverbandes und der *Zona pellucida* scheinen durch die Hyperaktivierung begünstigt zu sein (Mbizvo et al. 1990; Suarez et al. 1991).

2.4.3 Spermienbindung, Akrosomreaktion und Fusion

Der biologische Befruchtungsvorgang wird nur durch die direkte Interaktion von Spermium und Eizelle möglich. Der enge räumliche Kontakt ist dafür eine notwendige Bedingung. Über den Aufbau des Spermiums und die im Folgenden dargestellten Schritte, die letztlich zur Zellverschmelzung der Gameten führen (Wassarman et al. 2001), vermittelt Abbildung 16 einen ersten Überblick:

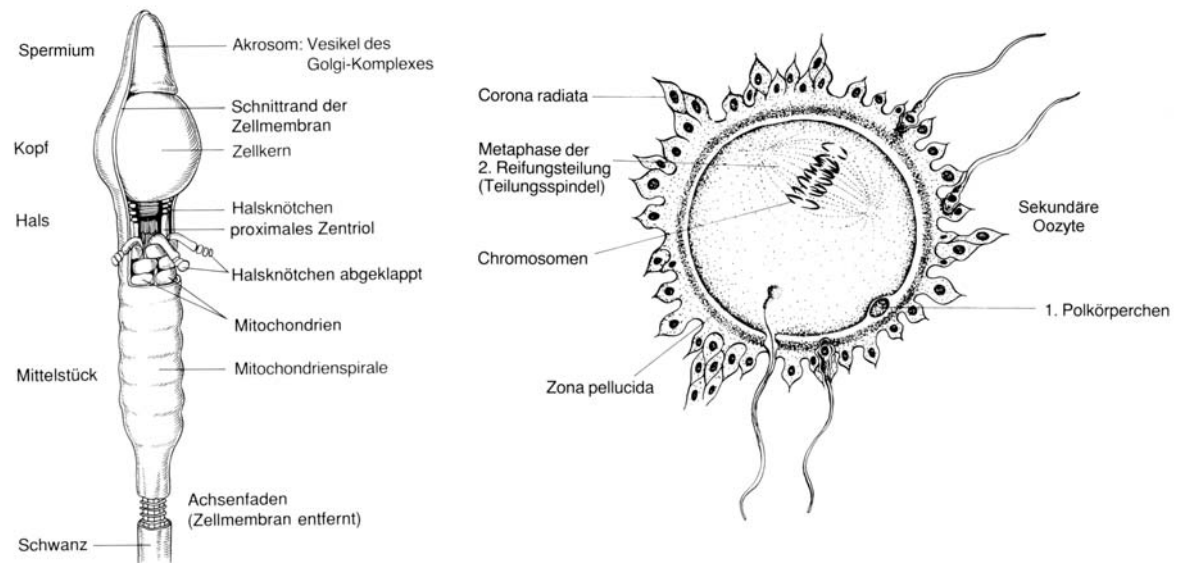


Abbildung 16: Anatomie des menschlichen Spermiums und Überblick über den Befruchtungsvorgang (aus Hirsch-Kauffmann und Schweiger 1996: 269, 276)

Spermienbindung

Nach dem Durchdringen der *Corona radiata* binden Spermien mit intaktem Akrosom zunächst an die *Zona pellucida*, welche die speziesspezifische Selektion von Spermien gewährleistet. Diese Rezeptorfunktion lässt sich in Versuchen nachweisen, bei denen die *Zona pellucida* mit Hilfe von Proteasen entfernt wird; dadurch wird die Bindung und Fusion von Gameten verschiedener Spezies ermöglicht (Yanagimachi 1984). Auf molekularer Ebene vermitteln diesen Erkennungsprozess Glykoproteine, die als Spermienrezeptoren auf der *Zona pellucida* lokalisiert sind. Bereits vor etwa 20 Jahren wurde ZP3 – eines von drei verschiedenen Glykoproteinen der *Zona pellucida* – als wesentlicher Spermienrezeptor erkannt. Die genaue speziesspezifische Struktur des ZP3 wird dabei wesentlich durch die Verteilung von Glykosyltransferasen und Glykosidasen in der heranwachsenden Oozyte bestimmt, in der das Glykoprotein synthetisiert wird. Wie viele andere Fälle von Zelladhäsion ist die Spermienbindung ein kohlehydratvermitteltes Ereignis (Gabijs 2000). Mit diesen Komponenten der *Zona pellucida* interagieren ‚Ei-bindende Proteine‘ (EBP), wobei für diese Funktion eine ganze Reihe von Enzymen (β -Galaktosyltransferase), Lectin-ähnlichen Proteinen und anderen Proteinen der Spermienoberfläche (Zonadhesin, SP56) diskutiert werden. Die hohe Spezifität dieser Bindung wird vermutlich durch eine Kombination verschiedener EBP erreicht.

Akrosomreaktion

Durch die Bindung an ZP3 wird eine Exozytose im apikalen Teil des Spermium induziert. Dort liegt das Akrosom, eine relativ große lysosomale Organelle, die zwei Drittel des Kerns bedeckt. Zwischen zwei Membranen, die am Äquator des Kopfes ineinander übergehen, beinhaltet es vom Golgi-Apparat gebildetes granuläres Material und zahlreiche Enzyme wie Hyaluronidase und die Protease Akrosin (Yanagimachi 1994). Zwei intrazelluläre Signaltransduktionswege führen letztlich zum Anstieg der freien Kalziumionenkonzentration und damit zur Akrosomreaktion (Abbildung 17):

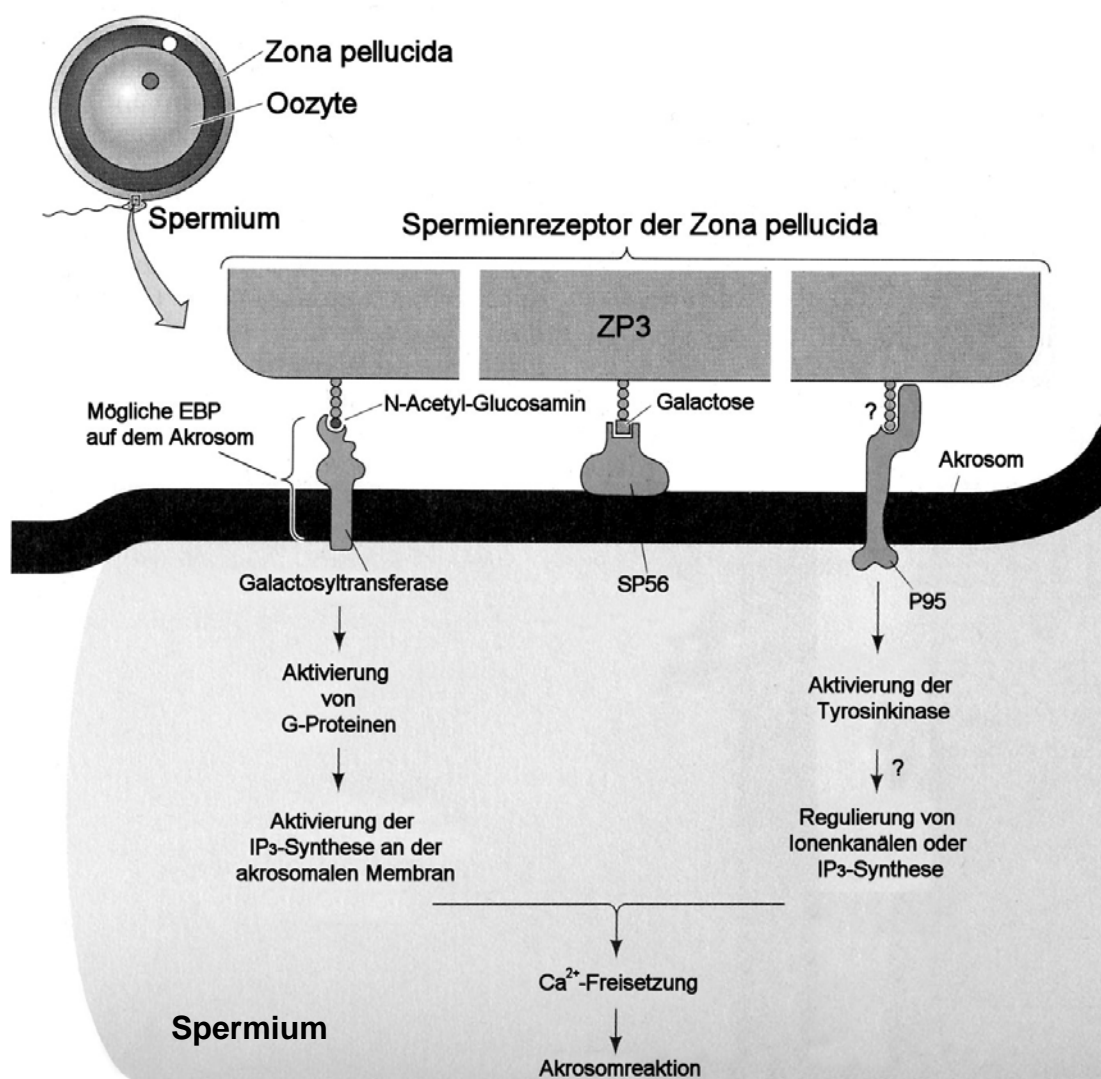


Abbildung 17: Induktion der Akrosomreaktion durch die Spermienbindung an die *Zona pellucida*
(nach Gilbert 1997: 136)

Bei der ersten Reaktionskaskade führt die Bindung von ZP3 an Galaktosyltransferase zur Aktivierung von GTP-bindenden Proteinen. Diese modulieren über eine gesteigerte IP₃-

Synthese die intrazelluläre Kalziumionenkonzentration. Auch eine rezeptorvermittelte (P95) Aktivierung der Tyrosinkinase steigert vermutlich über IP₃-Bildung und direkte Regulierung von Ionenkanälen die Konzentration freier Kalziumionen (Primakoff und Myles 2002).

Diese Veränderungen führen zur vielfachen Fusion der äußeren akrosomalen Membran mit der Plasmamembran an der Vorderseite des Spermienkopfes; durch die entstandenen Poren gelangen die akrosomalen Enzyme in den Extrazellularraum (Barros et al. 1967; Breitbart und Naor 1999) .

Erst nach abgelaufener Akrosomreaktion können Spermien mit Hilfe der freigesetzten Enzyme die *Zona pellucida* penetrieren. Dabei wirken Eigenbeweglichkeit, Proteasen und Glykosidasen zusammen (Bedford 1998), um einen schmalen Schacht in der dichten Glykoproteinschicht entstehen zu lassen, der nur wenig größer ist als der Spermienkopf. Durch diesen gelangt das Spermium in den perivitellinen Raum zwischen *Zona pellucida* und Oozytenoberfläche. Damit ist der direkte Kontakt der Gameten hergestellt. Eine schematische Darstellung dieser Abläufe zeigt Abbildung 18:

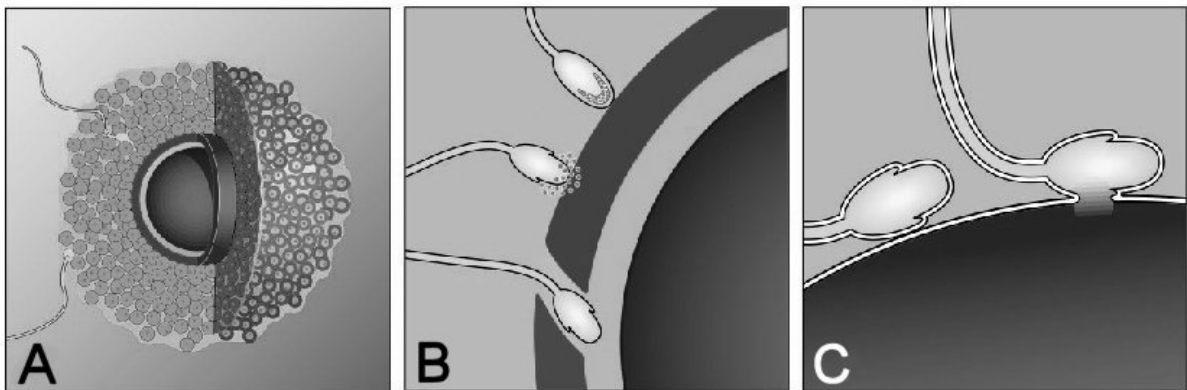


Abbildung 18: Penetration der *Cumulus*-Zellen (A); Spermienbindung, Akrosomreaktion und Durchdringen der *Zona pellucida* (B); Bindung und Fusion der Plasmamembranen (C) (aus Primakoff und Myles 2002)

Fusion

Nun ist die Fusion der Plasmamembranen möglich. Mit seiner postakrosomalen Region heftet sich das Spermium zwischen den Mikrovilli der Oozytenoberfläche an; einige der an dieser Bindung beteiligten Proteine wurden in den letzten Jahren näher in ihrer Funktion charakterisiert, wobei besonders eine Gruppe transmembraner Proteine beteiligt zu sein scheint. Nach ihrem gemeinsamen chemischen Aufbau wurde diese Proteinfamilie mit der Abkürzung ADAM benannt, die für ‚A Disintegrin And Metalloprotease‘ steht (Primakoff und Myles 2000). Fertilin- α (ADAM-1), Fertilin- β (ADAM-2) und Cyritestin (ADAM-3)

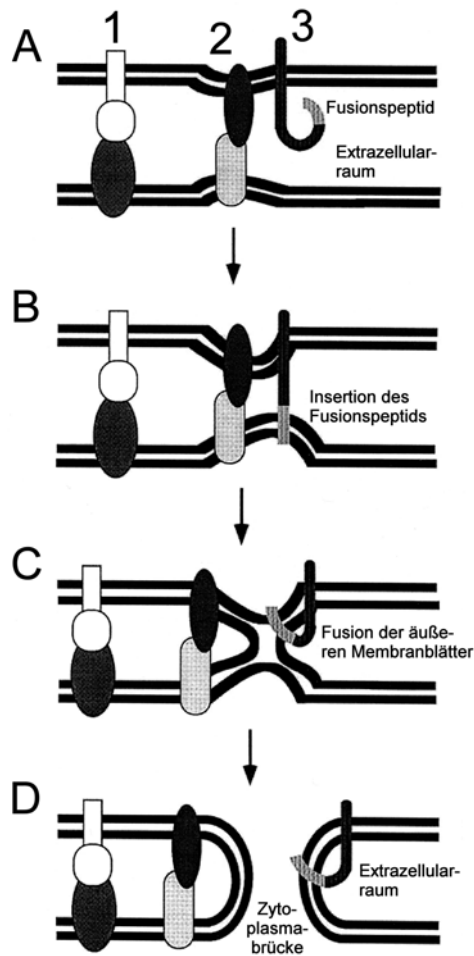


Abbildung 19: Mögliches Modell der Gametenfusion (nach Evans 2002: 306)

sind in der Plasmamembran des Spermiums enthalten und binden an Integrin auf der Oozytenoberfläche. Außerdem ist neuesten Erkenntnissen zufolge das Protein Izumo wesentlich für die erfolgreiche Fusion von Ei- und Samenzelle; dieser immunglobulin-ähnliche Bestandteil der Plasmamembran des Spermiums ist für die Bindung an das oozytäre integrale Membranprotein CD9, einem Mitglied der Tetraspanin-Superfamilie, unerlässlich (Inoue et al. 2005).

Wenn auch die genaue Bestimmung aller beteiligten Komponenten noch nicht gelungen ist, so existiert zumindest eine überzeugende Vorstellung des Fusionsmechanismus (Abbildung 19): Durch Rezeptor-Liganden-Bindungen (A 1, 2) werden die Plasmamembranen eng zusammengeführt. Ein postuliertes Fusionsprotein (A 3) enthält endständig eine hydrophobe Region – ein Fusionspeptid. Die Adhäsion induziert im Fusionsprotein eine Konformationsänderung, die dazu führt, dass die endständige hydrophobe

Domäne in die gegenüberliegende Membran eindringt (B). Über einen Zustand der ‚Hemifusion‘ (C) kommt es schließlich über die Entstehung einer Pore und deren anschließende Aufweitung zu einem gemeinsamen intrazellulären Raum (D). Da die Verteilung der einzelnen Proteine noch nicht abschließend geklärt ist, wurden die beteiligten Zellen in obigem Modell nicht gekennzeichnet (Evans 2002). Dieser Mechanismus wurde bei der Membranfusion zwischen Viren und Eukaryontenzellen entdeckt und bietet bislang die überzeugendste Erklärung für das Verschmelzen von Membranen, die mit extrazellulären Oberfläche aufeinandertreffen (Lentz et al. 2000).

Mit dem Vollzug der Fusion ist aus den beiden Gameten eine Zelle entstanden, die sich durch eine geschlossene Zellmembran gegen die Umgebung abgrenzt – die Zygote. Einen Überblick über die kaskadenartigen Reaktionsabläufe, die nur in der richtigen Reihenfolge zu diesem Ergebnis führen können, vermittelt Abbildung 20.

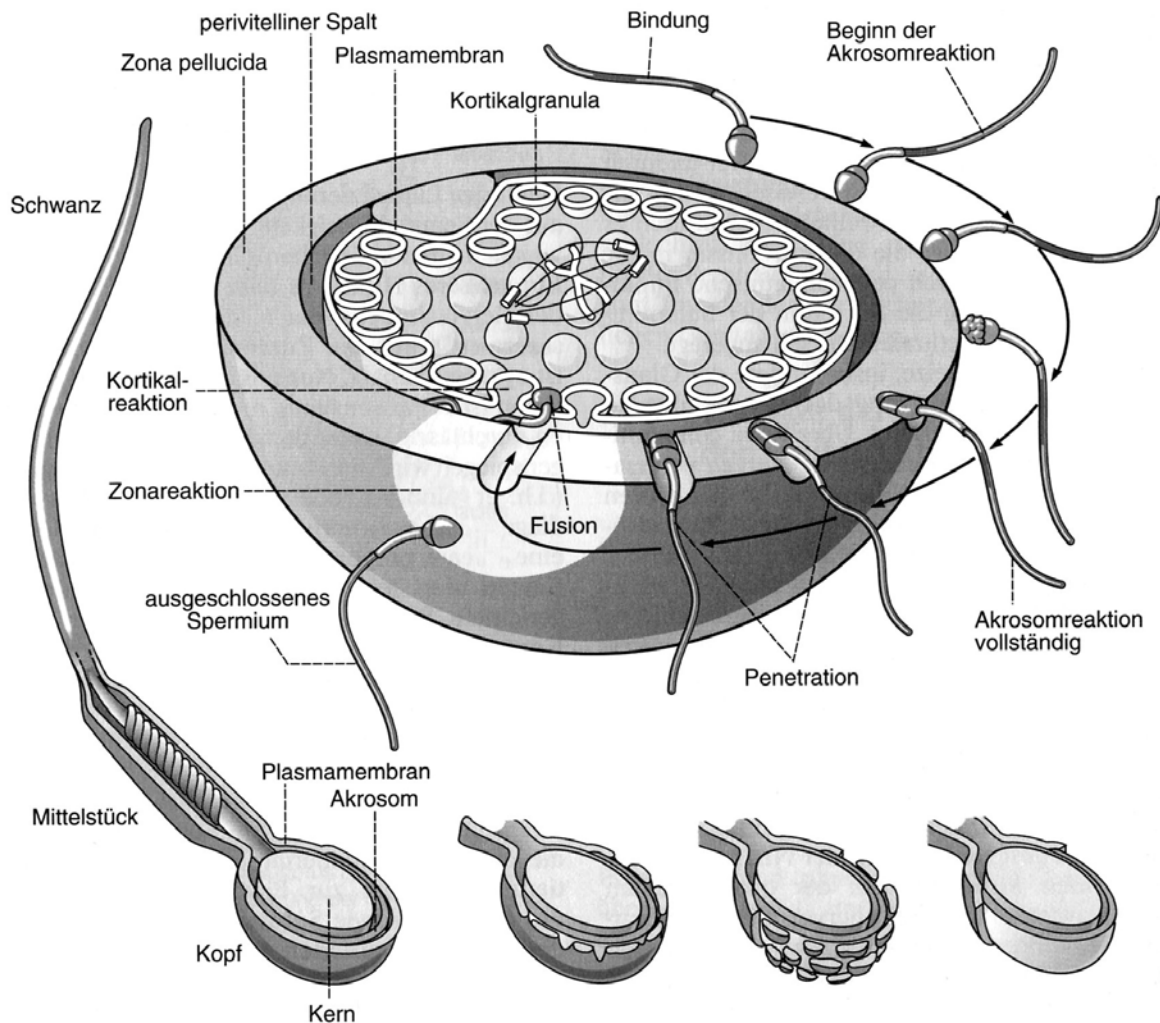


Abbildung 20: Überblicksschema der Fertilisation (aus Deetjen und Speckmann 1994: 502)

Um zu einer funktionellen Einheit werden zu können, muss unmittelbar nach der erfolgreichen Fusion jedes weitere Eindringen von Spermien verhindert werden. Außerdem werden metabolische Veränderungen beim Übergang aus dem jahrzehntelangen Ruhestadium der Oozyte zu einem sich rasant entwickelnden Organismus nötig und auch die Integration des haploiden männlichen Chromosomensatzes in einen gemeinsamen Zellkern verläuft wesentlich komplexer als lange Zeit angenommen wurde.

2.4.4 Aktivierung des Zellzyklus und Polyspermieblock

Die Aktivierung der Oozyte umfasst eine Reihe morphologischer und biochemischer Modifikationen, die unmittelbar nach der Verschmelzung der Plasmamembranen einsetzen und bis zu mehreren Stunden andauern (Yanagimachi 1994). Eine der ersten Veränderungen ist die steigende intrazelluläre Konzentration an freien Kalziumionen, die in Form oszillierender Wellen über mehrere Stunden anhält (Ducibella et al. 2002).

Dadurch wird die Exozytose kortikaler Granula ausgelöst, die als zytoplasmatische Vesikel präformiert unterhalb der oozytären Plasmamembran liegen; darin enthaltene Enzyme werden in den perivitellinen Spalt freigesetzt. Diese Stoffe modifizieren die Struktur der *Zona pellucida* und verhindern dadurch die Penetration weiterer Spermien (Kline und Stewart-Savage 1994; Sengoku et al. 1995). Zusätzlich zu diesem langsameren Polyspermieblock durch die kortikale Reaktion könnte auch bei Säugern ein schneller Block auf Ebene der Plasmamembran existieren, wie er beispielsweise bei Seeigelleiern beschrieben wird (Gilbert 1997: 141f.). Ein umlaufendes Membranpotential könnte dabei Schutz vor überzähligen Spermien im perivitellinen Raum bieten.

Zusätzlich wird die Blockade des meiotischen Reifungsprogramms der Oozyte beendet; diese befindet sich nach der Ovulation in der arretierten Metaphase der zweiten Reifeteilung. Der genaue Ablauf der daran beteiligten Signaltransduktion ist nicht abschließend geklärt; die bisher identifizierten Mechanismen lassen sich aber folgendermaßen zusammenfassen (Ben-Yosef und Shalgi 1998):

Durch Bindung und Fusion des Spermiums wird ein Anstieg der intrazellulären Kalziumionenkonzentration ausgelöst. Dies geschieht entweder rezeptorvermittelt über Modifikation von G-Proteinen – möglicherweise unter Vorschaltung eines Rezeptors mit phosphorylierten Tyrosinresten (PTK) oder über einen löslichen Faktor, der im Spermium enthalten ist. In den letzten Jahren häufen sich Hinweise für einen fusionsinduzierten Mechanismus (Runft et al. 2002; Williams 2002). Ein zunächst nur postuliertes Protein Oscillin aus dem Spermienzytoplasma wäre demnach für die niederfrequente Oszillationen der intrazellulären Kalziumionenkonzentration verantwortlich. Als erste Quelle für den Anstieg freier Kalziumionen dient das endoplasmatische Retikulum (ER), kurz darauf wird auch die Kalziumaufnahme aus dem Extrazellularraum induziert. Über kalziumabhängige Enzyme und weitere Reaktionskaskaden wird die Phosphorylierung bestimmter Proteine gesteuert, die wiederum zur Aktivierung des Zellzyklus führen. Die kortikale Reaktion wird entweder direkt über die gestiegene Konzentration an Kalziumionen ausgelöst oder über eine kalziumabhängige Proteinkinase C (PKC) vermittelt (Abbott und Ducibella 2001). Die möglichen Varianten werden in Abbildung 21 dargestellt.

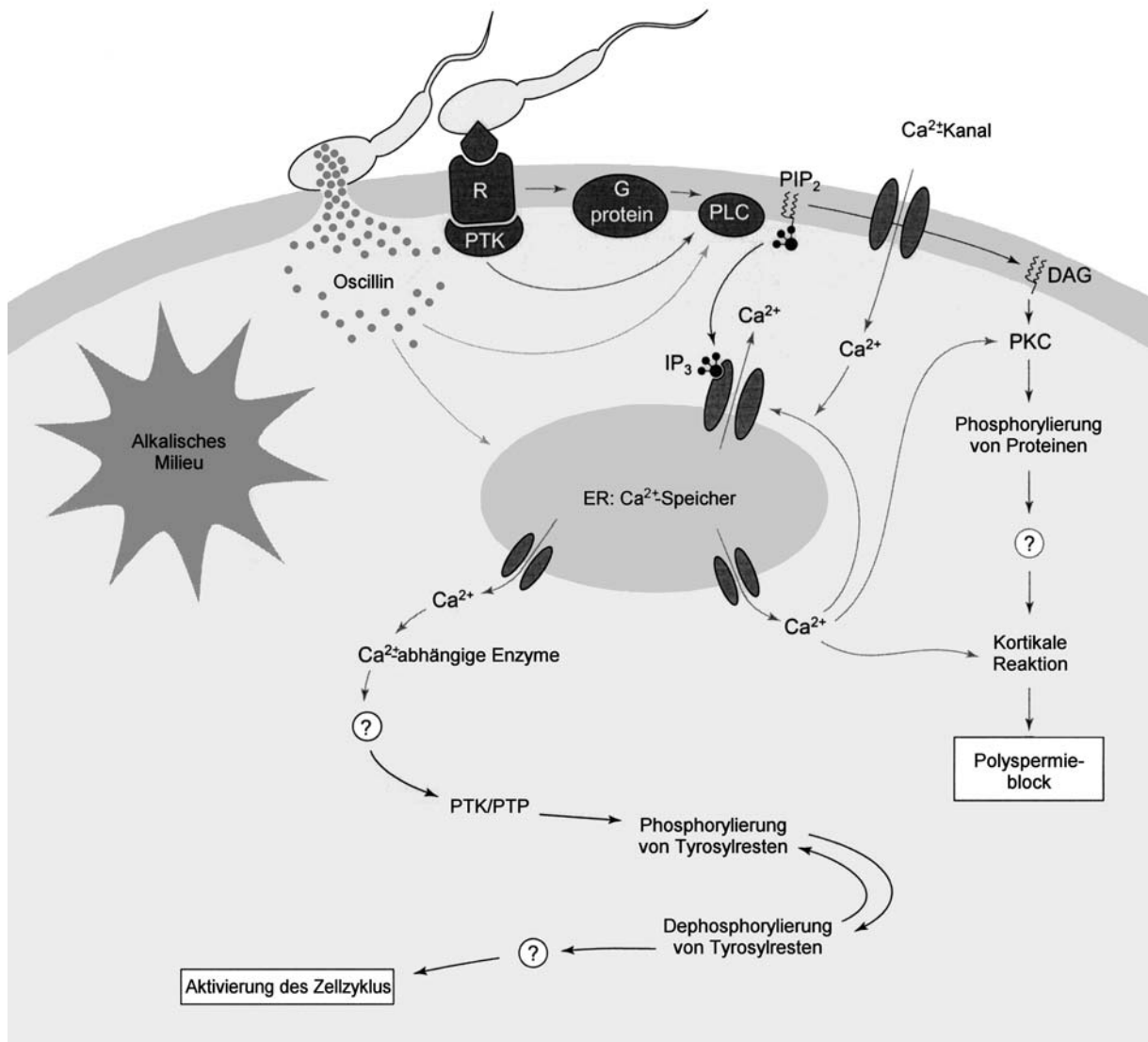


Abbildung 21: Spermieninduzierte Aktivierung des Zygotenmetabolismus (nach Ben-Yosef und Shalgi 1998: 100)

2.4.5 Vorkernbildung, Furchungsteilungen und embryonale Genomaktivierung

Durch die Fusion der Plasmamembranen gelangen der Kern des Spermiums, einige Mitochondrien aus dem Mittelstück und die Flagelle in den Intrazellularraum. Außerdem bewirken möglicherweise kleine Mengen paternaler RNA bedeutsamen Effekte im Rahmen der frühen Embryogenese (Krawetz 2005). Die Flagelle wird abgebaut; väterliche Mitochondrien werden vermutlich über eine Ubiquitin-Markierung erkannt, die sie während der Spermiogenese erhalten haben, und in Proteasomen eliminiert (Cummins 1998; Sutovsky et al. 1999). Deshalb finden sich in den embryonalen Zellen zum Zeitpunkt der Implantation ausschließlich mütterliche Mitochondrien.

Beim Menschen spielen außerdem die väterlichen Zentriolen eine bedeutende Rolle für die anschließenden Furchungsteilungen. Aus den Basalkörpern des Spermiums, den Organisationszentren der Flagelle, bilden sich die Zentriolen der befruchteten Oozyte, ohne die eine mitotische Teilung nicht möglich wäre (Abbildung 23). Doch bereits vor der ersten Zellteilung dienen sie als Organisationszentrum für die Bildung eines Systems von Mikrotubuli – der sogenannten ‚Aster‘ (Abbildung 22); erst die Formation dieser Zytoskelettstruktur bewirkt die Wanderung der Vorkerne (Palermo et al. 1997).

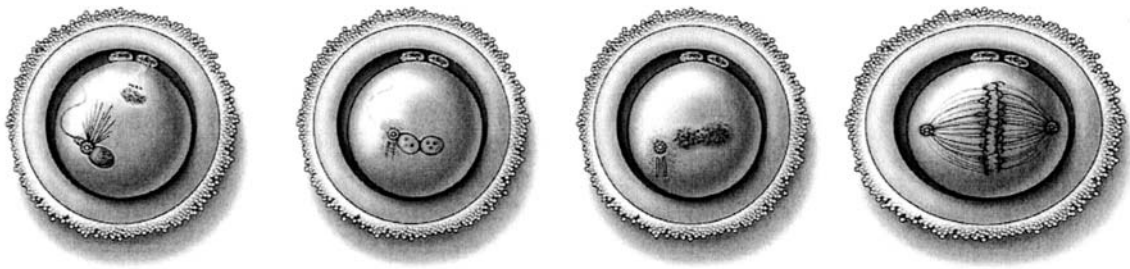


Abbildung 22: Ausstoßung des zweiten Polkörperchens, Formation der ‚Aster‘, Replikation der Zentriole und Ausbildung der mitotischen Spindel (aus Palermo et al. 1997: 24)

Sobald die Bestandteile des Spermienkopfes in Kontakt mit dem Zytoplasma der Oozyte treten laufen viele Modifikationen ab. Während der meiotischen Reifungsteilungen und der anschließenden Spermiogenese wurden haploide Spermien gebildet, deren genetisches Material hochkondensiert ist; die extreme Verdichtung ist durch den Austausch von Histonproteinen durch Protamine möglich (Chapman und Michael 2003). Eine Kernhülle umgibt das väterliche Erbgut, die im Zytoplasma der Oozyte abgebaut wird. Anschließend beginnt die Dekondensation des Chromatins am hinteren Ende des Spermienkopfes und verläuft kontinuierlich bis zum vorderen Teil. Wichtige maternale Komponenten hierfür sind reduziertes Glutathion zur Lösung von Disulfidbrücken und Histonproteine, um die Protamine zu ersetzen (Perreault 1990). Da die vorhandenen Proteinvorräte nicht für mehrere Zellzyklen ausreichen, müssen Histone synthetisiert werden. Diese Synthese verläuft im Ein- und Zweizellstadium unabhängig von der DNA-Replikation und Transkription; demnach werden auch diese Proteine durch Translation maternaler mRNA synthetisiert.

Einen kritischen Moment der Oozytenaktivierung stellt die Wiederaufnahme der zweiten Reifungsteilung dar, die während der Dekondensation des väterlichen Vorkerns abläuft; denn damit tritt die Zygote wieder in den Zellzyklus ein. Kontrolliert werden diese Abläufe über die Aktivität zellulärer Proteine wie des ‚Mitose Promotor Faktors‘ (MPF) oder der ‚Mitogenaktivierten Proteinkinase‘ (MAP), die durch das Verhältnis spezifischer

Phosphatasen und Kinasen bestimmt wird. Nach einem erfolgreichen Wiedereintritt in den Zellzyklus wird die Meiose II mit dem Ausstoßen des zweiten Polkörperchens beendet. Erst jetzt ist auch ein haploider mütterlicher Vorkern entstanden und das individuelle embryonale Genom ist festgelegt. Während das genetische Geschlecht bereits mit dem Spermieintritt festgelegt ist, entscheidet sich also erst am Ende der zweiten Reifeteilung der befruchteten Oozyte, welches der beiden Chromatiden eines jeden weiblichen Chromosoms die genetische Identität des werdenden Menschen mitbestimmt (Yanagimachi 1994).

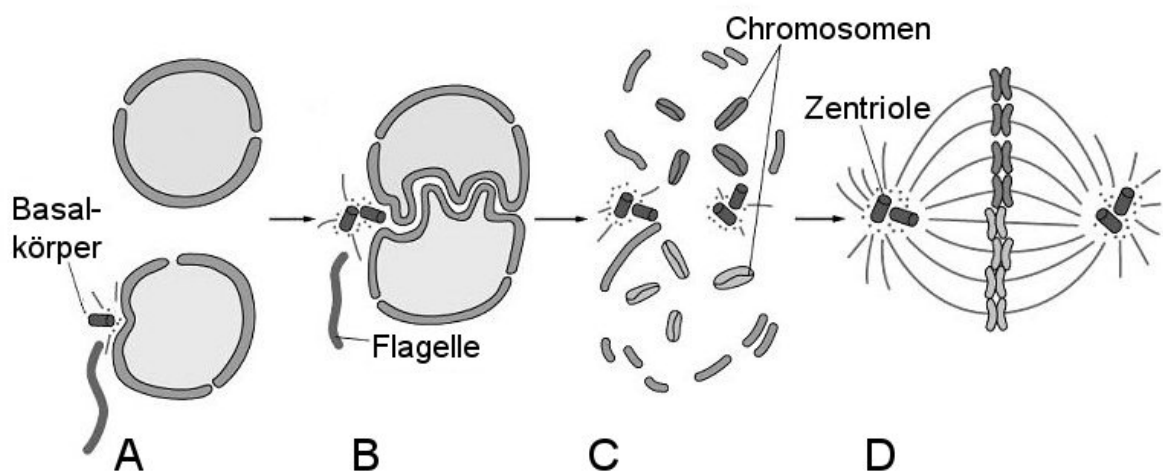


Abbildung 23: Aneinanderlagerung der Vorkerne und Formation der Metaphasenplatte (nach Alberts et al. 1997: 1223)

Nach etwa 20 Stunden sind Pronukleusbildung und DNA-Replikation abgeschlossen (Abbildung 23 A); die beiden Vorkerne lagern sich zusammen, ihre Kernhüllen greifen ineinander, verschmelzen aber nicht zu einem wirklichen diploiden Zellkern (B). Der reduplizierte Chromosomensatz des embryonalen Genoms kondensiert (C), ordnet sich in der Metaphaseplatte der entstandenen Teilungsspindel an (D) und wird bei der ersten Furchungsteilung auf die beiden entstehenden Zellen verteilt (Beier 1998). Erst im Zweizellstadium wird also ein embryonaler Zellkern gebildet. Bereits innerhalb von 72 Stunden entwickelt sich durch die weiteren Furchungsteilungen die Morula (Watson und Barcroft 2001), ein Zellkomplex von ungefähr 32 Blastomeren. In diesem Stadium wird der Uterus erreicht (Knörr et al. 1989).

Beim schrittweisen Übergang von der befruchteten Oozyte hin zu einem Organismus, der sich aus dem neu zusammengestellten embryonalen Genom rekrutiert, steuern eine Vielzahl von molekularen Mechanismen auf unterschiedlichen Kontrollebenen (Felsenfeld

und Groudine 2003) die erheblichen Veränderungen der Genexpression (Latham und Schultz 2001; Ma et al. 2001; Pacheco-Trigon et al. 2002).

Modifikationen im Proteingehalt und der Struktur des Chromatins regulieren die räumliche Verfügbarkeit des Genoms und modulieren so die Transkription. Wichtige Faktoren sind dabei das Ersetzen von Protaminen im männlichen Vorkern, die Veränderungen der Expression von Histonproteinen und deren unterschiedliche Acetylierungsgrade. Auch Vorgänge im Rahmen des Zellzyklus scheinen dabei von Bedeutung zu sein. Die angepasste Chromatinstruktur spielt bei der Aktivierung des embryonalen Genoms eine große Rolle, ist aber alleine keine hinreichende Bedingung für einen erfolgreichen Beginn der Entwicklung; dieser ist auch von zytoplasmatischen Faktoren abhängig (Latham und Schultz 2001). Für das Gelingen der Genaktivierung sind Veränderungen bei der Zusammenstellung der Transkriptionsfaktoren und damit eine Anpassung der Proteinsynthese notwendig (Schultz 2002). Bis zum Beginn der embryonalen Transkription müssen sich diese aus maternaler mRNA und posttranslational modifizierten Proteinen rekrutieren. Eine dritte Kontrollebene stellen sehr selektiv wirkende epigenetische Modifikationen dar (Reik und Dean 2001). Das Zusammenspiel all dieser Mechanismen ist essentiell für die epigenetische Reprogrammierung und damit für die Aktivierung des neu entstandenen embryonalen Genoms.

2.4.6 Epigenetische Reprogrammierung

Die an der Zusammenführung der elterlichen Genome und der anschließenden Aktivierung des neu entstandenen embryonalen Genoms beteiligten molekularen Mechanismen verändern die Basensequenz der DNA nicht; die Genexpression hingegen wird deutlich beeinflusst. Deshalb handelt es sich bei diesen Prozessen um epigenetische Modifikationen, die eine Reprogrammierung der Vorkerne bewirken (Shi et al. 2003) und damit das embryonale Genom in den Zustand der Totipotenz versetzen. ‚Epigenetisch‘ lässt sich in diesem Zusammenhang definieren als „jeder erbliche Einfluss (innerhalb einer Zelllinie oder bei Nachkommen eines Individuums) auf die Genfunktion, welcher nicht von einer Veränderung der DNA Sequenz begleitet ist“ (Li 2002).

Die Existenz solcher epigenetischer Mechanismen wird durch die Tatsache deutlich, dass Hunderte verschiedener zellulärer Phänotypen in vielzelligen Organismen alle auf demselben Genom beruhen. Hierfür bedarf es einer effektiven Regulation der Genexpressionsmuster, die nicht allein auf Umwelteinflüsse zurückgeführt werden kann. Diese Steuerung der Genfunktion geschieht auf einer Ebene, die organisatorisch über

(gr.: $\epsilon\pi\iota$) der genetischen liegt, und führt beispielsweise im Verlauf zellulärer Differenzierungsvorgänge zur Expression einer für den jeweiligen Zelltyp spezifischen Teilmenge von Genen. Durch dieses mitotisch vererbare An- oder Abschalten bestimmter Genen sind trotz derselben genetischen Ausstattung so unterschiedliche Zellen wie Hepatozyten, Fibroblasten oder Neurone möglich (Reik und Dean 2003). WADDINGTON (1957) wies als einer der ersten Autoren auf die multikausale und hochkomplexe Beziehung zwischen Genom und Individualentwicklung hin und prägte in diesem Kontext den Begriff ‚Epigenetik‘ in seiner heutigen Bedeutung.

Während des letzten Jahrzehnts hat sich die Epigenetik zu einer wichtigen Subdisziplin der Molekularbiologie und damit auch zu einem Grundlagenfach der Medizin entwickelt. Eine physiologische epigenetische Regulation des Genoms ist für die Individualentwicklung unabdingbar, wie epigenetisch vererbare Erkrankungen, die große Anzahl epigenetischer Veränderungen in malignen Tumorzellen und die niedrige Effizienz beim Klonen belegen. Der Grund für ihre Bedeutung ist der große Einfluss epigenetischer Mechanismen auf zelluläre Schlüsselfunktionen: Die Regulierung der Genexpression (Jaenisch und Bird 2003), *Imprinting* (Reik und Walter 2001) und das *Silencing* von Tumorsuppressorgenen oder von fremder – beispielsweise viraler – DNA (Wolffe und Matzke 1999) sind nur einige Beispiele. Ein tiefgehendes Verständnis epigenetischer Regulationsmechanismen könnte deshalb eine verbesserte medizinische Therapie verschiedener Erkrankungen ermöglichen (Miyamoto und Ushijima 2005) und vielleicht auch zu einer differenzierteren Einschätzung der Auswirkungen neuer und bereits etablierter Techniken in den Bereichen Reproduktionsmedizin und Gentherapie führen (Huber in press; Johnson 2005).

Epigenetische Mechanismen finden grundsätzlich auf zwei Ebenen statt, die beide starken Einflüssen durch den zellulären Kontext unterliegen; dieser könnte daher als dritte Kontrollebene betrachtet werden (Driel et al. 2003). Die erste Ebene bilden kovalente chemische Modifikationen des DNA Moleküls, wobei hauptsächlich die Methylierung der Base Cytosin von Bedeutung ist. Diese Veränderung wird meist als DNA Methylierung bezeichnet und im Folgenden etwas ausführlicher dargestellt. Eine zweite Regulations-ebene ergibt sich durch eine Veränderung der Verpackung der DNA; dies hat wiederum Auswirkungen auf die Zugänglichkeit bestimmter Genomabschnitte für Transkriptionsfaktoren und beeinflusst somit die Genexpression. In einem Chromosom liegt die DNA-Doppelhelix nicht isoliert vor, sondern ist in einer bestimmten Anordnung um Proteinkomplexe gewickelt – die Histone. Chemische Modifikationen dieser Histone

(Turner 2000) und Veränderungen komplexerer Strukturen wie dies beim *Chromatin Remodelling* geschieht (Li 2002) verändern die räumliche Gestalt der DNA und beeinflussen damit die Transkription. Abhängig vom jeweiligen Effekt auf die Genexpression wird die zugrundeliegende Chromatinstruktur als „zulassend“ oder „unterdrückend“ charakterisiert (Eberhardter und Becker 2002). Sogar die räumliche Anordnung des Chromatins innerhalb des Zellkerns scheint funktionelle Relevanz für die Genexpression im Sinne einer topologischen Architektur zu besitzen (Cremer und Cremer 2001). Schließlich hat der zelluläre Kontext großen Einfluss auf diese Regulationsvorgänge, da sie von zytoplasmatischen Phänomenen wie dem zellulären Metabolismus, Signalkaskaden und Enzymen abhängig sind. Deshalb wird das Zytoplasma der reifen Oozyte auch als „reprogramming milieu“ bezeichnet (Solter et al. 2005). Neueste Untersuchungen scheinen diese Eigenschaft auch bei embryonalen Stammzellen zu belegen (Cowan et al. 2005).

Was geschieht nun während des gameto-embryonalen Übergangs auf diesen Ebenen epigenetischer Regulation? Der zelluläre Kontext verändert sich enorm, besonders in Bezug auf den väterlichen Vorkern: Das paternale Genom gelangt in das „reprogramming milieu“ (Solter et al. 2005) der Oozyte und der zuvor in einem Ruhezustand befindliche Metabolismus der Zygote wird aktiviert. Der ehemalige Zellkern des Spermiums wird aktiv umgestaltet, indem die DNA Fäden von Protamin abgewickelt werden – dieser Proteinkomplex ist das Histon-Äquivalent des Spermiums, das eine noch stärkere räumliche Komprimierung der DNA erlaubt – und unter Verwendung maternalen Histonproteine anschließend eine neue Raumstruktur annehmen. Dieser Prozess trifft eine mechanistische Vorstellung des aktiven „in Form bringen“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 360) sehr genau, da die Verpackung des väterlichen Genoms deutlich verändert wird und sich dadurch seine räumliche Gestalt ändert. Das morphologische Korrelat dieses molekularen Vorgangs lässt sich unter dem Lichtmikroskop als Anschwellen des Vorkernes erkennen. Außerdem werden beide Vorkerne aus ihrem Ruhezustand, in dem sie seit Abschluss der Gametogenese verweilen, in ein neu zusammengestelltes, funktionell aktives embryonales Genom umgewandelt. An diesem Prozess sind Regulationsvorgänge zur Veränderung der Chromatinstruktur beteiligt, die auf der Modifikation von DNA-assoziierten Proteinen und DNA Methylierung beruhen (Dean et al. 2003). Die aktiven Modifikationen der DNA Methylierungsmuster zeigen eindrucksvoll wie der zelluläre Organismus der Oozyte die wahrgenommene Information konstruiert, indem das väterliche Genom reprogrammiert wird (Reik und Dean 2001, Rideout III et al. 2001). Um die

weitreichenden Konsequenzen einer Veränderung der DNA Methylierung nachvollziehen zu können, soll ein stark vereinfachtes Modell zur Illustration des Wirkmechanismus dienen (Abbildung 24).

DNA Methylierung ist ein grundlegender Mechanismus zur Regulierung der Genaktivität bei Säugetieren (Jones und Takai 2001) und beruht auf der Möglichkeit, ein Wasserstoffatom der Base Cytosin durch eine Methylgruppe zu ersetzen. Als Ergebnis wird Cytosin in 5-Methyl-Cytosin überführt. Am häufigsten geschieht diese Modifikation in bestimmten Basensequenzen, die besonders zahlreich in den Promoter Regionen von Genen vorkommen. Wenn viele der vorhandenen Cytosin-Basen in ihrer methylierten Form vorliegen, können die für die Initiierung der Transkription notwendigen Transkriptionsfaktoren nicht an den DNA Strang binden und das entsprechende Gen wird nicht exprimiert. Ein niedriger Methylierungsgrad der Promoter Region führt hingegen zu einer signifikant höheren Expressionsrate.

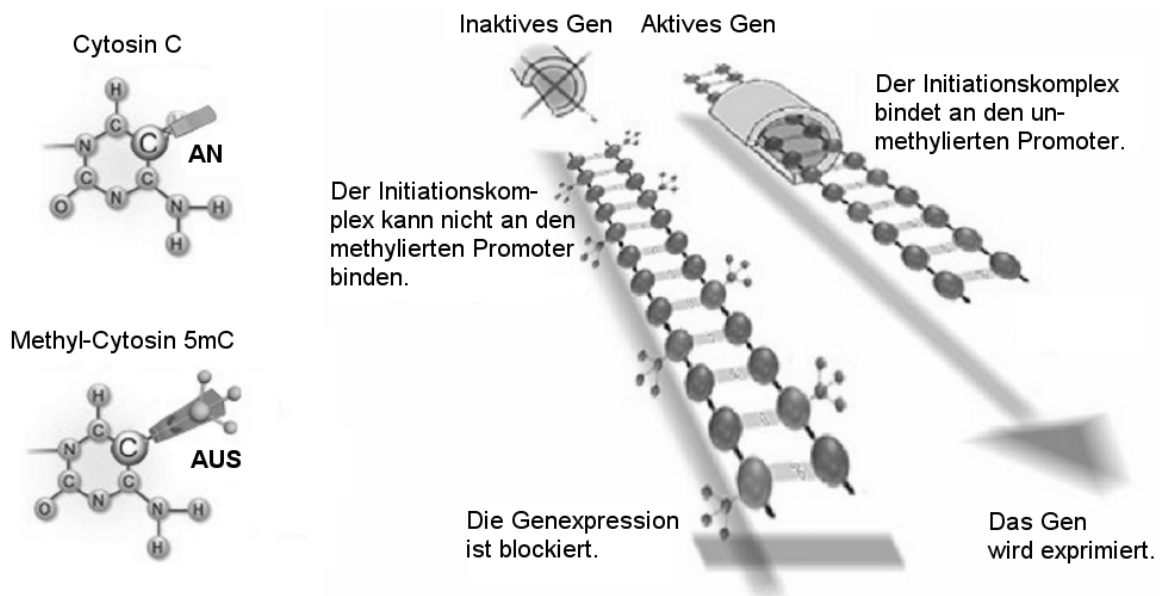


Abbildung 24: Die Methylierung von Cytosin ist maßgeblich an der Steuerung der Genexpression beteiligt, wobei ein niedriger Anteil methylierter Cytosin-Basen ‚an‘ in Bezug auf die Genexpression bedeutet und ein hoher Methylierungsgrad für ‚aus‘ steht. (nach Abbildungen der Epigenomics AG mit freundlicher Genehmigung)

Die DNA Methylierung trägt also maßgeblich zur Regulierung der Genexpression bei und macht dadurch letztlich auch einen Teil der Information aus, der im Genom enthalten ist. Deshalb ist es bemerkenswert, dass diese Modifikationen während des gameto-embryonalen Übergangs aktiv verändert werden. Experimente am Mausmodell haben die

aktive Demethylierung des paternalen Genoms zuerst gezeigt (Mayer et al. 2000a) und in den allermeisten Säugetierarten einschließlich des Menschen konnten diese Ergebnisse bestätigt werden (Beaujean et al. 2004). Nur bei Schafen und Kaninchen scheint es deutliche Unterschiede bezüglich der Veränderungen des Methylierungsgrades während des Fortpflanzungsprozesses zu geben (Young und Beaujean 2004), wobei die Dynamik der De- und Remethylierung möglicherweise mit einem abweichenden zeitlichen Ablauf der embryonalen Genomaktivierung zusammenhängt.

Unmittelbar nach der Fertilisation findet bei Mäusen eine Demethylierung der Vorkerne statt (Abbildung 30): Demethylasen entfernen Methylgruppen bestimmter Cytosin-Basen und verändern damit die Lesbarkeit der betroffenen Gensequenzen. Dieser Vorgang betrifft die elterlichen Genome jedoch nicht in gleicher Weise, da das väterliche Genom innerhalb von sechs bis acht Stunden – noch vor dem Beginn der DNA-Replikation – in einem aktiven Prozess signifikant demethyliert wird, wohingegen das mütterliche Genom seine Methylgruppen deutlich langsamer und passiv verliert; im maternalen Vorkern werden bestehende Methylierungen im Zuge der DNA Replikation während der ersten Furchungsteilungen nicht wiederhergestellt, sodass sich der Methylierungsgrad mit jedem Replikationszyklus halbiert. Für diese Unterschiede könnte die Kompartimentierung der elterlichen Genome eine wesentliche Voraussetzung darstellen, denn bis zum Vierzellstadium bleibt die räumliche Trennung des jeweiligen Chromatins erhalten und verschwindet erst danach allmählich (Mayer et al. 2000b). Außerdem scheint eine repressive Chromatinstruktur die mütterlichen Genomanteile gegen die weitreichenden epigenetischen Modifikationen zu schützen, denen der paternale Vorkern unterliegt. Diese aktive Demethylierung beinhaltet eine das gesamte väterliche Genom umfassende Abspaltung von Methylgruppen, an die sich eine Periode ortsspezifischer *de novo* Methylierung anschließt. Dadurch können spezifische Entwicklungsprogramme der frühen Embryogenese eingeleitet werden (Dean et al. 2003).

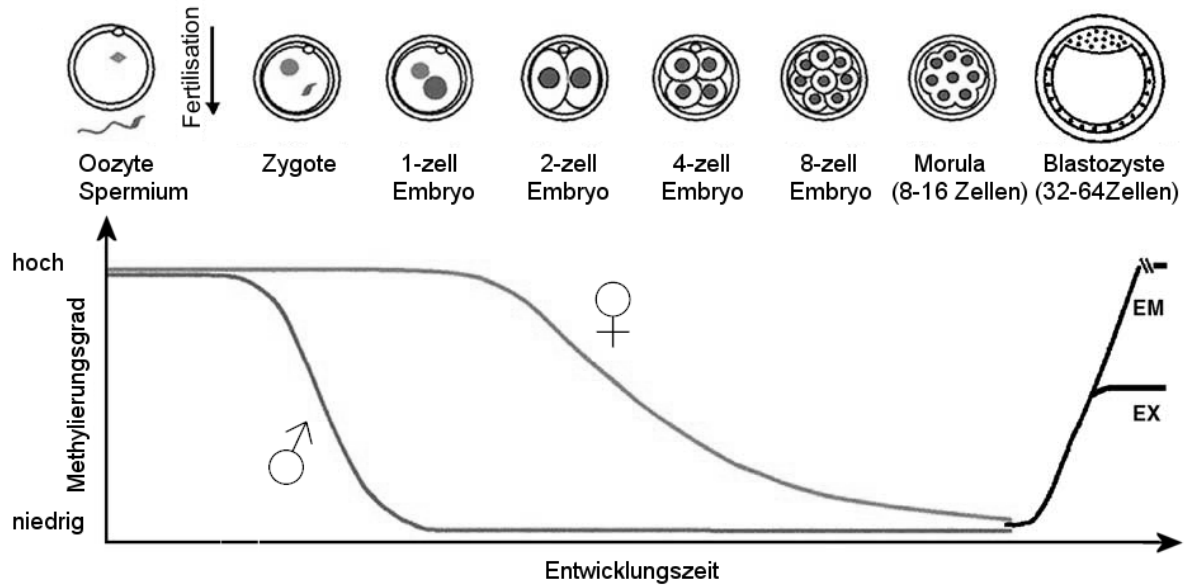


Abbildung 25: Unterschiedliche Veränderung des Methylierungsgrades der elterlichen Genome im Präimplantationsembryo bei Säugetieren (nach Dean et al. 2003)

Bei der Maus unterliegt das väterliche Genom (♂) einer aktiven Demethylierung, wohingegen das mütterliche Genom (♀) passiv und damit langsamer demethyliert wird. Eine de novo Methylierung (schwarze Linie) findet nach dem Morula-Stadium in unterschiedlichem Maße in embryonalem (EM) und extraembryonalem (EX) Gewebe statt.

Erst nach der zweiten Furchungsteilung – zwischen dem Vier- und Achtzellstadium – beginnt in der menschlichen Embryonalentwicklung die Translation embryonaler mRNA und damit die Expression des neu entstandenen individuellen Genoms (Braude et al. 1988; Schultz et al. 1999); auch die Totipotenz der einzelnen Blastomeren scheint etwa zu demselben Zeitpunkt verloren zu gehen. Ab diesem Entwicklungsstadium findet sich ein embryonalspezifisches Proteinmuster, das sich im Gesamtvergleich deutlich vom Oozyten- und Zygotenmuster unterscheidet. Mit zunehmender Differenzierung der Blastomeren werden Proteine als embryonale Signale sezerniert, Peptide aus der Umgebung aufgenommen (Martin 2000) und embryonenspezifische Oberflächenantigene exprimiert. All das sind Voraussetzungen für eine erfolgreiche Implantation (Goff 2002; Herrler et al. 2003).

„Der Endzweck aller Liebeshändel (...) ist wirklich wichtiger, als alle andern Zwecke im Menschenleben, und daher des tiefen Ernstes, womit Jeder ihn verfolgt, völlig werth. Das nämlich, was dadurch entschieden wird, ist nichts Geringeres, als DIE ZUSAMMENSETZUNG DER NÄCHSTEN GENERATION.“

Arthur SCHOPENHAUER (1844)

3 Versuch einer semiotischen Interpretation des gameto-embryonalen Übergangs

Die soeben erläuterten biologischen Vorgänge beschreiben den gameto-embryonalen Übergang als eine Abfolge kausalmechanischer Ereignissen zwischen menschlichen Keimzellen. Die entscheidende Voraussetzung für eine Betrachtung als semiotisches Geschehen ist jedoch das Vorhandensein mindestens eines Subjektes, das Reize wahrnehmen, interpretieren und mit Effektoren auf diese reagieren kann. Deshalb muss zunächst geprüft werden, ob und zu welchen Zeitpunkten dieses zentrale Kriterium des Subjektcharakters gegeben ist.

Als Grundlage für die folgende Differenzierung ist von Bedeutung, dass Zellen nur dann Subjektcharakter zukommt, wenn sie autonom sind (siehe S.19). Im Verlauf der Keimbahn (siehe 2.4.1) wechselt der Status der Keimzellen: Urkeimzellen und ihre Differenzierungsstadien sind noch in den Gesamtorganismus eingebunden und nur vermittelt über endosemiotische Prozesse auf die Umwelt dieses vielzelligen Organismus bezogen; demnach sind diese Zellen nicht autonom. Mit Vollzug des Eisprungs und mit Bildung der Spermien – spätestens aber bei deren Ortswechsel in den weiblichen Organismus – entstehen Zellsubjekte, wenn diese auch kurzlebig sind. Sie sind fähig, sich eine „Wohnhülle“ (von Uexküll, J. und Kriszat 1936: 36) zu konstruieren, und verfügen über einen bestimmenden Funktionskreis. Dies gilt besonders für die eigenbeweglichen Spermien, aber auch für die Oozyte, deren Beziehung zu den sie umgebenden Follikelzellen keine Einbindung in einen Organismus darstellt. Gehen die Gameten nicht zugrunde, so bilden sie durch die Befruchtung die Zygote. Mit den ersten Furchungsteilungen entsteht wieder ein vielzelliger Organismus, in dem die einzelnen Zellen nicht mehr autonom sind. Sehr früh kommt es zur Differenzierung

in Soma- und Urkeimzellen (siehe S.33) und die Zellen der Keimbahn verharren bis zur Geschlechtsreife in ihrem nicht autonomen Zustand.

„Ein Subjekt ist demnach eine Instanz, die durch die Eigenschaft, ein Selbst zu sein, definiert ist“. (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 156) Neben essentiellen Eigenschaften von Lebewesen – hier werden exemplarisch die Stoffwechselaktivität und die Abgrenzung gegen die Außenwelt gewählt – sind vor allem Spontaneität und Autonomie charakteristisch für das Phänomen ‚Selbst‘. In Abbildung 26 wird für die beiden Gameten und deren Korrelate nach Vollzug der Zellfusion überprüft, ob sie weitere wesentliche Kriterien für ein Subjekt erfüllen (siehe S.19).

Eigenschaft	vor vollzogener Fusion		nach vollzogener Fusion	
	Oozyte	Spermium	Zygote	Paternaler Vorkern
Stoffwechselaktivität	+	+	+	-
Abgrenzung gegen die Außenwelt (Zellmembran)	+	+	+	(-)
Spontaneität	+	+	+	-
Autonomie – „Unabhängigkeit von äußeren kausal einwirkenden Vorgängen“	+	+	+	-

Abbildung 26: Beurteilung des Subjektcharakters der Gameten und ihren Korrelate nach vollzogener Zellfusion (die grau hinterlegten Felder deuten die strukturellen Entsprechungen zwischen Oozyte und Zygote an)

Oozyte und Spermium sind demnach als Subjekte zu bewerten. Für die Entsprechungen dieser Zellsubjekte nach vollzogener Plasmamembranfusion gilt dies nicht mehr, denn von diesen beiden Strukturen kommt lediglich der Zygote Subjektcharakter zu:

Das Spermium geht mit der Zellfusion als autonome Zelle zugrunde, wie die Beurteilung des paternalen Vorkerns – dessen strukturelles Korrelat nach der Befruchtung – verdeutlicht: Keines der Subjektkriterien ist erfüllt. Lediglich eine gewisse Entsprechung zur Zellmembran besteht mit der Kernmembran noch kurze Zeit weiter, bis auch diese bei der Karyogamie aufgelöst wird (siehe S.48).

Für eine Entsprechung von Oozyte und Zygote sprechen zwei Thesen, die in Abbildung 26 durch die grau hinterlegten Felder angedeutet werden: Zum einen stimmen die Stoffwechselgrundlagen beider Zellen überein, denn das Ooplasma weist eine vollständige Kontinuität mit dem Zytoplasma der Zygote auf und auch die Zellorganellen sind identisch; die Mitochondrien des Spermiums werden ja gezielt eliminiert (siehe S.46). Ein zweites Indiz

stellt die weitgehende Identität der Zellmembran dar. Da das Volumen des Seeigeleis beispielsweise mehr als das 10000-fache des Spermiums beträgt (Gilbert 1997: 125), bildet die Oozytenmembran dort etwa 99,8% der zygotären Oberfläche; dennoch lassen sich Bestandteile der Plasmamembran des Spermiums in der Zygotenoberfläche nachweisen (Gundersen et al. 1986).

Als Ergebnis lässt sich festhalten, dass der gameto-embryonale Übergang durch die Anzahl der beteiligten Subjekte gegliedert ist:

- Befruchtungskaskade als Interaktion zweier Zellsubjekte
- Integration der elterlichen Genome als Interpretationsleistung eines einzelnen Subjekts

Die folgende semiotische Interpretation des gameto-embryonalen Übergangs wird die Befruchtungskaskade in ihrer Funktion als semiotischen Kanal darstellen, der die Fusion der beiden Gameten und damit die Zygotenbildung ermöglicht:

Mit der abgeschlossenen Zellfusion ist – semiotisch gesprochen – die gesamte notwendige Information für die Konstitution eines neuen Organismus innerhalb der Plasmamembran der Zygote in einem Kompartiment enthalten. Denn als Ergebnis der Gameteninteraktion wurde der paternale Anteil in Form des männlichen Vorkerns aufgenommen, dem als Zeichenträger eine Bedeutung „angeheftet“ ist. Da das Spermium zu Beginn des zweiten Schrittes seinen Subjektcharakter verloren hat, kann es nicht mehr als solches interagieren. Wie sich zeigen wird kommt ihm die Funktion des Zeichenvehikels zu.

Es ist nun die Leistung der befruchteten Eizelle, das Zeichen zu „erkennen“, das heißt seine Bedeutung zu erfassen und dann umzusetzen. Das „Erkennen“ der Bedeutung lässt sich auch mit der Aktivierung des embryonalen Genoms beschreiben; die darauf folgende Genexpression entspricht der Aktualisierung des „Erkannten“.

Unmittelbar nach der Zellfusion liegen vom väterlichen Erbgut nur die Zeichenträger aktuell vor, nicht ihre Bedeutung. Der gesamte zelluläre Organismus der Oozyte ist auf die Aufgabe hin ausgerichtet, die beiden haploiden elterlichen Chromosomensätze in ein embryonales Genom zu integrieren (Trounson et al. 2001), das als Genom des neuen Menschen Grundlage einer jeden Körperzelle ist.

Aufgrund dieser Überlegungen lässt sich folgende These formulieren:

Die Befruchtung und die anschließende Integration der elterlichen Genome ist ein semiotischer Prozess und weist eine strukturelle Analogie zu Erkenntnisvorgängen auf.

Repräsentation des Objektes im Interpreten – die DNA-Sequenz (Rg) – gemäß dem genetischen Kode eine Verbindung zu den Genprodukten G herstellt, dem Objekt der Zeichenrelation. Noch während der Integration paternaler Anteile in das embryonale Genom, beginnt mit den Furchungsteilungen die Entwicklung des kindlichen Organismus BG. Voraussetzungen dafür waren die erfolgreiche Befruchtung und für die weitere Entwicklung auch die embryonale Genomaktivierung (Rbg). Die Aktivierung bestimmter Genloki (Rsg) bildet außerdem die Voraussetzung für die Sezernierung embryonaler Signale SG.

3.1 Der semiotische Kanal Ch

Im äußeren Kontext der Fortpflanzung C nimmt die Oozyte das materielle Zeichenvehikel Spermium S durch den semiotischen Kanal Ch auf. Der Kanal ist eine bereits vor der Integration der elterlichen Genome bestehende Struktur außerhalb des eigentlichen Interpretens und dient der Erkennung eines Zeichens (Krampen 1997: 249). Die genannten Eigenschaften treffen für die Befruchtungskaskade offensichtlich zu; in mehreren Schritten führt sie zur ‚Wahrnehmung‘ des Zeichenträgers.

Die Struktur dieses semiotischen Kanals lässt sich detaillierter untersuchen; VON ARNIM hat die Gameteninteraktion als semiotische Wechselwirkung zweier Subjekte beschrieben und bietet zugleich ein gutes Beispiel für intentionale und bildhafte Sprache im Zusammenhang mit naturwissenschaftlichen Phänomenen (siehe S.18): „Die bewegliche, winzige Samenzelle möchte in das Innere der riesigen Eizelle gelangen, die jedoch mit einer schwer durchlässigen Membran umhüllt ist. Die Samenzelle registriert ihre Umgebung außerhalb der Eizelle als »negativ« und sezerniert so lange ein besonderes Enzym, das die Membran aufweicht, bis sie in die für sie »positive« Umgebung gelangen kann. Auch sie verwandelt mit einem Rezeptor ihre Umgebung in ein für sie bedeutsames Zeichen und sezerniert mit ihrem Effektor, bis sie ihre Umgebung als für sie passende Wohnhülle interpretieren kann.“ (von Arnim 1994: 103)

Spermien und Oozyte interagieren nach der Kohabitation auf zellulärer Ebene. Jedes der beiden Zellsubjekte stellt für das jeweils andere seine Umwelt dar – das Objekt auf das es ausgerichtet ist. Es besteht eine geschlossene kreisförmige Beziehung zwischen der Eizelle und letztendlich einer der etwa 200 Samenzellen, die zum Ort der Befruchtung gelangt sind (siehe S.38). Zu klären bleibt, ob sich diese Beziehung auf Regelkreise beschränkt oder ob ein Funktionskreis die zur Befruchtung führenden Abläufe adäquater beschreibt?

Die Beurteilung dieser Frage hängt eng mit dem Subjektcharakter der Gameten zusammen (siehe oben), da Subjekte mit ihrer Umwelt über Funktionskreise in Beziehung stehen: ‚Leben‘ allein genügt dazu nicht, denn die „Vorgänge, die sich in den Zellen, zwischen Zellen sowie in und zwischen Organen abspielen (...), unterscheiden sich eindeutig von den Vorgängen der Sensomotorik des Gesamtorganismus, die dem animalischen Nervensystem unterstehen. Die letzteren bauen für den Gesamtorganismus dessen Umwelt [auf]. (...) Zellen und Organe haben keine Umwelten.“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 286) Einzelne lebende Zellen innerhalb eines vielzelligen Organismus stehen also nicht durch Funktionskreise mit ihrer Umgebung in Beziehung; für sie gilt das Regelkreismodell. Anders verhält es sich bei autonomen Zellsubjekten wie das Beispiel des Pantoffeltierchens

bei Jakob VON UEXKÜLL zeigt (von Uexküll, J. und Kriszat 1936: 36). Dieses verfügt über nur einen Funktionskreis, der aber ausreicht um eine primitive Umwelt aufzubauen – eine „Wohnhülle“ (von Uexküll, J. und Kriszat 1936: 36).

Spermium und Eizelle sind also durch Funktionskreise miteinander verbunden; die Qualität dieser Beziehung lässt sich aber noch exakter bestimmen: Die beiden Keimzellen sind wegen ihrer extremen Ausdifferenziertheit nur sehr kurze Zeit lebensfähig und gehen ohne Befruchtung innerhalb von 24-36 Stunden zugrunde (Rohen und Lütjen-Drecoll 2002: 6, 9). Ein lebender Organismus kann nur weiter existieren, wenn sich die Gameten in der Befruchtung vereinigen und ergänzen.

Diese Beziehung erinnert an ein Phänomen, das in der Biologie als Symbiose beschrieben wird. „Im Wechselverhältnis der **Symbiose** stellt jeder der beteiligten Organismen eine wesentliche Lebensbedingung für den anderen dar.“ (Kühn 1969: 358) Es sind eine Vielzahl symbiotischer Beziehungen von Tieren mit autotrophen Pflanzen, Pilzen oder Bakterien beschrieben; ein bekanntes Beispiel ist die Verdauungssymbiose zwischen dem Menschen und seiner bakteriellen Darmflora. Ist ein Überleben ohne diese Konstellation nicht möglich, so spricht man von einer „echten obligaten Symbiose“ (Kühn 1969: 358). Mit gewissen Einschränkungen – schließlich handelt es sich bei der Befruchtung nicht um das Überleben der beteiligten Subjekte – könnte man bei der Beziehung zwischen Ei- und Samenzelle von einer „obligaten Symbiose“ sprechen. Eine ähnliche Übertragung dieses biologischen Terminus findet sich auch im symbiotischen Funktionskreis der Mutter-Kind-Dyade (von Uexküll, Th. und Wesiack 2003: 32).

Die Befruchtung und damit die Formation eines entwicklungsfähigen embryonalen Organismus könnte man zusammenfassend als vitales biologisches „Bedürfnis“ dieser Zellen beschreiben. In anderem Kontext hat PIAGET eine Erläuterung des Begriffs „Bedürfnis“ formuliert, die einige Facetten dieser Aussage deutlicher werden lässt: Er betrachtet Bedürfnisse als Zeichen „einer momentan unvollendeten Ganzheit, die nach Vollendung trachtet“ (Piaget 1936: 55). „Hier wird »Bedürfnis« als Zwang zur Wiederherstellung der »Einheit (Ganzheit) des Überlebens« aus Organismus und Umwelt verstanden.“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 356f.)

Auf den symbiotischen Funktionskreis der Gameteninteraktion übertragen, findet sich in der Befruchtung die Wiederherstellung einer Ganzheit, die bei den Reduktionsteilungen der Gametogenese (siehe 2.4.1) verloren gegangen ist. Eine haploide menschliche Zelle ist nur befristet lebensfähig und kann kein neues Individuum hervorbringen; erst mit Bildung der Zygote ist wieder ein diploider Chromosomensatz vorhanden. Da im symbiotischen

Funktionskreis das jeweils andere Subjekt die Umwelt darstellt, trifft die obige Aussage von Thure VON UEXKÜLL und WESIACK den Kern der symbiotischen Gametenbeziehung: Die „Einheit des Überlebens“ besteht aus „Organismus und Umwelt“, nur Ei- und Samenzelle zusammen bilden diese „Ganzheit“.

Zur Beschreibung der Gameteninteraktion erscheint also der symbiotische Funktionskreis adäquat. Die Struktur der Interaktion von Spermium und Oozyte ist vereinfacht in Abbildung 28 wiedergegeben und lässt sich anhand der bereits dargestellten Einzelheiten (siehe S.36ff.) nunmehr detailliert nachvollziehen:

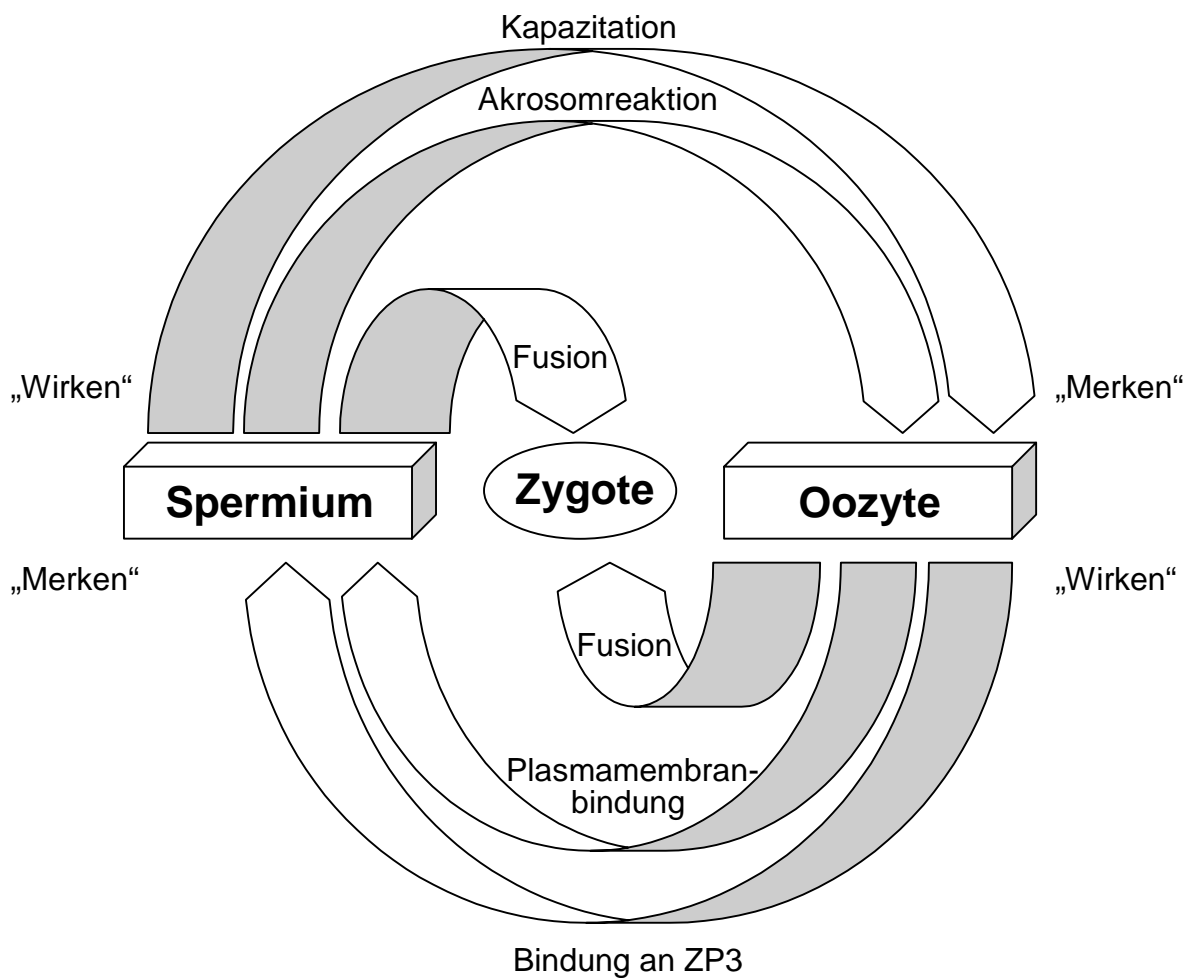


Abbildung 28: Symbiotisch ineinander verschränkter Funktionskreis der Interaktion von Spermium und Oozyte. Der chronologische Ablauf ergibt sich beim Lesen von außen nach innen.

Nur das kapazitierte Spermium stellt für die Oozyte einen relevanten Ausschnitt ihrer Umgebung dar, der „gemerkt“ werden kann. Durch die bereits abgelaufene Synthese des Spermienrezeptors ZP3 ist das „Wirken“ antizipiert, was die kontrapunktische Ausrichtung der Gameten belegt. Die Glykoproteinstruktur des ZP3 wird vom Spermium erkannt und

dient der speziesspezifischen Bindung. Dieses „Merken“ beantwortet das Spermium mit der Freisetzung lysosomaler Enzyme während der Akrosomreaktion und ermöglicht somit die Plasmamembranbindung; an deren Zustandekommen ist die Eizelle ebenfalls beteiligt. Nur wenn „Merken“ und „Wirken“ regelhaft aufeinanderfolgen hebt sich der Funktionskreis der Gameteninteraktion in der Fusion beider Zellsubjekte zur Zygote auf; das biologische „Bedürfnis“ beider Gameten ist befriedigt.

Da sich der Funktionskreis als semiotisches Konzept auch im allgemeinen Modell nach KRAMPEN (1997: 252f.) beschreiben lässt, kann die Befruchtungskaskade auch als intersubjektiver Dialog dargestellt werden (Abbildung 29):

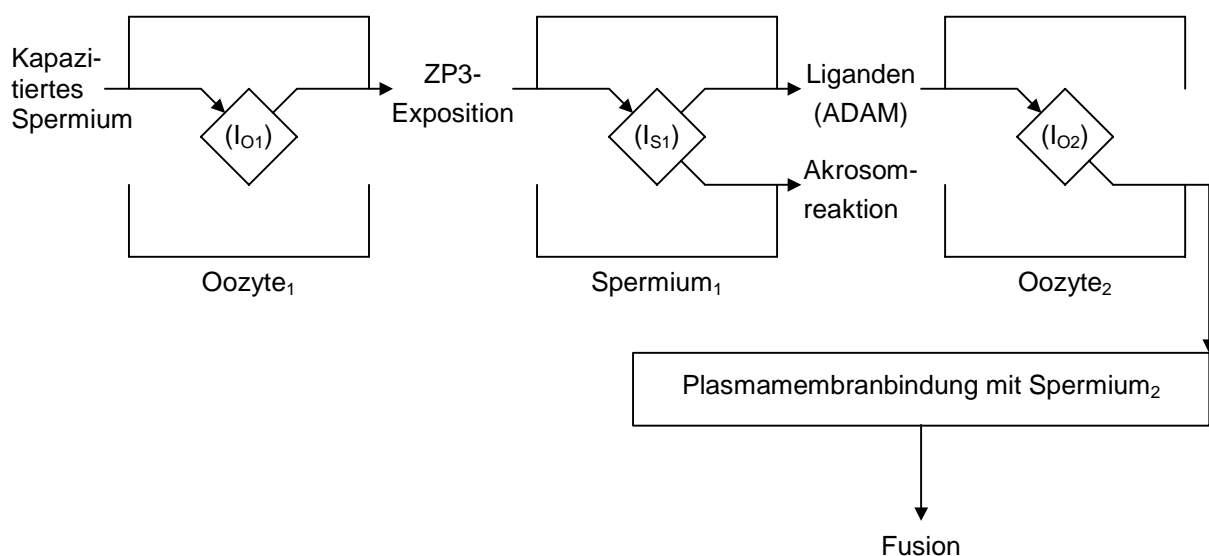


Abbildung 29: Symbiotischer Funktionskreis der Gameteninteraktion als intersubjektiver Dialog im allgemeinen Modell nach KRAMPEN (Durch Indizes ist kenntlich gemacht, dass sich Zellsubjekt und der entsprechende Interpretant durch die Zeit verändern. Beispielsweise existiert Oozyte₁ mit dem Interpretanten I_{O1} zeitlich vor Oozyte₂ mit dem veränderten Interpretanten I_{O2}; es handelt sich um dieselbe Zelle in unterschiedlichen Stadien der ablaufenden Reaktionskaskade.)

Der Ablauf der einzelnen Reaktionen ist oben bereits beschrieben. In dieser Darstellung sind zusätzlich die Liganden auf der Plasmamembran des Spermiums aufgeführt, die zur Initiierung der Plasmamembranbindung von Bedeutung sind (siehe S.42f.). Der symbiotische Funktionskreis der Befruchtungskaskade lässt sich so in zeitlich aufeinanderfolgende Interaktionen zwischen jeweils zwei Zellsubjekten untergliedern. Da sich der Zustand der Subjekte Oozyte und Spermium im Verlauf der Gameteninteraktion verändert, sind die Interpreten und der jeweilige Interpretant mit Indizes versehen.

Auch wenn die zirkuläre Struktur und die wechselseitige Bezogenheit der Subjekte weniger deutlich wird, so besitzt diese Darstellungsform doch den Vorteil, abstrakter und

damit frei von emotionalen Konnotationen zu sein; schließlich wird der symbiotische Funktionskreis in erster Linie mit der Mutter-Kind-Dyade (von Uexküll, Th. und Wesiack 2003: 32) assoziiert. Außerdem fügt sich die Beschreibung im allgemeinen Modell semiotischer Prozesse formal schlüssiger in die vorgestellte Deutung des gameto-embryonalen Übergangs.

Ähnliche Reaktionsabfolgen finden sich beispielsweise auch bei dem optischen (Landwehr 1997), dem akustischen (Strube und Lazarus 1997) und dem taktilen (Heuer 1997) Kanal; diese Strukturen vermitteln das Empfangen und Verarbeiten adäquater äußerer Reize und schaffen damit die Voraussetzungen für eine „mentale[n] Repräsentation“ (Strube und Lazarus 1997: 297).

Während sich diese sinnesphysiologischen Vorgänge auf der Organ- und Organismusebene ereignen, finden sich in der Befruchtungskaskade Parallelen auf zellulärer Ebene. Der Kanal ist zeitlich dem Wahrnehmungsprozess vorgeschaltet und seine materiellen Strukturen sind auf der Oberfläche des empfangenden Organismus lokalisiert. Der symbiotische Funktionskreis der Gameteninteraktion stellt die materielle Voraussetzung und damit eine notwendige Bedingung für die Rezeption des Zeichenvehikels S dar und erfüllt damit innerhalb des gameto-embryonalen Übergangs die Kriterien eines semiotischen Kanals.

Die Funktion eines Rezeptors im engeren Sinne kommt dabei dem Protein ZP3 zu, das als Bestandteil der oozytären Glykoproteinhülle spezifisch Spermien binden kann. Das ‚Erkennen‘ des materiellen Zeichenvehikels S an der Zona pellucida wird damit ermöglicht. Interessanterweise soll ZP3 nur in dieser biologischen Funktion vorkommen (Epifano et al. 1995); lediglich die ZP-Domäne, ein etwa 260 Aminosäuren umfassender Teil des ZP3, finde sich in einigen anderen Proteinen (Wassarman et al. 2001). Dies wäre eine bemerkenswerte Tatsache, da alle anderen an der Befruchtung beteiligten Moleküle, Mechanismen und Zellstrukturen Entsprechungen in somatischen Zellen haben (Wassarman 1999). Zum Beispiel finden sich der Akrosomreaktion vergleichbare exozytotische Vorgänge bei der Freisetzung von Neurotransmittern an Synapsen oder bei der Sekretion von Insulin aus β -Zellen der Langerhans-Inseln des Pankreas (Gilbert 1997: 130). Auch die dargestellten Signaltransduktionsmechanismen (siehe S.39ff.) basieren auf intrazellulären Botenstoffen, die in somatischen Zellen vergleichbare Funktionen erfüllen.

3.2 Das Zeichenvehikel S und seine Repräsentation im Interpreten (Rs)

Vermittelt durch die Befruchtungskaskade und die Fusion der Zellmembranen gelangt der Informationsgehalt des Zeichenvehikels Spermium S in den Organismus des Interpreten (O). Die Repräsentation des Zeichens (Rs) im oozytären Zytoplasma besteht jedoch nicht in einem bloßen Ortswechsel des väterlichen Erbgutes, sondern sie geschieht unter entscheidender Mitbeteiligung des signalempfangenden Subjektes: „Die kreative Leistung der Rezeptoren [...] besteht darin, daß sie die Umgebung lebender Körper (Zellen oder Organismen) für deren Bedürfnisse »in Form bringen«“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 360).

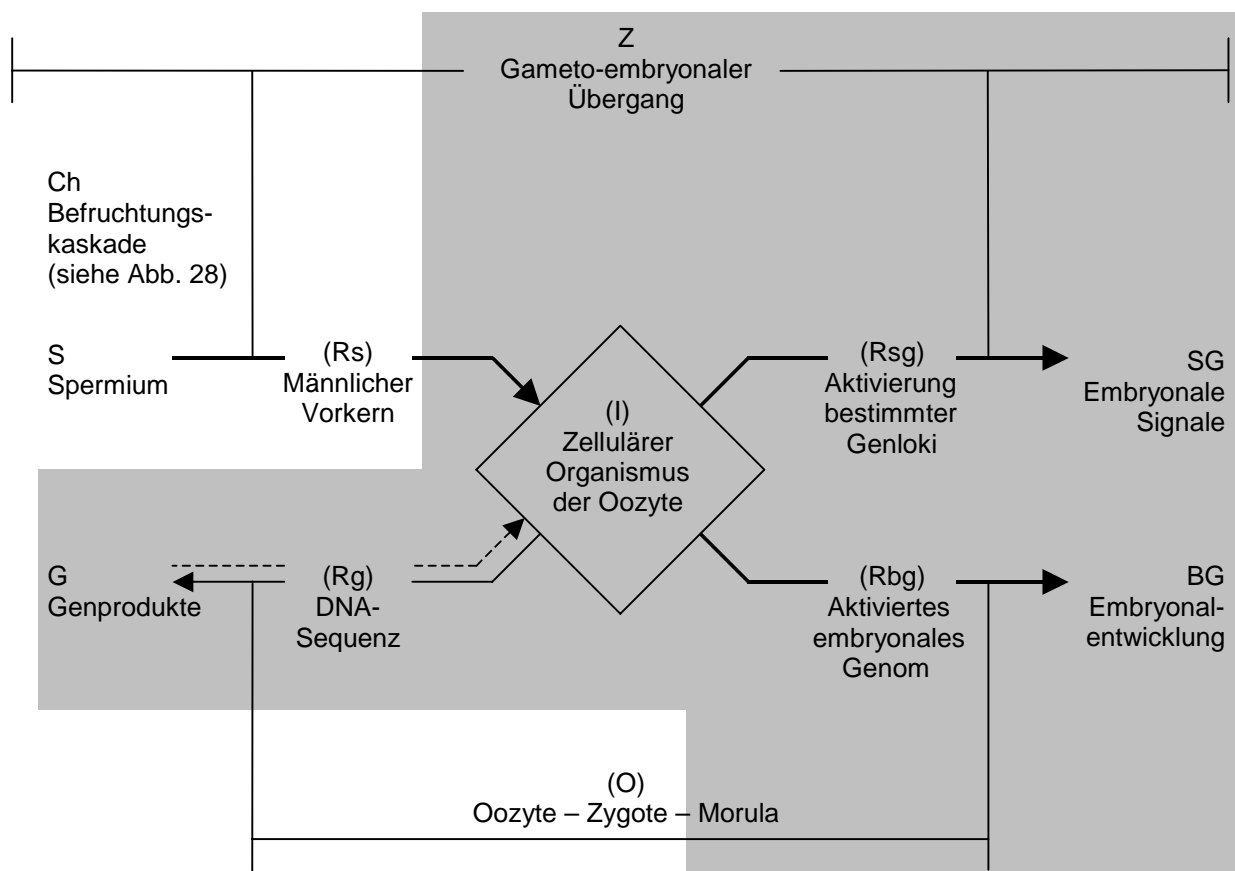


Abbildung 30: „Wahrnehmung“ des Zeichenvehikels Spermium S vermittelt durch die Befruchtungskaskade – in der Funktion des semiotischen Kanals Ch – und Repräsentation des Zeichenträgers im Interpreten als männlicher Vorkern (Rs)

Wie bereits beschrieben (siehe 2.4.6) wird die Raumstruktur des Chromatins bei der Dekondensation massiv verändert und besonders epigenetische Effekte bringen den aufgenommenen Vorkern „in Form“. Damit ist bereits auf zellulärer Ebene ein wesentlicher Aspekt konstruktivistischer Erkenntnistheorie verwirklicht (siehe 4.1): Die hohe Selektivität

und das beachtliche Ausmaß der Modifikationen verdeutlichen die maßgebliche Rolle des Zellspekts am „Erkenntnisprozess“.

Aus der Umwelt durch materielle Strukturen wie das Spermium herangetragene Information wird von der Oozyte nicht unverändert übernommen, sondern massiv modifiziert und erst nach mehreren Zellteilungen in ein embryonales Genom integriert; nur durch diese aktive Leistung werden bestimmte Makromoleküle überhaupt als Information erkannt. Analog zu anderen Erkenntnisvorgängen auf der Ebene des menschlichen Organismus vollzieht sich dabei ein „aktives In-Form-Bringen von Umgebung“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 198). Bei der Befruchtung wird dieser Ausschnitt der oozytenspezifischen Umwelt durch den männlichen Vorkern repräsentiert.

3.3 Der Interpretant (I)

Das enorme Potential und die Flexibilität des Interpretanten, nach dem die Oozyte diese Interpretationsleistung vollzieht, wird in Experimenten deutlich, in denen selbst *Nuclei* differenzierter somatischer Zellen von reifen Oozyten prinzipiell in embryonale Kerne transformiert und entsprechend umprogrammiert werden können (Gurdon und Byrne 2003; Wakayama und Yanagimachi 2001; Wilmut et al. 2002). Die großen methodischen Schwierigkeiten und schlechten Erfolgsquoten beim Klonen von Säugetieren demonstrieren aber auch die Komplexität des Geschehens. Diesen gesamten Vorgang ermöglichen maternale Nukleinsäuren, Proteine und andere Makromoleküle, die während der Oogenese gebildet und im Ei gespeichert wurden. Obwohl durch die Befruchtung per definitionem die Zygote entsteht, beruhen die ersten unmittelbar darauf folgenden Prozesse ausschließlich auf Komponenten der Oozyte (Gosden 2002). Beim Übergang von der Oozyte über das Zygotenstadium bis zur Morula handelt es sich also um denselben Interpretanten (I) in Bezug auf den einheitlichen semiotischen Prozess der Aktivierung des embryonalen Genoms Z.

Für diese Behauptung spricht außerdem das Phänomen der Parthenogenese, das auch bei Säugern dokumentiert ist. Dabei beginnt sich eine reife Eizelle auf einen unspezifischen äußeren Reiz hin zu teilen und vollzieht die ersten Stadien der Embryonalentwicklung. Wie weit diese Entwicklung bis zum Absterben der Zellen fortschreiten kann ist von der Artzugehörigkeit abhängig (Gilbert 1997: 154f.): Während bei vielen Wirbellosen und einigen Wirbeltieren eine Reproduktion über diesen Mechanismus möglich ist, sterben solche parthenogenetischen Embryos bei Säugern unter natürlichen Bedingungen in einem frühen Schwangerschaftsstadium ab (Kaufman et al. 1977). Erst kürzlich ist es jedoch mit Hilfe moderner molekularbiologischer Methoden gelungen, phänotypisch gesunde parthenogenetische Mäuse zu erhalten, die sich bis zum Erwachsenenstadium normal entwickelten (Kono et al. 2004).

Der Interpretant ist als Kode definiert, „der einem bestimmten Signifikanten ein entsprechendes Signifikat zuordnet“ (Krampen 1997: 278) und somit die Verbindung zwischen der Repräsentation des Zeichenträgers und seiner Bedeutung herstellt. Als Beispiel für einen solchen Signifikationsprozess lässt sich die Entwicklung eines biologischen Organismus gemäß seiner Erbinformation betrachten; der genetische Kode legt dabei die Bedeutung einer Abfolge verschiedener Basenpaare fest (Posner 1997: 221).

Nach der Bildung der Zygote wird das väterliche Erbgut im Sinne einer semiotischen Kausalität nach Maßgabe des Organismus der Oozyte (I) interpretiert. In der reifen Oozyte

angesammelte Mitochondrien, mRNA und Proteine steuern und ermöglichen die Aktivierung des embryonalen Genoms; diese Organellen und Makromoleküle wurden sämtlich während der Oogenese synthetisiert (Gosden 2002). Deshalb ist der Interpretant maternalen Herkunft.

Die große Bedeutung der epigenetischen Reprogrammierung wurde bereits ausführlich dargestellt (siehe 2.4.6) und wird als wesentlicher Bestandteil des Interpretanten in der Diskussion eingehender erörtert (siehe 4.1). Neben der Aktivierung des embryonalen Genoms ist die Realisierung von in der DNA kodierten Informationen durch Transkription und Translation ein wesentlicher Teil der anschließenden Entwicklung und wurde isoliert bereits vielfach unter semiotischen Aspekten untersucht (Emmeche 1999; Hoffmeyer 2002; Lumsden 1986). Das für die Proteinbiosynthese notwendige System bestehend aus verschiedenen Ribonukleinsäuren, Ribosomen und Energie lässt sich zum „Ribotype“ (Barbieri 1981) zusammenfassen, der somit einen Teil des Interpretanten darstellt. Neben dem rein genetischen Geschehen sind aber noch andere Faktoren notwendig: Das Konzept der Zellmembran, in Kohlenhydratstrukturen kodierte Informationen (Mann und Waterman 1998; Solís et al. 2001), die Metaboliten der Stoffwechselzyklen und schließlich die Aktivierung des Metabolismus der Zygote sind weitere essentielle Bestandteile des Interpretanten (I).

Denn ohne den eigentlichen zellulären Organismus ist das Genom der Zygote lediglich eine Anhäufung von Nukleinsäuren. Erst im Kontext einer lebenden Zelle erhält das Genom seine Bedeutung. Die Rolle eines ‚Bauplans‘, dem zufolge einzelne Elemente zu einem neuen menschlichen Individuum zusammengesetzt werden, kommt der Summe aller genetischen Informationen eines Individuums also nicht zu. Dieses Bild betont zwar wichtige Aspekte der Bedeutung des individuellen Genoms, muss aber in seiner Gültigkeit eingeschränkt werden, um nicht falsche Akzente zu setzen (Hoffmeyer 1996: 23). Letztlich ist diese differenziertere Bewertung eine moderne Formulierung des Axioms *omne vivum e vivo*.

3.4 Das Objekt G und dessen Repräsentation (Rg)

Mit der Aktualisierung der genetisch gespeicherten Information zum Beispiel in Form von Polypeptiden ist eine triadische Zeichenkonstellation etabliert (Abbildung 31): Der Zeichenträger Spermium und das darin enthaltene genetische Material als Interpretandum im engeren Sinne stehen für die Gesamtheit aller möglichen Genprodukte G. Das Objekt dieser Zeichenrelation muss deshalb so weit gefasst werden, weil die Basensequenz der DNA (Rg) nicht nur für Proteine kodiert, sondern auch regulierende Funktionen erfüllt, die bisher nur zu einem Teil verstanden sind. Als Interpretant ist der oozytäre Organismus zu begreifen, denn nur in ihm kann dem Zeichenträger seine wirkliche Bedeutung beigemessen werden (siehe S.46ff.). Bei der Proteinbiosynthese kennt man mit dem genetischen Kode die vorbestehende Gesetzmäßigkeit sehr gut, die das Herstellen der Beziehung zwischen Zeichenträger und Bedeutung durch den Interpreten erst möglich macht.

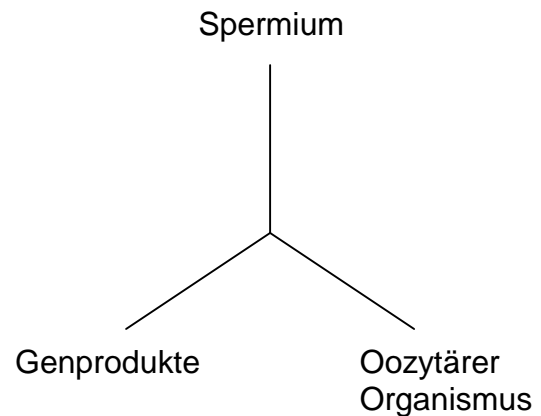


Abbildung 31: Die Aufnahme, Integration und Aktualisierung des väterlichen Genoms konstituiert eine triadische Zeichenrelation.

Die semiotische Bedeutung der Befruchtung hat bereits Jesper HOFFMEYER erkannt: „Vererbung ist semiotisches Überleben“ (Hoffmeyer 2003: 97). Er erkennt im genetischen Kode eine ähnliche triadische Beziehung; die DNA betrachtet er als Zeichenvehikel, das befruchtete Ei als Interpretanten und den ontogenetischen Entwicklungsverlauf als Objekt (Hoffmeyer 1996: 16-24).

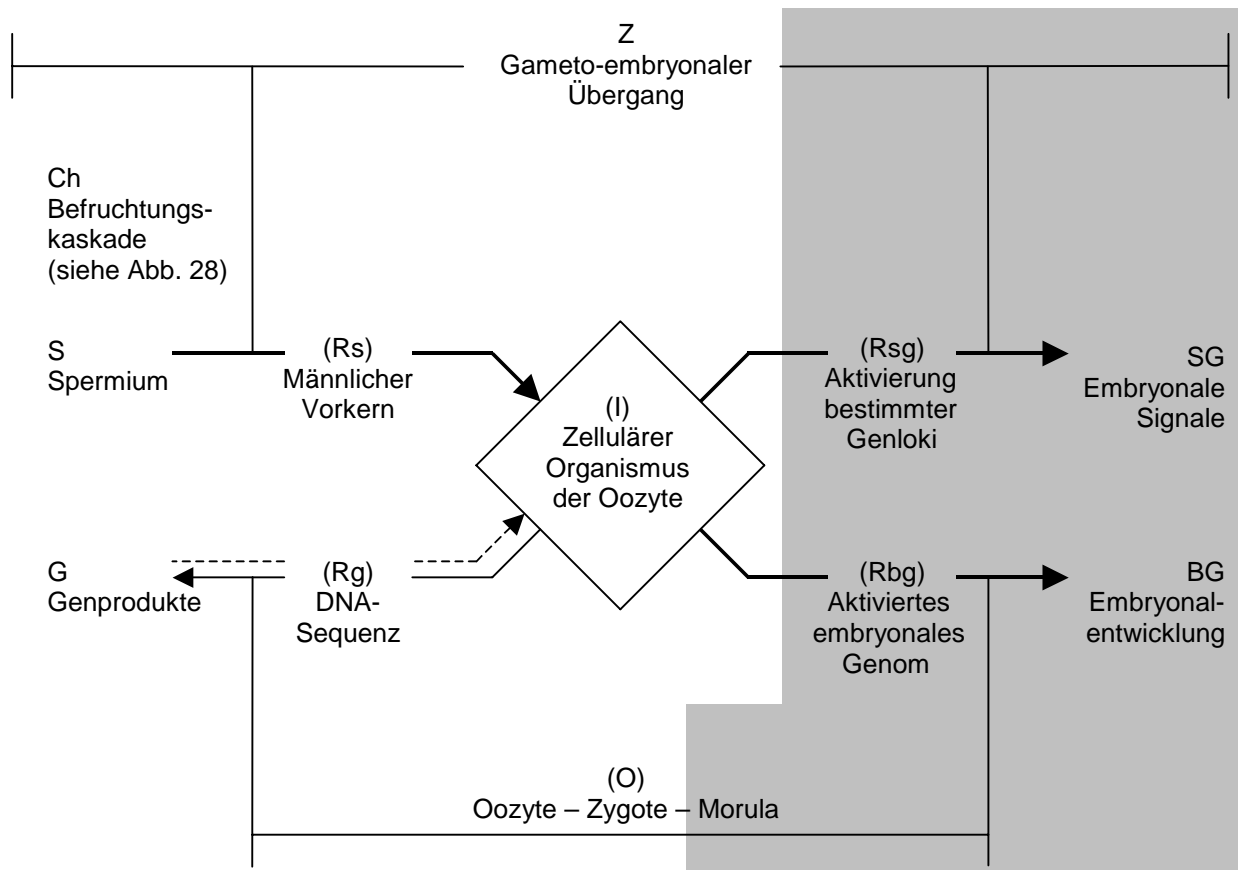


Abbildung 32: Der zelluläre Organismus der Oocyte vermittelt als Interpretant (I) die Zeichenbeziehung zwischen dem Zeichenträger S und der „angehefteten“ Bedeutung G; die Genprodukte G werden durch die zugehörige DNA-Sequenz (Rg) im Interpreten repräsentiert

3.5 Fähigkeit zu verändertem Verhalten (Rsg, Rbg) und die effektorischen Konsequenzen daraus: SG und BG

Die Entwicklung des neu gebildeten menschlichen Individuums wird im vorliegenden Modell als verändertes Verhalten BG des Interpreten gedeutet. Denn es „ist das Verhalten der Zelle, welches letztlich das Bindeglied zwischen Genen, Mustern und Form bildet.“ (Hoffmeyer 2003: 105) Die Entwicklung des Kindes als kreativer Prozess des ‚sich selbst Erschaffens‘ ist Resultat des entstandenen entwicklungsfähigen Organismus, wobei nur ein Teil der veränderten Fähigkeit dazu auf primär genetischen Mechanismen beruht, denn bei der Aktivierung des embryonalen Genoms (Rbg) sind epigenetische Effekte zum Anschalten entsprechender Gene (Pesce und Schöler 2001) maßgeblich beteiligt (siehe 2.4.6).

Diese Verhaltensänderung ist nur möglich, da als Konsequenz der Semiose Z neue effektorische Kompetenzen resultieren. Nach dem Ziel dieses Verhaltens unterscheidet man zwischen dem gerade erwähnten ausführenden und einem signalerzeugenden Verhalten (siehe S.32). Diese Unterteilung ist in weiten Bereichen stark interpretationsabhängig, lässt sich aber sinnvoll einsetzen, wenn man ‚Signalerzeugung‘ im Hinblick auf einen Empfänger definiert. Die frühe Embryonalentwicklung verläuft zunächst im Verborgenen, ohne Zeichen für ein Subjekt zu sein. Anders verhält es sich bei Stoffen, die von embryonalem Gewebe sezerniert werden und den Organismus der Mutter als Adressaten betreffen.

Diese Erkenntnis findet sich auch in Titeln neuerer Veröffentlichungen (Herrler et al. 2003), in denen beispielsweise vom Dialog zwischen Embryo und Mutter die Rede ist. Offensichtlich regt auch dieses naturwissenschaftlich dominierte Forschungsgebiet zum Gebrauch zeichentheoretischer Metaphorik an, die im vorliegenden Modell ihren tieferen Sinn offenbart. Illustrieren lässt sich das anhand des intersubjektiven Dialogs im allgemeinen Modell nach KRAMPEN (Abbildung 33):

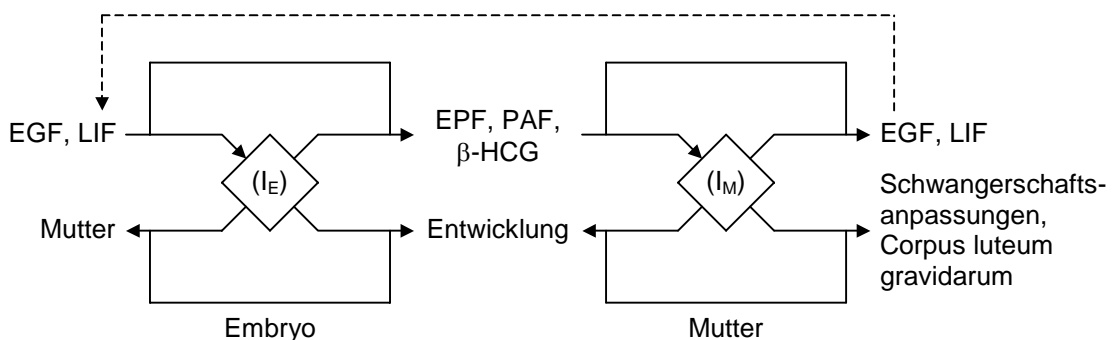


Abbildung 33: Sehr früher embryo-maternaler Dialog auf Organebene

Am embryo-maternalen Dialog sind sehr viele verschiedene Stoffe beteiligt, die zum Teil noch nicht näher charakterisiert sind. Um das Prinzip dieser Interaktion zu beschreiben, wird deshalb eine exemplarische Auswahl einiger wichtiger Faktoren getroffen, die in ihrer Bedeutung weitgehend verstanden sind.

Embryonale Produkte wie der ‚Early Pregnancy Factor‘ (EPF), der ‚Platelet Activating Factor‘ (PAF) und das β -HCG (Barnea et al. 2000), erfüllen für den mütterlichen Organismus die Funktion von Zeichenvehikeln, die auf die Entwicklung des Embryo verweisen. Diesen materiellen Zeichenträgern weist der maternale Interpretant eine bestimmte Bedeutung zu und reagiert darauf mit physiologischen Schwangerschaftsanpassungen. Beispielsweise wird durch die embryonale β -HCG-Produktion die Persistenz des Gelbkörpers als *Corpus luteum gravidarum* bewirkt und somit eine vermehrte Progesteronsynthese und -sekretion durch den weiblichen Organismus erreicht. Dadurch bleiben die mit dem 10. bis 12. Zyklustag normalerweise auftretenden regressiven Veränderungen des Endometriums aus. Diese Modifikationen schaffen eine uterine Umgebung, die für die Entwicklung des Embryo förderlich ist, und induzieren zugleich eine immunologische Toleranz gegenüber dem allogenen embryonalen Gewebe, das genetisch nur zur Hälfte mit dem der Mutter identisch ist. Die Nidation und die darauf folgende Schwangerschaft stellen in gewisser Weise ein immunologisches Paradox dar (Knörr et al. 1989: 145f.; Loke und King 1995).

Auch vom mütterlichen Organismus werden eine Vielzahl von Stoffen gebildet, die einen positiven Einfluss auf die Entwicklung des Kindes haben. Für zwei dieser Substanzen, die der mütterliche Organismus „als Antwort auf embryonale Signale“ (Duc-Goiran et al. 1999: 85) synthetisiert, sind bereits sehr früh embryonale Rezeptoren nachweisbar – für den ‚Epidermal Growth Factor‘ (EGF) und für den ‚Leukemia Inhibitory Factor‘ (LIF). Diese Zeichenträger verweisen auf die förderliche mütterliche Umgebung und regen den Embryo – vermittelt durch dessen Interpretanten – zur Entwicklung und zur Sekretion von Hormonen an. Damit ist der Kreislauf des frühen embryo-maternalen Dialogs geschlossen.

Am Beispiel der β -HCG-Synthese lässt sich der Unterschied zwischen veränderter Fähigkeit (Rsg) und dem Signalverhalten (SG) anschaulich erläutern: Mit der Befruchtung sind die genetischen Informationen zur Synthese des Zeichenträgers vollständig gegeben; sie sind jedoch noch nicht im embryonalen Genom integriert. Nutzbar wird diese Information erst etwa zwei Tage nach der Befruchtung, wenn die Transkription der β -HCG-mRNA beginnt und somit auch die Synthese des Proteinanteils möglich wird. Dieser muss anschließend noch glykosyliert werden. Diese Abläufe stellen verschiedene Stufen der

Fähigkeit dar, das Signal β -HCG zu erzeugen (Rbg). Die Freisetzung des Stoffes, die ab dem 16-Zell-Stadium nachweisbar ist, entspricht dem nach Außen wahrnehmbaren Signalverhalten BG (Austin 1990).

Zusammenfassend erscheint die Oozyte – ebenso wie die Zygote und deren weitere Entwicklungsstadien – als „eine nicht-triviale Maschine, die sich stets verändert, den Input zu Zeichen codiert und auf diese Zeichen antwortet.“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 158) Leben ist ein kontinuierlicher Prozess und zu keiner Phase gehorcht es einer mechanischen Kausalität. Inwieweit die Komplexität des zellulären Wahrnehmungsgeschehens bei der Aktivierung des embryonalen Genoms die Interpretation eines „Erkennens“ auf zellulärer Ebene rechtfertigt, wird in der Diskussion zu klären sein (siehe 4.1).

Nachdem alle Elemente nun ausführlich einzeln erörtert wurden ermöglicht die vollständige semiotische Matrix (Abbildung 34) eine abschließende Synthese des Dargelegten:

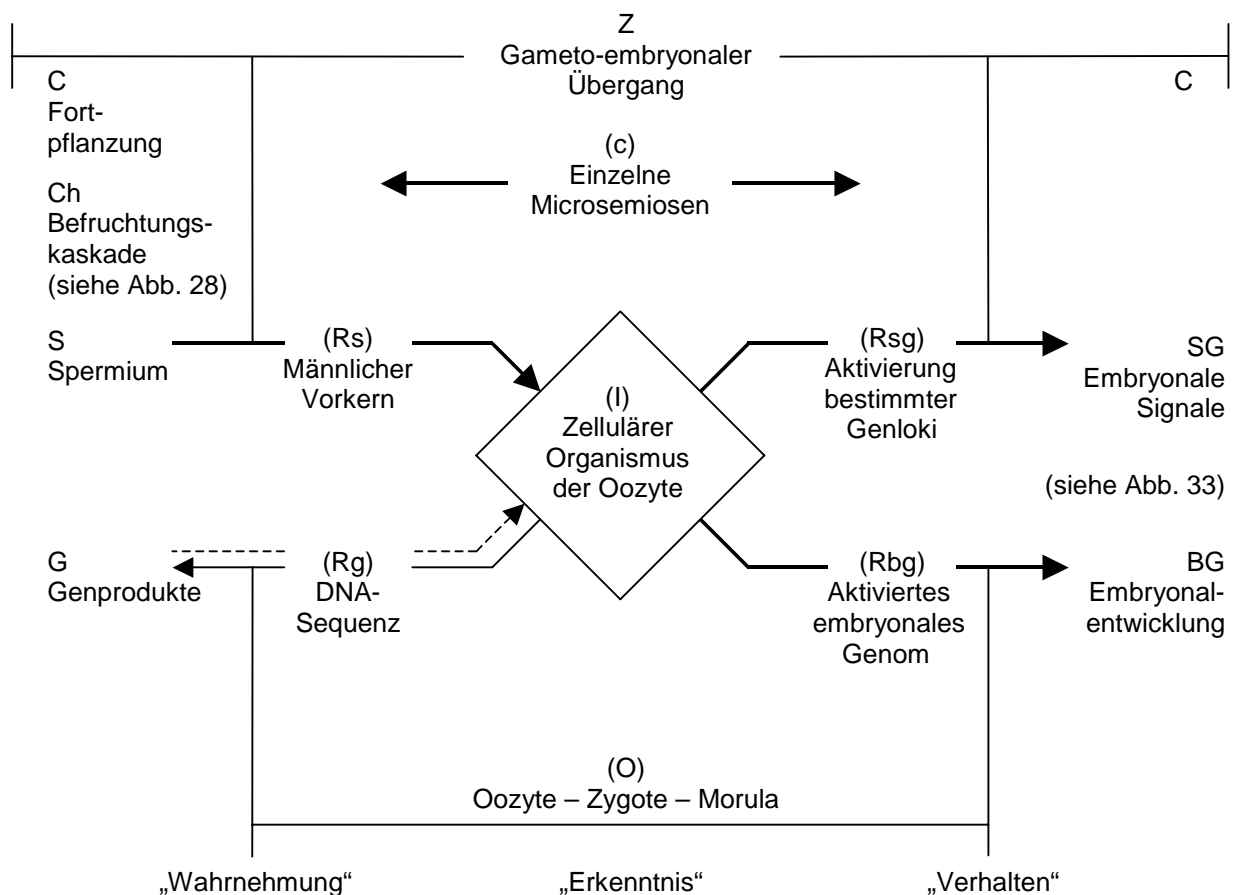


Abbildung 34: Aktivierung und Aktualisierung des embryonalen Genoms als „Erkenntnisprozess“ auf zellulärer Ebene

„There is perhaps no phenomenon in the field of biology that touches so many fundamental questions as the union of the germ cells in the act of fertilization; in this supreme event all the strands of the webs of two lives are gathered in one knot, from which they diverge again and are re-woven in a new individual life-history.“

Frank LILLIE (1919)

4 Ergebnisse und Diskussion

Der vorgelegte Versuch einer semiotischen Interpretation des gameto-embryonalen Übergangs hat die formale Vereinbarkeit des untersuchten biologischen Vorganges mit einem allgemeinen semiotischen Modell belegt. Einige methodenkritische Überlegungen sollen zunächst die Berechtigung dieses Ansatzes prüfen, um anschließend seine Ergebnisse zu diskutieren.

Die Anwendung eines bereits bestehenden allgemeinen Modells semiotischer Prozesse (Krampen 1997) auf einen konkreten biologischen Vorgang stellt einen ersten Versuch dar, eine Operationalisierbarkeit semiotischer Begriffe zu erreichen. Erst kürzlich wurde die Eignung der semiotische Matrix nach KRAMPEN zur Analyse natürlicher Vorgänge betont (Ponzio 2004: 48ff.). Im Gegensatz zu einer in der semiotischen Literatur recht verbreiteten etwas „vagen“ Methode bietet dieses Vorgehen klar nachvollziehbare Kriterien zur Überprüfung definierter Eigenschaften. Durch dieses strukturierte methodische Vorgehen sollte das notwendige Maß ontologischer Voraussetzungen reduzierbar sein; im Folgenden wird sich dies als ein wesentlicher Faktor für die Güte der Interpretation erweisen.

Die Adäquatheit semiotischer Modelle zur Beschreibung biologischer Phänomene lässt sich nach KROHS (2004) im Hinblick auf drei Charakteristika untersuchen – die strukturelle Ähnlichkeit, eine mögliche ontologische Verpflichtung und die Zuschreibung von Intentionalität.

- (1) Bei der Ausweitung „der intendierten Anwendungen eines allgemeinen Kommunikationsmodells (...) ist [die] erste Voraussetzung für die erfolgreiche neue Anwendung auf molekulare biologische Prozesse, dass die beiden zu beschreibenden Prozesse strukturell hinreichend ähnlich sind, um derselben Modellstruktur zu entsprechen.

Eine gewisse Unschärfe der Passung muss und kann zugelassen werden“ (Krohs 2004: 230). Diese Grundforderung bildete einen wesentlichen Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit (siehe S.58ff.) und kann nach der systematischen Überprüfung im Rahmen des Kapitels 3 als erfüllt gelten.

- (2) Das stärkste methodenkritische Argument gegen einen biosemiotischen Ansatz auf zellulärer Ebene stellt sicherlich die Ansicht dar, ein solcher bewege sich auf einer ontologisch zu hohen Ebene. Denn gemäß dem bekannten OCKHAMSchen Rasiermesser muss eine Theorie stets möglichst einfach und dennoch zweckdienlich sein, d.h. mit möglichst wenigen ontologischen Postulaten eine hohe Erklärungskraft besitzen. Die ontologischen Verpflichtungen eines biosemiotischen Ansatzes variieren jedoch stark in Abhängigkeit von dem Status, der den Zeichen beigemessen wird: Ein semiotischer Realismus bewegt sich ontologisch auf einer sehr hohen Ebene, da Zeichen als beschreibungsunabhängig existierende Entitäten vorausgesetzt werden. Für das Postulat einer Existenz von Zeichen auf molekularer Ebene stellt OCKHAMS Prinzip tatsächlich eine schwierige Herausforderung dar. Akzeptiert man jedoch semiotische Begriffe als modell- und damit beschreibungsimmanent, was für die Gültigkeit der vorliegenden Interpretation völlig ausreicht, vermeidet man diese ontologische Verpflichtung. Die funktionale Beschreibung des gameto-embryonalen Übergangs in der semiotischen Matrix nach KRAMPEN (1997) und insbesondere die Ergebnisse dieser Interpretation (siehe 4.1 und 4.2) zeigen, dass „semiotische Modelle auch dann fruchtbar sein können, wenn mit ihnen nicht auf Zeichen als *onta* referiert wird.“ (Krohs 2004: 233)
- (3) Eine dritte naturphilosophische Grundfragestellung betrifft die Möglichkeit von Intentionalität in der Natur. Als ‚Gerichtetheit eines Bewusstseins‘ verstanden ist diese Qualität auf zellulärer Ebene sicherlich nicht zu finden (siehe S.79f.). Die vorgelegte semiotische Interpretation rekurriert daher lediglich auf den Subjektbegriff, der in der gebrauchten Bedeutung keine Intentionalität unterstellt.

Der semiotische Ansatz scheint also ein adäquates Modell zur Beschreibung des gameto-embryonalen Übergangs darzustellen. Die Erklärungskraft dieser Interpretation wird sich im Folgenden zeigen.

Eine der vorgelegten Interpretation vergleichbare Analyse dieses komplexen zellulären Vorgangs wurde in der Fachliteratur bisher nicht publiziert. Jedoch finden sich semiotische Arbeiten zur Bedeutung des individuellen Genoms für die Entwicklung eines Organismus, die

damit einen zentralen Punkt der obigen Interpretation betreffen. Bedeutsam sind hierbei vor allem die Arbeiten der dänischen Biochemiker HOFFMEYER und EMMECHE, die oben schon wiederholt zitiert wurden.

Die Autoren konzipieren die Zygote als Interpretant eines evolutionären Stroms von DNA deren Objekt der adulte Organismus ist, zu dem sich die befruchtete Eizelle entwickeln kann (Hoffmeyer und Emmeche 1991: 66ff.). Ergänzt wird diese Deutung durch die Möglichkeit einen zellulären Organismus wie den des Spermiums als Nachricht für einen Interpreten zu bewerten (Sharov 1998: 405). Die gesamte Grundkonzeption ist im Wesentlichen mit der hier entwickelten Analyse vereinbar. In ihren Arbeiten bieten die erwähnten Autoren jedoch keine detaillierte Interpretation des zellulären Geschehens, sondern richten ihren Fokus verstärkt auf die intergenerativen und evolutionären Zusammenhänge. Dabei wird der Wechsel zwischen erwachsenen Organismen und einzelligen Lebensformen im Rahmen der menschlichen Fortpflanzung als Ausdruck einer „code-duality“ begriffen (Hoffmeyer und Emmeche 1991). Das embryonale Genom wird als digitaler Bauplan der analogen Ausprägung interpretiert, die im erwachsenen Organismus gesehen wird. Die deutliche Betonung der Oozyte als Interpret wird durch die vorliegende Interpretation sicherlich bestätigt. Andererseits ist der Bauplan-Metapher des Genoms letztlich nicht zuzustimmen – so reizvoll die Idee zweier prinzipieller Codesysteme als Grundlage alles Lebendigen auch erscheinen mag. Andere semiotische Interpretationen des Genoms sind noch in weit größerem Maße in einem naturwissenschaftlich überholten genetischen Reduktionismus verhaftet wie beispielsweise die Misskonzeption des Genoms als „Gehirn der Zelle“ (Ji 2002: 38) deutlich zeigt. Eine differenziertere Bewertung des individuellen Genoms im zellulären und organismischen Kontext wird ein Teilergebnis der vorliegenden Arbeit darstellen (siehe S.81f.) und damit einen Beleg für die Erklärungskraft einer adäquaten semiotischen Interpretation liefern.

Einen wichtigen Teilaspekt des Phänomens der „code duality“ (Hoffmeyer und Emmeche 1991) beschreiben Maturana und Varela (1990: 92) als eine Variante ihres Konzeptes der „Metazeller“: Die „sexuelle Fortpflanzung [setzt] voraus, daß einer der Zellen des vielzelligen Organismus eine unabhängige operationale Dynamik entwickelt (wie das Spermium) und mit einer anderen Zelle von einem anderen Organismus derselben Klasse verschmilzt, um die Zygote, die einzellige Phase dieses Lebewesens, zu bilden.“ Die Fertilisation bildet somit auf jeden Fall den entscheidenden Übergangspunkt von temporärer Einzelligkeit zum Wiedererlagen der Vielzelligkeit.

Dem gameto-embryonalen Übergang kommt damit eine zentrale Stellung im menschlichen Fortpflanzungsgeschehen zu (siehe 4.2), denn dieser zelluläre Prozess schafft die Voraus-

setzung für die Rekonstruktion einer menschlichen Person aus unvollständiger Information – wie der Zygote – und bildet somit die Grundlage für eine Zunahme der Komplexität (Barbieri 2003) ausgehend von der zellulären Ebene bis hin zu einer bio-psycho-sozialen Organisationsstruktur. Außerdem weisen die Mechanismen zur Integration des paternalen Vorkerns interessante erkenntnistheoretische Bezüge auf.

4.1 Kernelemente konstruktivistischer Erkenntnistheorie auf zellulärer Ebene

Die semiotische Interpretation des gameto-embryonalen Übergangs konnte anhand der epigenetischen Reprogrammierung des paternalen Genoms zeigen, dass der zelluläre Organismus der Oozyte den Informationsgehalt des Vorkerns durch den Prozess des „Empfangens“ aktiv verändert (siehe 2.4.6). Damit ist die zentrale These konstruktivistischer Erkenntnistheorie erfüllt: Wahrnehmung wird nicht als Reflexion einer unabhängig existierenden Realität betrachtet, sondern als aktive Transformation empfangener Signale zu einer vom Subjekt konstruierten – und damit subjektiven – Wirklichkeit. Jedes lebende Subjekt muss die umgebende Umwelt aktiv „in Form bringen“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 360). Diese Konzeption deckt sich auch mit der hermeneutischen Herleitung des Begriffes ‚Information‘, der sich auf das lateinische *informare* zurückführen lässt.

Grundlage des in den verschiedensten Wissensbereichen wirksam gewordenen radikalen Konstruktivismus (Schmidt 1987, Glasersfeld 1997) bildet die Auffassung von der Subjektabhängigkeit aller Wirklichkeitserkenntnis. Unser gesamtes Wissen von der Welt ist demnach eine Konstruktion unseres Gehirns, die von sinnlich wahrgenommenen Reizen abhängig ist. Da diese neuronalen Reize kein Abbild einer objektiven Realität darstellen, sondern den Beschränkungen unserer Sinnesorgane unterliegen, erlaubt auch die auf ihnen aufbauende Konstruktion unseres zentralen Nervensystems lediglich einen beschränkten Zugang zur Welt. Deshalb ist objektive Erkenntnis unmöglich und das Erreichen von Intersubjektivität stellt den höchstmöglichen Grad an Gewissheit dar. Die Kritik an einer positivistischen Weltsicht findet sich bereits in der antiken griechischen Philosophie und wird bei einigen der bedeutendsten Philosophen der Neuzeit vertieft. Zu den Begründern konstruktivistischer Erkenntniskritik zählen unter anderem KANT (1787), BERKELEY (1710) und VICO (1710), dessen Diktum *verum ipsum factum* (das Gemachte ist das Wahre) bereits die Idee der Konstruktion von Erkenntnis andeutet.

Wie die vorgelegte semiotische Interpretation zeigt, nehmen selbst einzellige Organismen wie die Oozyte Signale aus ihrer Umwelt – in diesem Fall das Spermium – nicht unverändert auf, sondern modifizieren sie aktiv und signifikant. Dadurch fügt sich die konstruierte Information in eine Art „zellulärer subjektiver Realität“ ein. Der gameto-embryonale Übergang und besonders die semiotische Interpretation der daran maßgeblich beteiligten epigenetischen Mechanismen offenbaren somit die Berechtigung konstruktivistischer Postulate bereits auf zellulärer Ebene.

Angesichts dieser Feststellung ist zu prüfen, ob die gefundene strukturelle Analogie des gameto-embryonalen Übergangs zu einem Erkenntnisprozess auch inhaltlich gerechtfertigt erscheint, denn einen solchen beschreibt die semiotische Matrix nach KRAMPEN (1997) bei höheren Organismen (siehe S.32). Dazu müssen zunächst die Begriffe ‚Wahrnehmung‘, ‚Erkenntnis‘ und ‚Verhalten‘ zueinander in Bezug gesetzt und dadurch differenziert werden. ‚Wahrnehmung‘ bezeichnet die rezeptorvermittelte Aufnahme von Eindrücken aus der Umwelt durch ein Subjekt. Ein empirisches Kriterium für das Vorhandensein von Wahrnehmungsprozessen ist die Beobachtung einer Koppelung von bestimmten Reizen mit dadurch ausgelöstem Verhalten – der nach außen hin wirkenden Reaktion des Subjektes. Als eines der am besten erforschten Beispiele für eine solche Beziehung zwischen äußerem Reiz und daran angepasster Reaktion bei einzelligen Organismen gilt die Chemotaxis bei Bakterien wie *Escherichia coli* (Adler, J. 1966; Lux und Shi 2004). Für dieses Bakterium konnte gezeigt werden, dass es seine Bewegungen abhängig von Konzentrationsänderungen bestimmter Stoffe steuern kann und somit an Orte mit günstigen Umgebungsbedingungen schwimmt oder widrige Einflüsse meidet. Dabei werden Konzentrationsdifferenzen als Unterschiede in der Zeit wahrgenommen was bedeutet, dass diese Bakterien eine Art Gedächtnis für einen Zeitraum von mehreren Sekunden besitzen. Phänomene wie Wahrnehmung, Verhalten und sogar eine sehr einfache Form von Gedächtnis sind also auch ohne Neurone in einzelligen Organismen verwirklicht (Koshland, Jr. 1980).

‚Erkenntnis‘ hingegen bezeichnet einen komplexen mentalen Akt, der etwas Wahrgenommenes in Beziehung zu anderen Bewusstseinsinhalten setzt. Die Fähigkeit hierzu beruht auf Leistungen eines zentralen Nervensystems, das sich nur in komplexeren, vielzelligen Lebewesen findet. Erkenntnis kann sich dabei auch unabhängig von Sinnesindrücken ereignen – beispielsweise im Bereich abstrakter mathematischer Probleme. Ein solcher Begriff zur Beschreibung kognitiver Prozesse ist in dieser Bedeutung sicherlich nicht auf einzelne Zellen anwendbar und schließt eine inhaltliche Entsprechung somit aus.

Der Begriffe ‚Wahrnehmung‘ ist also in seiner üblichen Bedeutung für den gameto-embryonalen Übergang gehaltvoll und bezeichnen in diesem Kontext die Auswahl eines spezifischen Reizes – des Spermiums – aus der Umgebung im Rahmen der erfolgreichen Befruchtungskaskade. Diese Auffassung vertrat auch BATESON, der die reife Oozyte als biologische Fragestellung ganz auf Wahrnehmung ausgerichtet sah: „Mir schien, daß wir uns den Zustand des Eis unmittelbar vor der Befruchtung als einen Zustand der Frage denken könnten, einen Zustand der Bereitschaft, ein bestimmtes Stück Information zu empfangen, Information, die dann durch den Eintritt des Spermatozoons geliefert wird.“

(Bateson und Bateson 1993: 170) Die anschließende Modifikation des aktiv Wahrgenommenen im Zuge der Bildung und Aktivierung des embryonalen Genoms entspricht zwar strukturell dem Erkenntnisprozess in bewussten Organismen, findet aber auf einer inhaltlich unterschiedlichen Ebene statt. Für das Vorliegen einer Semiose sind Eigenschaften wie Kognition oder Bewusstsein ohnehin fakultativ und müssen nicht obligatorisch gegeben sein. Funktionell übernimmt dieser Vorgang jedoch sicherlich die der Erkenntnis entsprechende Aufgabe einer Vermittlung zwischen Wahrnehmung und den bereits dargestellten Verhaltenskonsequenzen (siehe 3.5), indem das Wahrgenommene in den zellulären Kontext gestellt wird.

Die Anwendung von Begriffen wie ‚Wahrnehmung‘ oder ‚Subjekt‘ auf einzellige Organismen soll also keinesfalls die Existenz von Geist oder Bewusstsein implizieren. Vielmehr soll die Tatsache betont werden, dass sich jeder lebende Organismus gemäß einer semiotischen Kausalität verhält (siehe S.19); emergente Phänomene des Lebendigen können also nicht hinreichend von einer rein mechanistischen Beschreibung erfasst werden. Ein starkes Argument hierfür liefert die große Bedeutung des wahrnehmenden Subjektes für die Beimessung unterschiedlicher Bedeutungen bezüglich derselben materiellen Entität. Dieser Umstand lässt sich als Zeichenprozess interpretieren, da es als eines der Hauptmerkmale von Zeichen gilt, für das betreffende Subjekt in unterschiedlichen Kontexten verschiedene Bedeutungen annehmen zu können. Das paternale Genom kann abhängig vom interpretierenden zellulären Subjekt unterschiedliche Bedeutungen tragen: Ein männlicher Vorkern, der in eine somatische Zelle – beispielsweise eine Epithelzelle – transferiert wird, kann niemals dieselbe biologische Bedeutung erlangen wie im gameto-embryonalen Übergang, da die verschiedenen signalverarbeitenden Strukturen den Gehalt des empfangenen Signals beeinflussen.

Diese Fähigkeit, derselben materiellen Entität unterschiedliche Bedeutungen zuzuweisen, liegt in der Organisationsstruktur lebender Organismen (Huber und Kummer in press a, b) begründet, denn sogar auf der zellulären Ebene – der grundlegendsten Ebene des Lebendigen – wird „biologische Realität“ subjektabhängig konstruiert. Lebende Organismen empfangen Signale aus ihrer Umgebung nie passiv, sondern bauen ihre Umwelt aktiv auf (von Uexküll, J. und Kriszat 1936). Zusammenfassend erscheint die Konstruktion von Information als eine Grundeigenschaft des Phänomens Leben und sollte daher vielleicht zu dessen Definitionskriterien zählen.

Die Existenz einer grundlegenden – aus konstruktivistischer Sicht der zentralen – Eigenschaft von Wahrnehmung sogar bei einzelligen Organismen eröffnet einen neuen Zugang

zur evolutionären Erkenntnistheorie. Die Konstruktion von Information beginnt demnach nicht erst in den Köpfen von Personen (Glaserfeld 1997), sondern ist bereits mit den ersten Lebensformen entstanden. Damit lässt sich auch die Emergenz von Bewusstsein kohärenter als Ergebnis einer Entwicklung betrachten, die von einer einzigen Zelle ihren Ausgang nimmt – ontogenetisch und phylogenetisch.

Aus dieser evolutionären Perspektive lässt sich auch die Etablierung von „natural conventions“ (Barbieri 1985: 243) nachvollziehen. Ein erfolgreicher gameto-embryonaler Übergang hängt ganz entscheidend von komplementären, sich wechselseitig ergänzenden Gameten ab. Da sich das Prinzip der sexuellen Reproduktion wahrscheinlich ausgehend von einzelligen, sich mitotisch vermehrenden Organismen entwickelt hat, muss diese Abstimmung (natural convention) gleichzeitig mit dem Entwicklungsschritt hin zur sexuellen Fortpflanzung getroffen worden sein und kann deshalb auf diesen gemeinsamen Ursprung zurückgeführt werden. Dieser Gedankengang deckt sich mit der vorgelegten semiotischen Interpretation, da „der Interpretant im Rahmen von Kommunikationsprozessen meist gemäß einem vereinbarten Kode (conventional code) funktioniert“ (Krampen 1997: 249). Ebenso verweist BATESON auf die Notwendigkeit einer Art Feinabstimmung zwischen den Gameten: „Im Augenblick der Befruchtung (...) ist jeder Gamet dem anderen eine beständige Schablone. Was mit Sicherheit getestet wird, ist die Chromosomenzusammensetzung eines jeden, aber zweifellos wird die Ähnlichkeit der ganzen Zellstruktur ebenfalls festgestellt.“ (Bateson und Bateson 1993: 142) Auch diese Überprüfung eines empfangenen Signals stellt einen aktiven Interpretationsvorgang dar.

Schließlich könnte die Wiederentdeckung des Subjektbegriffes in der Biologie (Husserl 1936) auch für die Überwindung des recht weit verbreiteten genetischen Reduktionismus hilfreich sein. Leider besitzt diese Fehlbewertung des Genoms immer noch großen Einfluss, obwohl ihr bei genauerem Hinsehen die wissenschaftliche Grundlage fehlt. Die vorliegende Analyse des gameto-embryonalen Übergangs zeigt eindeutig, dass die Fähigkeit eines Subjektes sehr hoch bewertet werden muss, die Information eines bestimmten Genoms zu verwalten und zu interpretieren. Das individuelle Genom eines neu entstandenen Organismus ist kein Bauplan eines erwachsenen Lebewesens und es ähnelt einem solchen nicht einmal. Vielmehr lässt es sich mit einem Bestellkatalog vergleichen (Seidel 2001), der gemäß den Bestellungen eines zellulären Subjekts Grundlage ist für die Versorgung einer Zelle mit Enzymen und strukturellen Proteinen. Dieses Bild ermöglicht ein besseres Verständnis der bestehenden Hierarchie: Ein zellulärer Organismus (Subjekt), der selbstverständlich stark von Umwelteinflüssen abhängig ist, steuert die Genexpression (die

Auswahl und Anzahl bestellter Artikel) durch epigenetische Mechanismen (Bestellformular). Die Epigenese ist also sehr wesentlich von Aktivierung oder Stummschalten verschiedener Anteile des Genoms abhängig; dadurch konstruieren Zellsubjekte ausgehend von demselben Genotyp unterschiedlichste zelluläre Phänotypen. Falsche Metaphern wie ‚Buch‘ oder ‚Bauplan‘ sollten daher bei der Charakterisierung genetischer Information unbedingt vermieden werden und wären sehr viel besser durch funktionelle Beschreibungen zu ersetzen, welche die Bedeutung eines interpretierenden Subjektes berücksichtigen.

4.2 Die Stellung der Fertilisation im menschlichen Fortpflanzungsgeschehen

Im Vorausgegangenen ist der Befruchtungsprozess und die sich unmittelbar daran anschließende Entwicklung der Zygote beschrieben und als Zeichenprozess interpretiert worden, der von der Zygote als Subjekt geleistet wird. Dieser Abschnitt des menschlichen Fortpflanzungsgeschehens steht in zweierlei Hinsicht an einer zentralen Stelle: Die Befruchtung stellt einerseits die materielle Verbindung zweier aufeinander folgender Generationen her und bringt andererseits aus Frau und Mann als Mitmenschen in der sozialen Welt einen neuen Menschen hervor. Dadurch wird die Weitergabe der elterlichen Erbsubstanz gewährleistet, d.h. es werden Signale für den körperlichen Aufbau eines neuen Organismus bereitgestellt, der ein weiteres Glied in der Kette der Generationen bildet. Die Befruchtung befindet sich, so könnte man formulieren, an der Schnittstelle des chronologisch-horizontalen Geschehens des Generationenwechsels und eines vertikal ablaufenden Geschehens in der Paarbeziehung.

Im zeitlichen Ablauf des Generationenwechsels kann man drei immer wieder aufeinander folgende Phasen unterscheiden (Abbildung 35):

- (1) Die interpersonale Beziehung der Eltern bildet eine soziale Vorgeschichte (Phase 1), in der zu einer bestimmten Zeit die sexuelle Reaktion ausgelöst wird.
- (2) Dabei wird das Geschehen innerhalb kurzer Zeit auf die zelluläre Ebene heruntertransferiert, auf der sich die Fertilisation und die ersten Zellteilungen ereignen (Phase 2).
- (3) Daran schließt sich die weitere biologische und später dann auch die soziale Entwicklung des neuen Menschen an, die bis zum Eintritt der körperlichen und sozialen Reife des neuen Menschen viele Jahre in Anspruch nimmt (Phase 3).

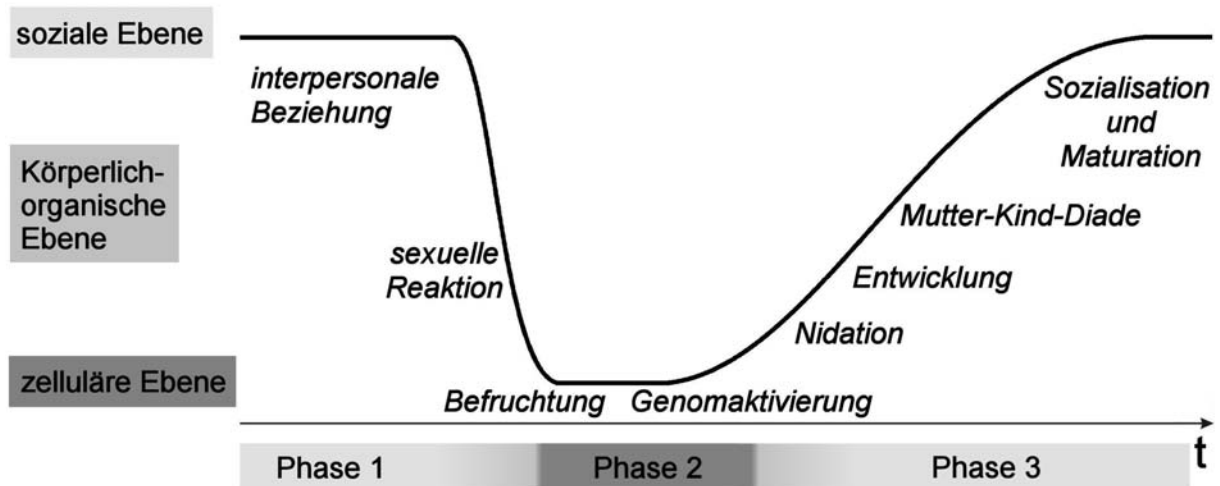


Abbildung 35: Darstellung der unterschiedlichen Phasen des menschlichen Generationswechsels einerseits und der verschiedenen Systemebenen andererseits (Schmid-Tannwald 2005)

Phase 1 als interpersonale bzw. soziale Beziehung, wobei mit der sexuellen Reaktion die körperlich-organische Systemebene durchlaufen und die zelluläre Ebene von Frau und Mann erreicht wird. Die Befruchtung und die Genomaktivierung ereignen sich auf dieser zellulären Ebene (Phase 2). Nach der Befruchtung wird über Jahre in zahllosen Entwicklungsschritten der sich entwickelnde Organismus des neu entstandenen Menschen auf die soziale Systemebene „hinauftransferiert“ (Phase 3).

Beim vertikal ablaufenden Geschehen lassen sich drei verschiedene (System-)Ebenen unterscheiden. Sie spiegeln die verschiedenen Dimensionen menschlichen Lebens wider, wie sie sich im Verlaufe der Evolution entwickelt haben: Auf die zelluläre Ebene folgte eine körperlich-organische bevor es zur Emergenz der sozialen Ebene kommen konnte. In den Phasen 1 und 2 werden diese Ebenen in unterschiedlicher Geschwindigkeit und Richtung durchlaufen. Aus semiotischer Sicht ist bedeutsam, dass sich jede Ebene durch ein eigenes Zeichensystem oder eine eigene „Sprache“ auszeichnet. Übergänge zwischen zwei Ebenen sind durch semantische (bedeutungsbedingte) und pragmatische (rezeptor- und effektor-spezifische) Grenzen gesichert. Dennoch sind Vorgänge möglich, die sich von einer Ebene auf eine andere verlagern; ein solches Ereignis stellt einen Zeichenprozess (Semiose) dar, welcher jeweils eine Übersetzung der „Sprache“ der einen Ebene in jene der anderen Ebene notwendig macht, womit ein „Bedeutungssprung“ einher geht: Die emotionale Anziehung auf der interpersonalen Ebene der Eltern wird in die körperlich-organische Interaktion übersetzt und setzt sich schließlich als Interaktion der gegengeschlechtlichen Keimzellen fort. Die Vorgänge auf dieser Ebene wurden oben als Zeichenprozess interpretiert (siehe 3), der lediglich einen bestimmten Ausschnitt eines umfassenderen Zeichenprozesses darstellt,

der die Eltern und die nachfolgende Generation von Menschen als Subjekte der Sozialwelt miteinander verbindet.

Die Fertilisation im Verlauf der Phase 2 stellt bei der graphischen Darstellung in Abbildung 35 eine Engstelle dar, da sich das Geschehen dort, nachdem es sich von der sozialen Ebene auf die zelluläre hinunter bewegt hatte, ausschließlich auf dieser Ebene ereignet. Nach der Fertilisation verläuft das Geschehen von dieser Ebene wieder „aufwärts“, da sich der neu entstandene menschliche Organismus rasch vergrößert, bei der Nidation mit dem mütterlichen Organ der Gebärmutter engste körperliche Beziehung aufnimmt und sich bei der Organogenese differenziert und schließlich sozial geprägt wird.

Der dabei entstandene neue Mensch ist jeweils das einzigartige biologische Erzeugnis der Eltern, die es durch sexuelles Handeln in der zuvor gemeinsam aufgebauten und wie auch immer gearteten Wirklichkeit hergestellt haben. Dadurch haben sie nicht nur den Organismus biologisch gezeugt, sondern das neue Subjekt auch in seiner Historizität in die menschliche Sozialwelt eingeordnet. Der neue Mensch ist ihr bio-soziales Erzeugnis und das lebendige Zeugnis ihrer eigenen bio-sozialen Existenz.

Stellung der Fertilisation innerhalb der interpersonalen Beziehung der Eltern

Aus unserer alltäglichen, vor-wissenschaftlichen Kenntnis wissen wir um die einzigartige soziale Vorgeschichte, in der die Befruchtung einer Ei- durch eine Samenzelle stattfindet. Diese Vorgeschichte bildet keinen bedeutungs- und sinnfreien Raum, wie dies eine auf biologisch-naturwissenschaftliche Fakten eingegrenzte Beschreibung der Entstehung eines Menschen notwendigerweise vermittelt.

Die soziologische Forschung hat in den vergangenen Jahren die Regeln und Strukturen des Aufbaus zwischenmenschlicher und damit auch heterosexueller Zweierbeziehungen und Wirklichkeiten beschrieben (Lenz 1998; Mühlfeld 1982). Der Aufbau einer Partnerbeziehung in unserer Gesellschaft erweist sich als „ein dramatischer Vorgang, bei dem zwei Fremde aufeinander treffen und sich neu definieren“ (Berger und Kellner 1965: 222) und bei dem sich die Grenzen des Selbst verschieben, was sich nach außen hin im Verhalten durch eine Verringerung der körperlichen Distanz manifestiert, wobei dieses Phänomen die Proxemik und die Anthroposemiotik untersuchen (Hall 1966; Wuketits 1997). Wie schon bei der Einführung des Situationskreismodells angedeutet wurde, konstituiert jeder Mensch durch das Wahrnehmen, Deuten, Probehandeln in der Phantasie und durch seine Affekte und sein Handeln in subjektiv sinnhaften Interaktionen seine kohärente und komplexe eigene Wirklichkeit. Diese bleibt bei der sozialen und sexuellen Interaktion zweier Individuen erhalten und wird durch Kommunikation zu einer gemeinsamen Wirklichkeit weiter

entwickelt. Unter diesen erkenntnistheoretischen Prämissen wird verständlich, welche Leistung erbracht werden muss, um eine auch für gemeinsame Kinder tragfähige Beziehung aufzubauen und zu erhalten. Bei der Konstruktion einer gemeinsamen Wirklichkeit spricht man daher von zu erbringender „Beziehungsarbeit“, die im Kern eine ständige Abstimmung der jeweiligen individuellen Codes in einem komplexen Kommunikationsprozess erfordert.

Dies lässt sich modellhaft durch die Koppelung zweier Situationskreise an einer gemeinsamen Aufgabe darstellen (Abbildung 36):

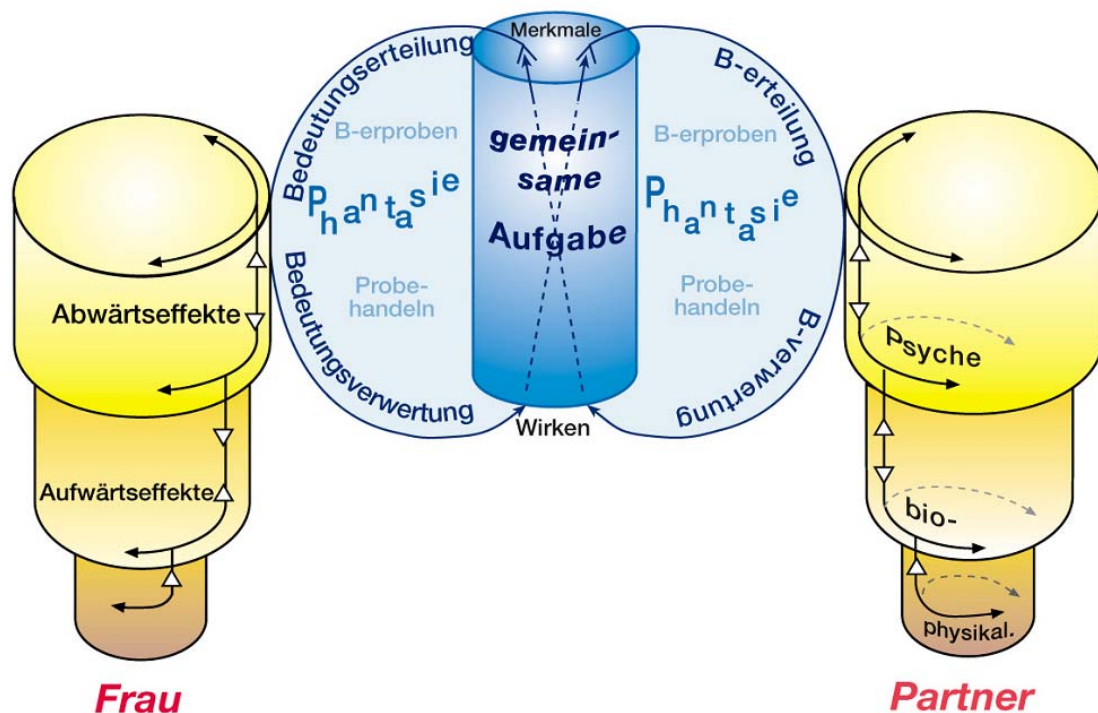


Abbildung 36: Aufbau einer gemeinsamen Wirklichkeit (aus Schmid-Tannwald 2001: 263)

Schema der Interaktion in einer Zweierbeziehung mit dem Aufbau einer gemeinsamen Wirklichkeit in Modifikation des von Thure VON UEXKÜLL und WESIACK für die Arzt-Patienten-Beziehung entwickelten diagnostisch-therapeutischen Interaktionsmodells

Dabei wird durch eine interaktive Abstimmung der Zeichensysteme von Frau und Mann (Kommunikation) aus den beiden je individuellen Zeichensystemen ein gemeinsames Zeichensystem entwickelt, was für beide eine gemeinsame Wirklichkeit entstehen lässt.

Durch den ständigen interaktiven Aufbau einer gemeinsamen Wirklichkeit sind Frau und Mann als zwei Subjekte mit ihren jeweils subjektiven Wirklichkeiten und ihren gegengeschlechtlichen Körpern zu einem heterosexuellen Paar verbunden. Die oben erwähnten Auf- und Abwärtseffekte, die man bei somatoformen Störungen postuliert (Langewitz et al. 2003:

754ff.), gewährleisten vertikale Zeichenflüsse innerhalb eines Partners; dabei treten physiologischer Weise alle drei Systemebenen in Beziehung zueinander.

Durch diese Koppelung zweier Situationskreise lässt sich darlegen, wie bei der Sexualität das Verhalten des einen Partners auf jeder seiner Systemebenen „Stimulator für physiologische und biochemische Abläufe im Körper des anderen und umgekehrt“ sein kann (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 184). Dadurch ist beispielsweise von der biologischen Ebene eines Partners über die intersubjektive Brücke der gekoppelten Situationskreise ein Zeichenfluss zum anderen Partner möglich, wo er durch Abwärtseffekte auf der biologischen Ebene entsprechende Reaktionen hervorrufen kann (Schmid-Tannwald 2001). In analoger Weise war die Koppelung zweier Situationskreise zur Beschreibung der Arzt-Patienten-Beziehung entwickelt und als „diagnostisch-therapeutischer Zirkel“ bezeichnet worden; die Erkrankung des Patienten bildet dabei die „gemeinsame Sache“ (von Uexküll, Th. und Wesiack 1998: 414ff.).

Systemtheoretisch betrachtet bilden die beiden Subjekte zusammen ein System, das mehr ist als die Summe seiner Teile (Ehrenfels 1890). Durch die sich komplementär ergänzenden anatomisch-physiologischen Strukturen bringt es emergente Eigenschaften hervor, wobei nur die heterosexuelle Zweierbeziehung die grundsätzliche Fähigkeit zur natürlichen Zeugung neuer Menschen besitzt; d.h. nur aus dem beschriebenen bio-psycho-sozialen Suprasystem Frau und Mann kann auf natürlichem Wege ein neuer Mensch als *homo sapiens* und *homo socius* hervorgehen.

Mit der Partnerwahl ist aus einer theoretisch unbegrenzt großen Zahl möglicher Partner einer für die Zweierbeziehung festgelegt und damit die Chromosomenkonstellation der künftigen Eltern. Mit dem Aufbau einer gemeinsamen Wirklichkeit, in der auch die sexuellen Bedürfnisse der Partner abgestimmt werden können, wird dann bei der Befruchtung aus der vorgegebenen Vielzahl möglicher genetischer Konstitutionen für ein gemeinsames Kind, eine ganz konkrete genetische Konstitution in der Zygote materiell realisiert und diese gehört bereits der neuen Generation an.

Stellung der Fertilisation im chronologischen intergenerativen Ablauf

Abschließend soll nun versucht werden, die soeben dargelegte Sicht der Fertilisation als biologisches Ergebnis einer interpersonalen Interaktion in ihren intergenerativen Kontext zu stellen (Abbildung 37):

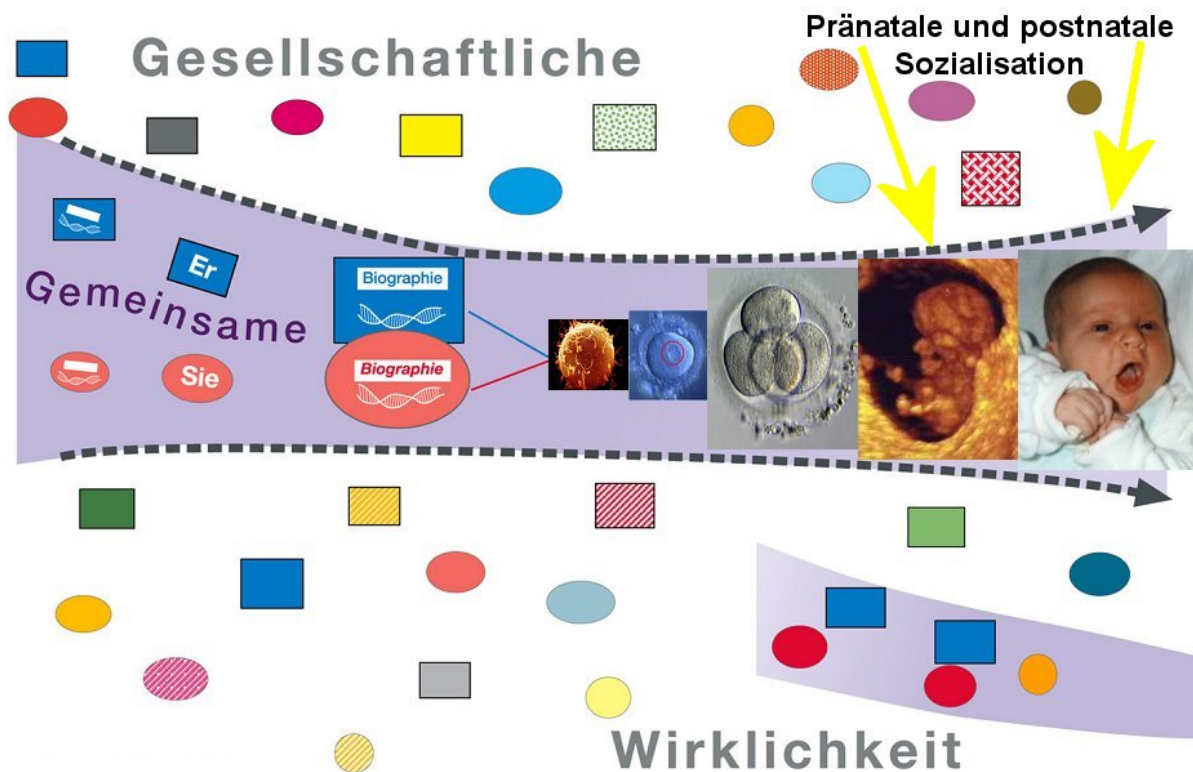


Abbildung 37: Die Stellung der Fertilisation im interpersonellen und intergenerativen Kontext unter Berücksichtigung der sozialen Wirklichkeiten und der biologisch-zellulären Ebene (modifiziert nach Schmid-Tannwald 2001: 261)

Innerhalb der gesellschaftlichen Wirklichkeit, die von allen lebenden Menschen einer Gesellschaft erhalten wird, bauen Frau und Mann nach der Partnerwahl aus ihrer jeweils individuellen Wirklichkeit eine gemeinsame Wirklichkeit auf, in der sie auf natürliche Weise oder heute auch mit Hilfe künstlicher Befruchtung ein eigenes Kind zeugen können. Dieses besitzt sowohl in biosemiotischer als auch in sozialer Hinsicht Subjektcharakter. Der Präimplantationsembryo tritt auf der biologisch-organischen Ebene mit der Mutter in Kontakt, beide tauschen untereinander Signale aus, messen diesen eine Bedeutung bei und treten somit in einen embryo-maternalen Dialog ein (siehe 3.5). Dadurch wird der Zeichenprozess über die Generationengrenzen hinweg fortgeführt.

„Wie aus der Vielheit die Einheit wird, das steht sozusagen bisher unerledigt zwischen den Wissenschaften.“

Johann PLENGE (1919)

5 Zusammenfassung

Die Entstehung eines frühen Säugerembryos aus je einer Ei- und Samenzelle ist ein zell- und molekularbiologisch bedeutsamer Abschnitt des Fortpflanzungsgeschehens und steht wegen der Fülle möglicher biotechnologischer und therapeutischer Anwendungen vor allem in den Bereichen Zelltherapie und Reproduktionsmedizin im Brennpunkt des wissenschaftlichen Interesses. Dieser Abschnitt ereignet sich auf der zellulären Ebene und lässt sich als gameto-embryonaler Übergang zusammenfassen.

Ausgehend von der einleitend dargelegten Auffassung, dass die zeitlich unumkehrbare Generationenabfolge in ihrer Gesamtheit als ein kontinuierlicher Fluss von Zeichenprozessen (Semiosen) angesehen werden kann, stellt sich die Frage, ob der gameto-embryonale Übergang als semiotisches Geschehen interpretierbar ist.

Um diese These zu überprüfen, werden zunächst die Grundlagen der Semiotik, die Entwicklung und das Konzept der Biosemiotik, das allgemeine Modell der Semiose nach KRAMPEN und der aktuelle Stand der naturwissenschaftlichen Forschung zum gameto-embryonalen Übergang dargestellt und die hierbei beschriebenen Strukturen und Prozesse diesem allgemeinen Modell eines semiotischen Prozesses zugeordnet.

Demnach nimmt die Oozyte als Interpret durch einen semiotischen Kanal das Spermium als Zeichenvehikel wahr und das rezipierte Zeichen wird in Form des männlichen Vorkerns im oozytären Organismus repräsentiert. Dieses Ereignis markiert den Subjektwechsel von der reifen Oozyte zur Zygote; der zelluläre Organismus der Zygote entspricht wegen seiner maternalen Herkunft im Wesentlichen dem der Oozyte und wirkt als Interpretant. Dieser stellt über die Repräsentation des Objektes im Interpreten – die DNA-Sequenz – gemäß dem genetischen Kode eine Verbindung zu den Genprodukten her, die als das Objekt der Zeichenrelation anzusehen sind. Noch während der Integration paternaler Anteile in das zu bildende embryonale Genom und dessen Aktivierung beginnt mit den Furchungsteilungen die Entwicklung des neu entstandenen Menschen.

Die methodenkritische Beurteilung ergibt, dass sich die vorgenommene Interpretation als standardisiertes Verfahren zur Anwendung semiotischer Begriffe in der Biologie eignet und

dass der gameto-embryonale Übergang als Zeichenprozess beschrieben werden kann. Daraus folgen Implikationen für verschiedene medizinische und philosophische Fragestellungen.

Besonders die Reprogrammierung im Rahmen der Konstitution und Aktivierung des embryonalen Genoms, die nicht auf der genetischen Ebene, sondern epi-genetisch erfolgt, offenbart die Notwendigkeit eines Subjektes, das seine Umgebung aktiv interpretiert. Die semiotische Analyse zeigt, dass der zelluläre Organismus der Oozyte den Informationsgehalt des paternalen Vorkerns durch den Prozess des „Empfangens“ im Rahmen der epigenetischen Reprogrammierung aktiv verändert. Nicht das Genom bestimmt die Entwicklung des neuen Organismus, sondern die Interpretation des Genoms durch ein zelluläres Subjekt. Konstruktivistische Grundannahmen sind damit bereits auf dieser Ebene des Lebendigen erkennbar.

Die semiotische Interpretation des gameto-embryonalen Übergangs eröffnet ein Verständnis für die Generationenabfolge als Zeichenfluss und lässt damit den einzelnen Menschen als Bindeglied zwischen seinen Eltern und zwischen zwei aufeinander folgenden Generationen erscheinen. Menschliches Leben ist – in immer wiederkehrender Folge – demnach nicht lediglich das Produkt biologischer Abläufe, sondern zugleich das Er-Zeugnis und damit das Zeichen für eine bestimmte, vorausgegangene Paarbeziehung in der menschlichen Sozialwelt. Dieses umfassendere Verständnis menschlichen Lebens nähert sich unserer lebensweltlichen Erfahrung an, begründet eine Sicht des einzelnen Menschen als bio-psycho-soziales Subjekt und fördert damit eine Heilkunde, die sich an den ganzheitlichen Bedürfnissen des Menschen auszurichten hat.

6 Anhang

6.1 Abkürzungsverzeichnis

ADAM	A Disintegrin And Metalloprotease
Bd.	Band
BG	Ausführendes Verhalten
β-HCG	Humanes Chorion Gonadotropin β
bzw.	beziehungsweise
C	Äußerer Kontext
(c)	Innerer Kontext
CD9	Cluster of Differentiation 9
Ch	Kanal
DAG	Diacylglycerol
d.h.	das heißt
DNA	Desoxyribonukleinsäure
ed./eds.	editor/editors
EGF	Epidermal Growth Factor
EPF	Early Pregnancy Factor
ER	Endoplasmatisches Retikulum
f./ff.	und die folgende Seite/und die folgenden Seiten
G	Objekt
G-Protein	Guanin-Nukleotid-Regulationsprotein
gr.	griechisch
Hrsg.	Herausgeber
(I)	Interpretant
IP ₃	Inositol-1,4,5-trisphosphat
LIF	Leukemia Inhibitory Factor
MAP	Mitogenaktivierte Proteinkinase
MPF	Mitose Promotor Faktor
mRNA	Boten-Ribonukleinsäure
(O)	Organismus des Interpreteten
P95	Protein 95
PAF	Platelet Activating Factor
PID	Präimplantationsdiagnostik
PIP ₂	Phosphatidylinositol-4,5-bisphosphat

PKC	Proteinkinase C
PLC	Phospholipase C
pp.	pages
PTK	Protein Tyrosin Kinase
PTP	Protein Tyrosin Phosphatase
R	Rezeptor
(Rbg)	Fähigkeit zu ausführendem Verhalten
(Rg)	Signifikat, Repräsentation des Objekts im Organismus des Interpreten
RNA	Ribonukleinsäure
(Rs)	Signifikant, Repräsentation des Zeichenträgers im Organismus des Interpreten
(Rsg)	Fähigkeit zu Signalverhalten
S	Interpretandum, Signal, Zeichenträger
SG	Signalerzeugendes Verhalten
SP56	Spermien Protein-56
SSW	Schwangerschaftswoche
StVO	Straßenverkehrsordnung
Z	Semieose
z.B.	zum Beispiel
ZP3	Zona Protein 3

6.2 Abbildungsnachweis

- Abbildung 1: Modifiziert nach: Riedl, R. (1979) *Biologie der Erkenntnis: Die Stammesgeschichtlichen Grundlagen der Vernunft*. Berlin, Hamburg: Paul Parey; S.210
- Abbildung 2: Konzept: Marty, C., Marty, R. (1992) *99 réponses sur la sémiotique*. Montpellier: CRDP; S.100
- Abbildung 3: Straßenverkehrsordnung (1960) Bundesgesetz vom 6. Juli 1960, mit dem Vorschriften über die Straßenpolizei erlassen werden (StVO, BGBl. Nr. 159/1960): § 41 Abs. 2, Zeichen 250
Konzept: Marty, C., Marty, R. (1992) *99 réponses sur la sémiotique*. Montpellier: CRDP; S.100
- Abbildung 4: Siehe Nachweis zu Abbildung 2
- Abbildung 5: Modifiziert nach: Schmid-Tannwald, I. (2001) Schwangerschaft als Ausdruckszeichen des Subjekts »Frau«. In: Schmid-Tannwald, I., Overdick-Gulden, M. (Hrsg.): *Vorgeburtliche Medizin – zwischen Heilungsauftrag und Selektion*: S.233-270. München: Zuckschwerdt; S.252
- Abbildung 6: Modifiziert nach: Schmidt, R.F., Thews, G. (²⁵1993) *Physiologie des Menschen*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer; S.341
- Abbildung 7: Uexküll, J. von (1980) *Kompositionslehre der Natur. Biologie als undogmatische Naturwissenschaft: Ausgewählte Schriften*. Uexküll, Th. v. (Hrsg.): Frankfurt a.M., Berlin, Wien: Ullstein; S.330
- Abbildung 8: Uexküll, Th. von, Wesiack, W. (³1998) *Theorie der Humanmedizin. Grundlagen ärztlichen Denkens und Handelns*. München, Wien, Baltimore: Urban & Schwarzenberg; S.225
- Abbildung 9: Modifiziert nach: Shannon, C.E., Weaver, W. (1949/1976) *Mathematische Grundlagen der Informationstheorie*. München: Oldenbourg; S.7
- Abbildung 10: Modifiziert nach: Krampen, M. (1997) *Models of semiosis*. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): *Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur*: S.247-287. Berlin, New York: Walter de Gruyter; S.252
- Abbildung 11: Inhalt nach: Krampen, M. (1997) *Models of semiosis*. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): *Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur*: S.247-287. Berlin, New York: Walter de Gruyter
- Abbildung 12: Krampen, M. (1997) *Models of semiosis*. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): *Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur*: S.247-287. Berlin, New York: Walter de Gruyter; S.252

- Abbildung 13: Hauenschild, C. (1993) Fortpflanzung und Sexualität der Tiere. Mannheim, Leipzig, Wien: BI; S.65
- Abbildung 14: Knörr, K., Knörr-Gärtner, H., Beller, F.K., Lauritzen, C., Schuhmann, R.A. (³1989) Geburtshilfe und Gynäkologie: Physiologie und Pathologie der Reproduktion. Berlin, Heidelberg, New York: Springer; S.141
- Abbildung 15: Eisenbach, M. (1999) Sperm chemotaxis. *Reviews of Reproduction* **4**: 56-66; S.60
- Abbildung 16: Hirsch-Kauffmann, M., Schweiger, M. (³1996) Biologie für Mediziner und Naturwissenschaftler. Stuttgart, New York: Thieme; S.269 und S.276
- Abbildung 17: Gilbert, S.F. (⁵1997) Developmental biology. Sunderland, Mass.: Sinauer; S.136
- Abbildung 18: Primakoff, P., Myles, D.G. (2002) Penetration, adhesion, and fusion in mammalian sperm-egg interaction. *Science* **296**: 2183-2185; S.2183
- Abbildung 19: Evans, J.P. (2002) The molecular basis of sperm-oocyte membrane interactions during mammalian fertilization. *Human Reproduction Update* **8**: 297-311; S.306
- Abbildung 20: Deetjen, P., Speckmann, E.-J. (²1994) Physiologie. München, Wien, Baltimore: Urban & Schwarzenberg; S.502
 Modifiziert nach: Wassarman, P.M. (1992) Regulation of mammalian fertilization by gamete adhesion molecules. In: Nieschlag, E., Habenicht, U.F. (eds.): Spermatogenesis, Fertilization, Contraception: Molecular, Cellular and Endocrine Events in Male Reproduction: pp.345-366. Berlin, Heidelberg, New York: Springer
- Abbildung 21: Ben-Yosef, D., Shalgi, R. (1998) Early ionic events in activation of the mammalian egg. *Reviews of Reproduction* **3**: 96-103; S.100
- Abbildung 22: Palermo, G.D., Colombero, L.T., Rosenwaks, Z. (1997) The human sperm centrosome is responsible for normal syngamy and early embryonic development. *Reviews of Reproduction* **2**: 19-27; S.24
- Abbildung 23: Alberts, B., Brady, D., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., Watson, J.D. (³1997) Molekularbiologie der Zelle. Weinheim, New York, Basel: VCH; S.1223
- Abbildung 24: Modifiziert nach Abbildungen der Epigenomics AG. Die Wiedergabe erfolgt mit freundlicher Genehmigung der Epigenomics AG.
<http://www.epigenomics.com>
- Abbildung 25: Modifiziert nach: Dean, W., Santos, F., Reik, W. (2003) Epigenetic reprogramming in early mammalian development and following somatic nuclear transfer. *Seminars in Cell and Developmental Biology* **14**: 93-100; S.97
- Abbildung 27: Konzept: Krampen, M. (1997) Models of semiosis. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den

zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur: S.247-287. Berlin, New York: Walter de Gruyter; S.252

Abbildung 29: Konzept: Krampen, M. (1997) Models of semiosis. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur: S.247-287. Berlin, New York: Walter de Gruyter; S.260

Abbildung 30: Siehe Nachweis zu Abbildung 27

Abbildung 31: Siehe Nachweis zu Abbildung 2

Abbildung 32: Siehe Nachweis zu Abbildung 27

Abbildung 33: Siehe Nachweis zu Abbildung 29

Abbildung 34: Siehe Nachweis zu Abbildung 27

Abbildung 35: Schmid-Tannwald, I. (2005) Persönliche Mitteilung.

Abbildung 36: Schmid-Tannwald, I. (2001) Schwangerschaft als Ausdruckszeichen des Subjekts »Frau«. In: Schmid-Tannwald, I., Overdick-Gulden, M. (Hrsg.): Vorgeburtliche Medizin – zwischen Heilungsauftrag und Selektion: S.233-270. München: Zuckschwerdt; S.263

Konzept: von Uexküll, Th. und Wesiack, W.

Modifiziert: Schmid-Tannwald, I.

Graphik: Gräfin Yorck von Wartenburg, S.

Abbildung 37: Modifiziert von Schmid-Tannwald, I. nach: Schmid-Tannwald, I. (2001) Schwangerschaft als Ausdruckszeichen des Subjekts »Frau«. In: Schmid-Tannwald, I., Overdick-Gulden, M. (Hrsg.): Vorgeburtliche Medizin – zwischen Heilungsauftrag und Selektion: S.233-270. München: Zuckschwerdt; S.261

Konzept: Schmid-Tannwald, I.

Graphik: Gräfin Yorck von Wartenburg, S.

6.3 Bibliographie

Werden hinter den Namen der Autoren zwei durch Schrägstrich getrennte Jahreszahlen angeführt, so gibt die vordere das Jahr der Erstveröffentlichung an. Diese Jahreszahl wird auch im Text angegeben, um eine zeitliche Einordnung der zitierten Position zu ermöglichen. Die zweite Zahl gibt das Erscheinungsjahr derjenigen Ausgabe an, nach der zitiert wurde. Eine hochgestellte arabische Zahl vor dem Erscheinungsjahr weist gegebenenfalls die zitierte Auflage nach.

Bei wörtlichen Zitaten werden Hervorhebungen im Originaltext entsprechend wiedergegeben; die Seitenzahl der zitierten Passage steht durch einen Doppelpunkt getrennt hinter der Jahresangabe. Im fortlaufenden Text werden die meisten fremdsprachigen Originalzitate der besseren Lesbarkeit halber in deutscher Übersetzung wiedergegeben; diese wurde vom Autor der vorliegenden Arbeit besorgt.

1. Abbott, A.L., Ducibella, T. (2001) Calcium and the control of mammalian cortical granule exocytosis. *Frontiers in Bioscience* **6**: D792-D806
2. Adler, J. (1966) Chemotaxis in bacteria. *Science* **153**: 708-716
3. Arnim, A. von (1994) Das Wunderknäuel. In: Uexküll, Th. v., Fuchs, M., Müller-Braunschweig, H., Johnen, R. (Hrsg.): *Subjektive Anatomie: Theorie und Praxis körperbezogener Psychotherapie*: S.101-117. Stuttgart, New York: Schattauer
4. Asboth, G., Phaneuf, S., Europe-Finner, G.N., Toth, M., Lopez Bernal, A. (1996) Prostaglandin E₂ activates phospholipase C and elevates intracellular calcium in cultured myometrial cells: involvement of EP₁ and EP₃ receptor subtypes. *Endocrinology* **137**: 2572-2579
5. Austin, C.R. (1952) The "capacitation" of mammalian sperm. *Nature* **170**: 326
6. Austin, C.R. (1985) Sperm maturation in the male and female genital tracts. In: Metz, C.B., Monroy, A. (eds.): *Biology of Fertilization*: pp.121-155. New York: Academic press
7. Austin, C.R. (1990) The significance of fertilization. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* **23**: 13-15
8. Balzer, W. (1997) Methodenprobleme der Semiotik. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): *Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur*: S.592-603. Berlin, New York: Walter de Gruyter
9. Barbieri, M. (1981) The ribotype theory on the origin of life. *Journal of Theoretical Biology* **91**: 545-601

10. Barbieri, M. (1985) The semantic theory of evolution. London: Harwood Academic Publishers
11. Barbieri, M. (2003) The organic codes: an introduction to semantic biology. Cambridge, New York: Cambridge University Press
12. Barnea, E.R., Choi, Y.J., Leavis, P.C. (2000) Embryo-maternal signaling prior to implantation. *Early Pregnancy* **4**: 166-175
13. Barros, C., Bedford, J.M., Franklin, L.E., Austin, C.R. (1967) Membrane vesiculation as a feature of the mammalian acrosome reaction. *Journal of Cell Biology* **34**: C1-C5
14. Bateson, G. (1985) Ökologie des Geistes. Anthropologische, psychologische, biologische und epistemologische Perspektiven. Frankfurt a.M.: Suhrkamp
15. Bateson, G., Bateson, M.C. (1993) Wo Engel zögern: Unterwegs zu einer Epistemologie des Heiligen. Frankfurt a.M.: Suhrkamp
16. Beaujean, N., Hartshorne, G., Cavilla, J., Taylor, J., Gardner, J., Wilmut, I., Meehan, R., Young, L. (2004) Non-conservation of mammalian preimplantation methylation dynamics. *Current Biology* **14**: R266-R267
17. Beauvoir, S. de (1951) Das andere Geschlecht: Sitte und Sexus der Frau. Reinbek: Rowohlt
18. Bedford, J.M. (1998) Mammalian fertilization misread? Sperm penetration of the eutherian zona pellucida is unlikely to be a lytic event. *Biology of Reproduction* **59**: 1275-1287
19. Beier, H.M. (1998) Entwicklung und Differenzierung des Embryos: Von der Fertilisation zur Implantation. *Gynäkologie* **31**: 307-315
20. Ben-Yosef, D., Shalgi, R. (1998) Early ionic events in activation of the mammalian egg. *Reviews of Reproduction* **3**: 96-103
21. Berger, P.L., Kellner, H. (1965) Die Ehe und die Konstruktion der Wirklichkeit. *Soziale Welt* **16**: 220-235
22. Berger, P.L., Luckmann, T. (1969/¹⁹2003) Die gesellschaftliche Konstruktion der Wirklichkeit. Frankfurt a.M.: Fischer
23. Berkeley, G. (1710/1982) A treatise concerning the principles of human knowledge. Winkler, K. (editor) Indianapolis: Hackett Publishing Company
24. Boom, H. van den (1981) Der Ursprung der Peirceschen Zeichentheorie. *Zeitschrift für Semiotik* **3**: 23-39
25. Bouska, W., Leue, A. (¹⁹2001) Straßenverkehrs-Ordnung: StVO; Textausgabe mit Erläuterungen, allgemeiner Verwaltungsvorschrift zur Straßenverkehrs-Ordnung sowie verkehrsrechtlichen Bestimmungen des Bundes-Immissionsschutzgesetzes. München: Jehle

26. Braga, L.S. (1999) Peirce and biology. *Semiotica* **127**: 5-21
27. Brauckmann, S. (1999) On genes, cells, and memory. *Semiotica* **127**: 151-167
28. Braude, P., Bolton, V., Moore, S. (1988) Human gene expression first occurs between the four- and eight-cell stages of preimplantation development. *Nature* **332**: 459-461
29. Breitbart, H., Naor, Z. (1999) Protein kinases in mammalian sperm capacitation and the acrosome reaction. *Reviews of Reproduction* **4**: 151-159
30. Bulletti, C., de Ziegler, D. (2005) Uterine contractility and embryo implantation. *Current Opinion in Obstetrics & Gynecology* **17**: 265-276
31. Carnap, R. (1986) Einführung in die Philosophie der Naturwissenschaften. Frankfurt a.M., Berlin: Ullstein
32. Chang, M.C. (1951) Fertilizing capacity of spermatozoa deposited in the fallopian tubes. *Nature* **168**: 697-698
33. Chapman, J.C., Michael, S.D. (2003) Proposed mechanism for sperm chromatin condensation/decondensation in the male rat. *Reproductive Biology and Endocrinology* **1**: 20
34. Cowan, C.A., Atienza, J., Melton, D.A., Eggan, K. (2005) Nuclear reprogramming of somatic cells after fusion with human embryonic stem cells. *Science* **309**: 1369-1373
35. Cremer, T., Cremer, C. (2001) Chromosome territories, nuclear architecture and gene regulation in mammalian cells. *Nature Reviews Genetics* **2**: 292-301
36. Cummins, J. (1998) Mitochondrial DNA in mammalian reproduction. *Reviews of Reproduction* **3**: 172-182
37. Darányi, S. (2000) Before language: metaphor and metonymy in chemical reactions. *Semiotica* **130**: 217-241
38. Davis, B.K. (1981) Timing of fertilization in mammals: sperm cholesterol/phospholipid ratio as determinant of capacitation interval. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **78**: 7560-7564
39. Dawkins, R. (1976/1994) Das egoistische Gen. Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum
40. Dean, W., Santos, F., Reik, W. (2003) Epigenetic reprogramming in early mammalian development and following somatic nuclear transfer. *Seminars in Cell and Developmental Biology* **14**: 93-100
41. Deetjen, P., Speckmann, E.-J. (1994) Physiologie. München, Wien, Baltimore: Urban & Schwarzenberg
42. Die Bibel (1980) Gesamtausgabe: Einheitsübersetzung der Heiligen Schrift. Stuttgart: Katholische Bibelanstalt

43. Driel, R. van, Fransz, P.F., Verschure, P.J. (2003) The eukaryotic genome: a system regulated at different hierarchical levels. *Journal of Cell Science* **116**: 4067-4075
44. Duc-Goiran, P., Mignot, T.M., Bourgeois, C., Ferre, F. (1999) Embryo-maternal interactions at the implantation site: a delicate equilibrium. *European Journal of Obstetrics & Gynecology and Reproductive Biology* **83**: 85-100
45. Ducibella, T., Huneau, D., Angelichio, E., Xu, Z., Schultz, R.M., Kopf, G.S., Fissore, R., Madoux, S., Ozil, J.P. (2002) Egg-to-embryo transition is driven by differential responses to Ca²⁺ oscillation number. *Developmental Biology* **250**: 280-291
46. Eberharter, A., Becker, P.B. (2002) Histone acetylation: a switch between repressive and permissive chromatin. *EMBO reports* **3**: 224-229
47. Eco, U. (1976/1987) *Semiotik: Entwurf einer Theorie der Zeichen*. München: Wilhelm Fink
48. Eco, U. (1985) *Semiotik und Philosophie der Sprache*. München: Wilhelm Fink
49. Eder, J., Rembold, H. (1992) Biosemiotics – a paradigm of biology. Biological signalling on the verge of deterministic chaos. *Naturwissenschaften* **79**: 60-67
50. Ehrenfels, C. von (1890/1932) Publikation der Gestaltqualitäten. In: Brod, S.M.: Christian von Ehrenfels zum Gedenken. *Kant-Studien* **37**
51. Eisenbach, M. (1999) Sperm chemotaxis. *Reviews of Reproduction* **4**: 56-66
52. Emmeche, C. (1999) The Sarkar challenge to biosemiotics: is there any information in a cell? *Semiotica* **127**: 273-293
53. Emmeche, C., Hoffmeyer, J. (1991) From language to nature: the semiotic metaphor in biology. *Semiotica* **84**: 1-42
54. Epifano, O., Liang, L.-F., Familiar, M., Moos, M.C., Dean, J. (1995) Coordinate expression of the three zona pellucida genes during mouse oogenesis. *Development* **121**: 1947-1956
55. Euripides (ca. 425 v. Chr./1789) *Andromache*. In: Ammon, C.F. von (Hrsg.): *Hekabe und Andromache: Zwei Trauerspiele*. Erlangen
56. Evans, J.P. (2002) The molecular basis of sperm-oocyte membrane interactions during mammalian fertilization. *Human Reproduction Update* **8**: 297-311
57. Felsenfeld, G., Groudine, M. (2003) Controlling the double helix. *Nature* **421**: 448-453
58. Foerster, H. von (1993) *Wissen und Gewissen: Versuch einer Brücke*. Frankfurt a.M.: Suhrkamp
59. Fraser, L.R., Harrison, R.A.P., Herod, J.E. (1990) Characterization of a decapacitation factor associated with epididymal mouse spermatozoa. *Journal of Reproduction and Fertility* **89**: 135-148

60. Gabius, H.-J. (2000) Biological information transfer beyond the genetic code: the sugar code. *Naturwissenschaften* **87**: 108-121
61. Gilbert, S.F. (⁵1997) *Developmental biology*. Sunderland, Mass.: Sinauer
62. Glasersfeld, E. von (1997) *Radikaler Konstruktivismus: Ideen, Ergebnisse, Probleme*. Frankfurt a.M.: Suhrkamp
63. Goff, A.K. (2002) Embryonic signals and survival. *Reproduction in Domestic Animals* **37**: 133-139
64. Gosden, R.G. (2002) Oogenesis as a foundation for embryogenesis. *Molecular and Cellular Endocrinology* **186**: 149-153
65. Gundersen, G.G., Medill, L., Shapiro, B.M. (1986) Sperm surface proteins are incorporated into the egg membrane and cytoplasm after fertilization. *Developmental Biology* **113**: 207-217
66. Gurdon, J.B., Byrne, J.A. (2003) The first half-century of nuclear transplantation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **100**: 8048-8052
67. Hall, E.T. (1966/1976) *Die Sprache des Raumes*. Düsseldorf: Schwann
68. Hauenschild, C. (1993) *Fortpflanzung und Sexualität der Tiere*. Mannheim, Leipzig, Wien: BI
69. Herrler, A., von Rango, U., Beier, H.M. (2003) Embryo-maternal signalling: how the embryo starts talking to its mother to accomplish implantation. *Reproductive BioMedicine online* **6**: 244-256
70. Heuer, H. (1997) Der taktile Kanal. In: Posner R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): *Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur*: S.300-306. Berlin, New York: Walter de Gruyter
71. Hoffmeyer, J. (1996) *Signs of meaning in the universe*. Bloomington, Indianapolis: Indiana University Press
72. Hoffmeyer, J. (2002) The central dogma: a joke that became real. *Semiotica* **138**: 1-13
73. Hoffmeyer, J. (⁶2003) Molekularbiologie und Genetik in semiotischer Sicht. In: Adler, R.H., Herrmann, K., Köhle, K., Langewitz, W., Schonecke, O.W., Uexküll, Th. v., Wesiack, W. (Hrsg.): *Psychosomatische Medizin*: S.97-106. München, Jena: Urban & Fischer
74. Hoffmeyer, J. (2005) *Biosemiotik. En afhandling om livets tegn og tegnenes liv*. Charlottenlund: Ries
75. Hoffmeyer, J., Emmeche, C. (1991/2005) Code-Duality and the Semiotics of Nature. *Journal of Biosemiotics* **1**: 37-91
76. Huber, J. (in press) Do germline interventions justify the restriction of reproductive autonomy? In: Niewöhner, J., Tannert, C. (eds.): *Gene therapy – prospective technology assessment in its societal context*. Amsterdam: Elsevier

77. Huber, J., Kummer, C. (in press a) Leben. In: Brugger, W. (Hrsg.): Philosophisches Wörterbuch. Freiburg, Basel, Wien: Herder
78. Huber, J., Kummer, C. (in press b) Organismus. In: Brugger, W. (Hrsg.): Philosophisches Wörterbuch. Freiburg, Basel, Wien: Herder
79. Husserl, E. (1936/1977) Die Krisis der europäischen Wissenschaften und die transzendente Phänomenologie: Eine Einleitung in die phänomenologische Philosophie. Ströker, E. (Hrsg.). Hamburg: Meiner
80. Inoue, N., Ikawa, M., Isotani, A., Okabe, M. (2005) The immunoglobulin superfamily protein Izumo is required for sperm to fuse with eggs. *Nature* **434**: 234-238
81. Jaenisch, R., Bird, A. (2003) Epigenetic regulation of gene expression: how the genome integrates intrinsic and environmental signals. *Nature Genetics* **33**: 245-254
82. Ji, S. (2002) Microsemiotics of DNA. *Semiotica* **138**: 15-42
83. Johnson, M.H. (2005) The problematic in-vitro embryo in the age of epigenetics. *Reproductive BioMedicine online* **10**: 88-96
84. Jones, P.A., Takai, D. (2001) The role of DNA methylation in mammalian epigenetics. *Science* **293**: 1068-1070
85. Kant, I. (1787/1977): Kritik der reinen Vernunft. In: Weischedel, W. (Hrsg.) Immanuel Kant: Werke in zwölf Bänden. Frankfurt a.M.: Suhrkamp
86. Kaufman, M.H., Barton, S.C., Surani, M.A. (1977) Normal postimplantation development of mouse parthenogenetic embryos to the forelimb bud stage. *Nature* **265**: 53-55
87. Kaufmann, M., Costa, S.D., Scharl, A. (2002) Die Gynäkologie. Berlin, Heidelberg, New York: Springer
88. Kawade, Y. (1996) Molecular biosemiotics: molecules carry out semiosis in living systems. *Semiotica* **111**: 195-215
89. Kline, D., Stewart-Savage, J. (1994) The timing of cortical granule fusion, content dispersal, and endocytosis during fertilization of the hamster egg: an electrophysiological and histochemical study. *Developmental Biology* **162**: 277-287
90. Knörr, K., Knörr-Gärtner, H., Beller, F.K., Lauritzen, C., Schuhmann, R.A. (1989) Geburtshilfe und Gynäkologie: Physiologie und Pathologie der Reproduktion. Berlin, Heidelberg, New York: Springer
91. Kono, T., Obata, Y., Wu, Q., Niwa, K., Ono, Y., Yamamoto, Y., Park, E.S., Seo, J.S., Ogawa, H. (2004) Birth of parthenogenetic mice that can develop to adulthood. *Nature* **428**: 860-864
92. Koshland, D.E., Jr. (1980) Bacterial chemotaxis in relation to neurobiology. *Annual Review of Neuroscience* **3**: 43-75

93. Krampen, M. (1997) Models of semiosis. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur: S.247-287. Berlin, New York: Walter de Gruyter
94. Krampen, M., Oehler, K., Uexküll, Th. v., Posner R., Kalkofen, H. (1979) Semiotische Klassiker des 20. Jahrhunderts. *Zeitschrift für Semiotik* **1**: 7-91
95. Krawetz, S.A. (2005) Paternal contribution: new insights and future challenges. *Nature Reviews Genetics* **6**: 633-642
96. Krohs, U. (2004) Eine Theorie biologischer Theorien: Status und Gehalt von Funktionsaussagen und informationstheoretischen Modellen. Berlin: Springer
97. Kühn, A. (¹⁷1969) Grundriß der allgemeinen Zoologie. Stuttgart: Thieme
98. Kull, K. (1999) Biosemiotics in the twentieth century: a view from biology. *Semiotica* **127**: 415-431
99. Landwehr, K. (1997) Der optische Kanal. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur: S.288-294. Berlin, New York: Walter de Gruyter
100. Langewitz, W., Degen, L., Schächinger, H. (⁶2003) Funktionelle Störungen – somatoforme Störungen. In: Adler, R.H., Herrmann, K., Köhle, K., Langewitz, W., Schonecke, O.W., Uexküll, Th. v., Wesiack, W. (Hrsg.): Psychosomatische Medizin: S.749-795. München, Jena: Urban & Fischer
101. Latham, K.E., Schultz, R.M. (2001) Embryonic genome activation. *Frontiers in Bioscience* **6**: D748-D759
102. Leeuwenhoek, A. van (1685) An Abstract of a Letter of Mr. Leeuwenhoeck Fellow of the R. Society, dated March 30th 1685, to the R.S. Concerning Generation by an Insect. *Philosophical Transactions* **15**: 1120-1134
103. Lentz, B.R., Malinin, V., Haque, M.E., Evans, K. (2000) Protein machines and lipid assemblies: current views of cell membrane fusion. *Current Opinion in Structural Biology* **10**: 607-615
104. Lenz, K. (1998) Soziologie der Zweierbeziehung: Eine Einführung. Opladen, Wiesbaden: Westdeutscher Verlag
105. Li, E. (2002) Chromatin modification and epigenetic reprogramming in mammalian development. *Nature Reviews Genetics* **3**: 662-673
106. Lillie, F.R. (1919) Problems of fertilization. Chicago: University of Chicago Press
107. Loke, Y.W., King, A. (1995) Human implantation: cell biology and immunology. Cambridge: Cambridge University Press
108. Löffler, G. (⁴2001) Basiswissen Biochemie mit Pathobiochemie. Berlin, Heidelberg, New York: Springer

109. Lumsden, C.J. (1986) The gene and the sign: giving structure to postmodernity. *Semiotica* **62**: 191-206
110. Lux, R., Shi, W. (2004) Chemotaxis-guided movements in bacteria. *Critical Reviews in Oral Biology and Medicine* **15**: 207-220
111. Ma, J., Svoboda, P., Schultz, R.M., Stein, P. (2001) Regulation of zygotic gene activation in the preimplantation mouse embryo: global activation and repression of gene expression. *Biology of Reproduction* **64**: 1713-1721
112. Mann, P.L., Waterman, R.E. (1998) Glycocoding as an information management system in embryonic development. *Acta Anatomica* **161**: 153-161
113. Martin, K.L. (2000) Nutritional and metabolic requirements of early cleavage stage embryos and blastocysts. *Human Fertility* **3**: 247-254
114. Masters, W.H., Johnson, V.E. (1970) Die sexuelle Reaktion. Reinbeck: Rowohlt
115. Maturana, H.R., Varela, F.J. (1990) Der Baum der Erkenntnis: Die biologischen Wurzeln des menschlichen Erkennens. München: Goldmann
116. Mayer, W., Niveleau, A., Walter, J., Fundele, R., Haaf, T. (2000a) Demethylation of the zygotic paternal genome. *Nature* **403**: 501-502
117. Mayer, W., Smith, A., Fundele, R., Haaf, T. (2000b) Spatial separation of parental genomes in preimplantation mouse embryos. *Journal of Cell Biology* **148**: 629-634
118. Mbizvo, M.T., Burkman, L.J., Alexander, N.J. (1990) Human follicular fluid stimulates hyperactivated motility in sperm. *Fertility and Sterility* **54**: 708-712
119. Miyamoto, K., Ushijima, T. (2005) Diagnostic and therapeutic applications of epigenetics. *Japanese Journal of Clinical Oncology* **35**: 293-301
120. Mühlfeld, C. (1982) Ehe und Familie. Opladen: Westdeutscher Verlag
121. Mutius, H.-G. von (1978) Der Kainiterstammbaum Genesis 4/17-24 in der jüdischen und christlichen Exegese. Hildesheim, New York: Georg Olms Verlag
122. Nöth, W. (2000) Handbuch der Semiotik. Stuttgart, Weimar: Metzler
123. Nöth, W. (2005) Semiotics for biologists. *Journal of Biosemiotics* **1**: 195-211
124. Oeming, M. (1998) Biblische Hermeneutik: Eine Einführung. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft
125. Pacheco-Trigon, S., Hennequet-Antier, C., Oudin, J.F., Piumi, F., Renard, J.P., Duranthon, V. (2002) Molecular characterization of genomic activities at the onset of zygotic transcription in mammals. *Biology of Reproduction* **67**: 1907-1918

126. Palermo, G.D., Colombero, L.T., Rosenwaks, Z. (1997) The human sperm centrosome is responsible for normal syngamy and early embryonic development. *Reviews of Reproduction* **2**: 19-27
127. Peirce, C.S. (1931-58) Collected Papers. Hartshorne, C., Weiss, P., Burks, A.W. (eds.). Cambridge, Mass.: Harvard University Press (Die Angaben beziehen sich auf Bände und Paragraphen.)
128. Peirce, C.S. (1970) Schriften. Kloesel, C., Pape, H. (Hrsg.). Frankfurt a.M.: Suhrkamp
129. Peirce, C.S. (1991) Schriften zum Pragmatismus und Pragmatizismus. Frankfurt a.M.: Suhrkamp
130. Perreault, S.D. (1990) Regulation of sperm nuclear reactivation during fertilization. In: Bavister, B.D., Cummins, J., Roldan, E.R.S. (eds.): Fertilization in Mammals: pp.285-296. Norwell, Mass.: Serono Symposia
131. Pesce, M., Schöler, H.R. (2001) Oct-4: gatekeeper in the beginnings of mammalian development. *Stem Cells* **19**: 271-278
132. Piaget, J. (1936/1969) Das Erwachen der Intelligenz beim Kinde. Stuttgart: Klett
133. Piaget, J. (1937/1975) Der Aufbau der Wirklichkeit beim Kinde. In: Gesammelte Werke. Bd. 2. Stuttgart: Klett
134. Plenge, J. (1919) Drei Vorlesungen über die allgemeine Organisationslehre. Essen: Baedeker
135. Ponzio, A. (2004) Dialogism and biosemiotics. *Semiotica* **150**: 39-60
136. Posner, R. (1997) Pragmatics. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur: S.219-246. Berlin, New York: Walter de Gruyter
137. Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (1997) Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur. Berlin, New York: Walter de Gruyter
138. Primakoff, P., Myles, D.G. (2000) The ADAM gene family: surface proteins with adhesion and protease activity. *Trends in Genetics* **16**: 83-87
139. Primakoff, P., Myles, D.G. (2002) Penetration, adhesion, and fusion in mammalian sperm-egg interaction. *Science* **296**: 2183-2185
140. Reik, W., Dean, W. (2001) DNA methylation and mammalian epigenetics. *Electrophoresis* **22**: 2838-2843
141. Reik, W., Dean, W. (2003) Silent clones speak up. *Nature* **423**: 390-391
142. Reik, W., Walter, J. (2001) Evolution of imprinting mechanisms: the battle of the sexes begins in the zygote. *Nature Genetics* **27**: 255-256

143. Rideout III, W.M., Eggan, K., Jaenisch, R. (2001) Nuclear cloning and epigenetic reprogramming of the genome. *Science* **293**: 1093-1098
144. Rohen, J.W., Lütjen-Drecoll, E. (2002) Funktionelle Embryologie: Die Entwicklung der Funktionssysteme des menschlichen Organismus. Stuttgart: Schattauer
145. Rothschild, F.S. (1962) Laws of symbolic mediation in the dynamics of self and personality. *Annals of the New York Academy of Sciences* **96**: 774-784
146. Runft, L.L., Jaffe, L.A., Mehlmann, L.M. (2002) Egg activation at fertilization: where it all begins. *Developmental Biology* **245**: 237-254
147. Schmid-Tannwald, I. (2001) Schwangerschaft als Ausdruckszeichen des Subjekts »Frau«. In: Schmid-Tannwald, I., Overdick-Gulden, M. (Hrsg.): Vorgeburtliche Medizin – zwischen Heilungsauftrag und Selektion: S.233-270. München: Zuckschwerdt
148. Schmidt, S.J. (1987) Der Diskurs des Radikalen Konstruktivismus. Frankfurt a.M.: Suhrkamp
149. Schneider, H., Brueckner, M. (2000) Of mice and men: dissecting the genetic pathway that controls left-right asymmetry in mice and humans. *American Journal of Medical Genetics* **97**: 258-270
150. Schopenhauer, A. (1844/1977) Die Welt als Wille und Vorstellung II. In: Zürcher Ausgabe. Werke in zehn Bänden. Bd. 4. Zürich: Diogenes
151. Schönbacher, G. (1998) Der Placebo-Effekt in biosemiotischer Sicht. *Forschende Komplementärmedizin und klassische Naturheilkunde* **5**: 18-22
152. Schultz, R.M. (2002) The molecular foundations of the maternal to zygotic transition in the preimplantation embryo. *Human Reproduction Update* **8**: 323-331
153. Schultz, R.M., Davis, W. Jr., Stein, P., Svoboda, P. (1999) Reprogramming of gene expression during preimplantation development. *Journal of Experimental Zoology* **285**: 276-282
154. Schütz, A. (1971): Das Problem der sozialen Wirklichkeit. In: Gesammelte Aufsätze. Bd. 1. Den Haag: Nijhoff
155. Schütz, A., Luckmann, T. (1975/1979) Strukturen der Lebenswelt. Bd. 1. Frankfurt a.M.: Suhrkamp
156. Schwarz, S. (1992) Die verratene Menschenwürde: Abtreibung als philosophisches Problem. Köln: Communio
157. Sebeok, T.A. (1992) Biosemiotics: the semiotic web 1991. Berlin, New York: Mouton de Gruyter
158. Sebeok, T.A. (2001) Biosemiotics: its roots, proliferation, and prospects. In: Global Semiotics: pp.31-43. Bloomington, Indianapolis: Indiana University Press

159. Sebeok, T.A., Danesi, M. (2000) The forms of meaning: modeling systems theory and semiotic analysis. Berlin, New York: Mouton de Gruyter
160. Seidel, J. (2001) Das Genom als Quelle-Katalog. *Stimmen der Zeit* **9**: 591-600
161. Sengoku, K., Tamate, K., Horikawa, M., Takaoka, Y., Ishikawa, M., Dukelow, W.R. (1995) Plasma membrane block to polyspermy in human oocytes and preimplantation embryos. *Journal of Reproduction and Fertility* **105**: 85-90
162. Sharov, A.A. (1998) From cybernetics to semiotics in biology. *Semiotica* **120**: 403-419
163. Shi, W., Zakhartchenko, V., Wolf, E. (2003) Epigenetic reprogramming in mammalian nuclear transfer. *Differentiation* **71**: 91-113
164. Solís, D., Jiménez-Barbero, J., Kaltner, H., Romero, A., Siebert, H.-C., Lieth, C.-W. von der, Gabius, H.-J. (2001) Towards defining the role of glycans as hardware in information storage and transfer: basic principles, experimental approaches and recent Progress. *Cells Tissues Organs* **168**: 5-23
165. Solter, D., Evsikov, A., Peaston, A., de Vries, W., Holbrook, A., Knowles, B. (2005) The oocyte as a reprogramming milieu. Abstract. *The Society for the Study of Reproduction: 38th Annual Meeting*. Quebec City, Canada
166. Spehr, M., Gisselmann, G., Poplawski, A., Riffell, J.A., Wetzell, C.H., Zimmer, R.K., Hatt, H. (2003) Identification of a testicular odorant receptor mediating human sperm chemotaxis. *Science* **299**: 2054-2058
167. Strube, G., Lazarus, G. (1997) Der akustische Kanal. In: Posner R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): *Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur*: S.294-300. Berlin, New York: Walter de Gruyter
168. Suarez, A. (1990) Hydatidiform moles and teratomas confirm the human identity of the preimplantation embryo. *The Journal of Medicine and Philosophy* **15**: 627-635
169. Suarez, S.S. (2001) Carbohydrate-mediated formation of the oviductal sperm reservoir in mammals. *Cells Tissues Organs* **168**: 105-112
170. Suarez, S.S., Katz, D.F., Owen, D.H., Andrew, J.B., Powell, R.L. (1991) Evidence for the function of hyperactivated motility in sperm. *Biology of Reproduction* **44**: 375-381
171. Sutovsky, P., Moreno, R.D., Ramalho-Santos, J., Dominko, T., Simerly, C., Schatten, G. (1999) Ubiquitin tag for sperm mitochondria. *Nature* **402**: 371-372
172. Tembrock, G. (1971) *Grundriß der Verhaltenswissenschaften*. Berlin: Akademie-Verlag
173. Trounson, A., Anderiesz, C., Jones, G. (2001) Maturation of human oocytes in vitro and their developmental competence. *Reproduction* **121**: 51-75

174. Turner, B.M. (2000) Histone acetylation and an epigenetic code. *Bioessays* **22**: 836-845
175. Uexküll, J. von, Kriszat, G. (1936/1970) Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Frankfurt a.M.: Fischer
176. Uexküll, Th. von (1979) Die Zeichenlehre Jacob von Uexkülls. *Zeitschrift für Semiotik* **1**: 37-47
177. Uexküll, Th. von (1991) Psychosomatik auf der Suche nach dem verlorenen lebenden Körper. *Psychotherapie, Psychosomatik, medizinische Psychologie* **41**: 482-488
178. Uexküll, Th. von (1993) Das Modell der Biosemiotik. In: Plassmann, R. (Hrsg.): Psychoanalyse, Philosophie, Psychosomatik. Paradigmen von Erkenntnis und Beziehung: S.45-64. Aachen: Shaker
179. Uexküll, Th. von (1997) Biosemiose. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur: S.447-457. Berlin, New York: Walter de Gruyter
180. Uexküll, Th. von (1999) The relationship between semiotics and mechanical models of explanation in the life science. *Semiotica* **127**: 647-655
181. Uexküll, Th. von (2001) Units of survival. *Semiotica* **134**: 103-106
182. Uexküll, Th. von, Geigges, W., Herrmann, J.M. (1997) Endosemiose. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur: S.464-487. Berlin, New York: Walter de Gruyter
183. Uexküll, Th. von, Langewitz, W. (⁶2003) Das Placebo-Phänomen. In: Adler, R.H., Herrmann, K., Köhle, K., Langewitz, W., Schonecke, O.W., Uexküll, Th. v., Wesiack, W. (Hrsg.): Psychosomatische Medizin: S.311-319. München, Jena: Urban & Fischer
184. Uexküll, Th. von, Wesiack, W. (⁵1996) Wissenschaftstheorie: ein bio-psycho-soziales Modell. In: Adler, R.H., Herrmann, K., Köhle, K., Schonecke, O.W., Uexküll, Th. v., Wesiack, W. (Hrsg.): Psychosomatische Medizin: S.13-52. München, Berlin, New York: Urban & Schwarzenberg
185. Uexküll, Th. von, Wesiack, W. (³1998) Theorie der Humanmedizin. Grundlagen ärztlichen Denkens und Handelns. München, Wien, Baltimore: Urban & Schwarzenberg
186. Uexküll, Th. von, Wesiack, W. (⁶2003) Integrierte Medizin als Gesamtkonzept der Heilkunde: ein bio-psycho-soziales Modell. In: Adler, R.H., Herrmann, K., Köhle, K., Langewitz, W., Schonecke, O.W., Uexküll, Th. v., Wesiack, W. (Hrsg.): Psychosomatische Medizin: S.3-42. München, Jena: Urban & Fischer
187. Vico, G. (1710/1979) De antiquissima Italorum sapientia liber primus. Otto, S., Viechtbauer, H. (Hrsg.). München: Fink

188. Waddington, C.H. (1957) *The strategy of the genes*. London: Allen & Unwin
189. Wakayama, T., Yanagimachi, R. (2001) Mouse cloning with nucleus donor cells of different age and type. *Molecular Reproduction and Development* **58**: 376-383
190. Wassarman, P.M. (1999) Mammalian fertilization: molecular aspects of gamete adhesion, exocytosis, and fusion. *Cell* **96**: 175-183
191. Wassarman, P.M., Jovine, L., Litscher, E.S. (2001) A profile of fertilization in mammals. *Nature Cell Biology* **3**: E59-E64
192. Watson, A.J., Barcroft, L.C. (2001) Regulation of blastocyst formation. *Frontiers in Bioscience* **6**: D708-D730
193. Weismann, A. (1902) *Vorträge über Descendenztheorie gehalten an der Universität zu Freiburg im Breisgau*. Jena: Fischer
194. Weizsäcker, C.F. von (1987) Viktor v. Weizsäcker zwischen Physik und Philosophie. In: Hahn, P., Jacob, W. (Hrsg.): *Viktor von Weizsäcker zum 100. Geburtstag*: S.9-22. Berlin, Heidelberg
195. Wiener, N. (1963) *Kybernetik, Regelung und Nachrichtenübertragung im Lebewesen und der Maschine*. Düsseldorf: Econ
196. Williams, C.J. (2002) Signalling mechanisms of mammalian oocyte activation. *Human Reproduction Update* **8**: 313-321
197. Wilmut, I., Beaujean, N., Sousa, P.A. de, Dinnyes, A., King, T.J., Paterson, L.A., Wells, D.N., Young, L.E. (2002) Somatic cell nuclear transfer. *Nature* **419**: 583-586
198. Wilson, W.L., Oliphant, G. (1987) Isolation and biochemical characterization of the subunits of the rabbit sperm acrosome stabilizing factor. *Biology of Reproduction* **37**: 159-169
199. Wittgenstein, L. (1953/1967) *Philosophische Untersuchungen*. Frankfurt a.M.: Suhrkamp
200. Wolffe, A.P., Matzke, M.A. (1999) Epigenetics: regulation through repression. *Science* **286**: 481-486
201. Wuketits, F.M. (1997) Anthroposemiose. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): *Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur*: S.532-548. Berlin, New York: Walter de Gruyter
202. Yanagimachi, R. (1984) Zona-free hamster eggs: their use in assessing fertilization capacity and examining chromosomes of human spermatozoa. *Gamete Research* **10**: 178-232
203. Yanagimachi, R. (1994) Mammalian fertilization. In: Knobil, E., Neill, J.D. (eds.): *The physiology of reproduction*: pp.189-317. New York: Raven Press

204. Yates, F.E. (1997) Microsemiosis. In: Posner, R., Robering, K., Sebeok, T.A. (Hrsg.): Handbuch Semiotik: Ein Handbuch zu den zeichentheoretischen Grundlagen von Natur und Kultur: S.457-464. Berlin, New York: Walter de Gruyter
205. Young, L.E., Beaujean, N. (2004) DNA methylation in the preimplantation embryo: the differing stories of the mouse and sheep. *Animal Reproduction Science* **82-83**: 61-78
206. Zeng, Y., Clark, E.N., Florman, H.M. (1995) Sperm membrane potential: hyperpolarisation during capacitation regulates zona pellucida-dependent acrosomal secretion. *Developmental Biology* **171**: 554-563

DANKSAGUNG

Nach Beendigung dieser Arbeit gilt mein ganz besonderer Dank:

Herrn **Prof. Dr. Ingolf SCHMID-TANNWALD** für die Überlassung dieses äußerst reizvollen Themas, das mir wichtige Aspekte der theoretischen Medizin eröffnete und zugleich meinem Interesse an philosophischen Fragestellungen entgegenkam. Während der intensiven und sehr persönlichen Betreuung vermittelte er mir die fundamentale Bedeutung eines lebensweltlich orientierten Menschenbildes in der Medizin, wie es die phänomenologische Soziologie nahe legt. Außerdem verdeutlichte er mir konkrete Anwendungsmöglichkeiten des bio-psycho-sozialen Modells des Menschen nach Thure VON UEXKÜLL und WESIACK im Fach Gynäkologie und Geburtshilfe.

Dem Klinikdirektor Herrn **Prof. Dr. Klaus FRIESE** für die Möglichkeit, die vorliegende Arbeit an seinem Institut zu erstellen.

Herrn **Prof. Dr. Dr. h.c. Thure VON UEXKÜLL**, der die vorliegende Arbeit bereits in einem sehr frühen Stadium durch konstruktive Kritik bereicherte. Er verwies dabei auf die kreisförmige Struktur biologischer Zeichenprozesse und die Wichtigkeit von „Bedeutungssprüngen“ zwischen den Systemebenen. Ihm ist es daher zu verdanken, dass die wechselseitige Bezogenheit interzellulärer Prozesse zu den übrigen Systemebenen in der vorliegenden Arbeit ausreichend betont wurde.

Herrn **Prof. Martin KRAMPEN Ph. D.**, der mit seinem allgemeinen Modell semiotischer Prozesse ein wesentliches Element zu diesem Forschungsprojekt beigetragen hat. Schon zu Beginn der Arbeit beurteilte er das Vorhaben positiv und begleitete ihre Entstehung wohlwollend.

Herrn **Dr. Werner GEIGGES**, der die Arbeit kurz vor ihrer Fertigstellung mit seinen Anregungen sehr bereicherte.

Meiner **Familie** und vor allem meinen **Eltern**, die mir jede erdenkliche Unterstützung zuteil werden lassen. Bewundernswert ist ihre Fähigkeit aktiv Anteil zu nehmen, beständig Interesse zu zeigen und so Kraft und Motivation zu vermitteln. Außerdem möchte ich meinem Bruder **Christian** herzlich danken, der mir häufig den richtigen Weg gewiesen hat und diesen meist ein paar Schritte vorausgegangen ist. Meine Verlobte **Carolin Lagally** hat mir durch ihr positives Wesen und ihre uneingeschränkte Unterstützung den erfolgreichen Abschluss der Arbeit wesentlich erleichtert.

VERÖFFENTLICHUNGEN

Teilergebnisse der vorliegenden Arbeit wurden mit Genehmigung des Promotionsausschusses als Originalarbeit in der internationalen Fachzeitschrift „Journal of Biosemiotics“ und als Buchbeitrag zur Veröffentlichung angenommen. Außerdem wurden sie auf folgendem Kongress vorgestellt:

Originalartikel

Huber, J., Schmid-Tannwald, I. (accepted): Epigenetic construction of the embryonic genome.
Journal of Biosemiotics

Buchbeitrag

Huber, J., Schmid-Tannwald, I. (in press) A biosemiotic approach to epigenetics: constructivist aspects of oocyte-to-embryo transition. In: Introduction to Biosemiotics: the new biological synthesis. Barbieri, M. (ed.) Berlin, Heidelberg, New York: Springer

Vortrag

Huber, J., Schmid-Tannwald, I. (2005) Epigenetic mechanisms following mammalian fertilization reveal basic principles of constructivist epistemology.
5th Gatherings in Biosemiotics, 20th - 24th July
Institute of Ecology and Environmental Biology, University of Urbino
Urbino, Italy

LEBENS LAUF

Persönliche Daten

Name	Johannes Huber
Geboren	21.05.1980 in Bogen
Eltern	Dr. med. Georg Huber; Internist und Rheumatologe Dr. med. Renate Huber, geb. Rümpler; Allgemeinärztin
Geschwister	Christian Huber; Arzt am Universitätsklinikum Hamburg-Eppendorf
Nationalität	Deutsch

Schulische Ausbildung

1986 - 1990	Grundschule St. Jakob, Straubing
1990 - 1999	Johannes-Turmair-Gymnasium, Straubing
1999	Abitur (Gesamtnote 1,0)

Studium der Humanmedizin

1999 - 2005	Vorklinischer und klinischer Studienabschnitt, Ludwig-Maximilians-Universität, München
02 - 03/2003	Famulatur im Cho Ray Hospital in Ho Chi Minh Stadt, Vietnam
08/2003	Visiting Scholar im University of Washington Medical Center in Seattle, USA
11/2005	Ärztliche Prüfung (Gesamtnote 1,99)
11/2005	Approbation als Arzt

Studium der Philosophie

2001 - 2004	Grund- und Hauptstudium, Hochschule für Philosophie S.J., München
02/2003	Bakkalaureat (Gesamtnote 1,88)
seit 2006	Promotionsstudium, Hochschule für Philosophie S.J., München

Preise und Stipendien

1997 und 1998	Bundeswettbewerb Mathematik (2. Preis der zweiten Wettbewerbsrunde)
1999	Buchpreis des Fonds der Chemischen Industrie
1999 - 2005	Stipendium nach dem Bayerischen Begabtenförderungsgesetz
2005	Stipendium nach dem Bayerischen Eliteförderungsgesetz mit Förderung im Max Weber-Programm der Studienstiftung des deutschen Volkes
2006	Förderung durch die Adolf-Haas-Stiftung