

# Teoreetilisest bioloogiast

eluteadus matemaatika ja semiootika vahel



Kalevi Kull

# Teoreetilisest bioloogiast

eluteadus matemaatika ja  
semiootika vahel



TARTU ÜLIKOOL  
kirjastus

Kalevi Kull

Teoreetilisest bioloogiast: eluteadus matemaatika ja semiootika vahel  
Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus, 2019

Väljaandmist on osaliselt toetanud Tartu Ülikooli kirjastamiskolleegium

Kaanejoonis: Aleksei Turovski

Kaane kujundanud: Kalle Paalits

Küljendanud: Tiia Ilus

Autoriõigus: Kalevi Kull, 2019

ISBN 978-9949-03-007-1

Tartu Ülikooli Kirjastus

[www.tyk.ee](http://www.tyk.ee)

## Elu teooriat ... hakatuseks

Teadus erineb poesiast. Mõnesugune sarnasus luulega järgnevail teadusliku teksti lühivormidel siiski on – nad on tähendustihead, elu mõistmise kires kirjutatud. Erinevusest ometi ei pääse. Umberto Eco, kes oli tegev ühtaegu nii teaduses kui kirjanduses, juhtis tähelepanu sellele, et teaduses tehakse kõik ükskord ümber, kunstiteosed aga on jäävad.<sup>1</sup>

Teoreetilise bioloogia (nagu ka biosemiootika) mõte on aru saada elust, elamisest, nii nagu see on omane erinevaile elusolendele. Aru saamiseks ei piisa üksnes vaatlustest või eksperimentidest, ei piisa kirjeldamisest ja mõõtmisest – need on vajalikud küll, kuid mitte küllaldased. Arusaamiseks on tarvis mõisteid ja mudeleid, teooriaid. On vaja selget üleulatuvat mõtet ja palju üksikasjalikku mõtlemist.

Mu huvi teoreetilise bioloogia vastu ja usk selles kaasa löömise võimalikkusse sai arvatavasti alguse keskkoolisüvedel Puhtu bioloogiajaamas. Seal sain maitsta päris bioloogiat, ise teha uurimistöid. Vaatlustelgis kronometreerida tutkaste, liivatüllide, laukude ja lõopistrike käitumist, mõõta laboris linnupoegade hingamist, joonistada graafikuid, modelleerida termoregulatsiooni, lugeda funktsionaalsete süsteemide teooriat ja osaleda teaduslikes aruteludes.

Elu tundmine, veel enam aga mõistmine on võrratult haarav. See viis eluteadust õppima, uurimistöid tegema, bioloogiasse ja semiootikasse süvenema. Tudengitena Tartu Ülikoolis hakkasime eluteaduse innustusest kantuna korraldama teoreetilise bioloogia

---

<sup>1</sup> Eco, Umberto 2009. On the ontology of fictional characters: A semiotic approach. *Sign Systems Studies* 37(1/2): 82–98; lk 86.

seminare,<sup>2</sup> ning alates 1975. aastast tänini kestvaid iga-aastasi teoreetilise bioloogia kevadkooli (loend on toodud raamatu lõpus). Neil arupidamistel osaline olles on elu mõistmist tõepoolest imeiliselt süvendanud. Usun, et paljudel.

Esimene teoreetilise bioloogia kevadkool toimus Rutja külas Tiivelite suvekodus. Seal oli kohal meie tollaste seminaride tuumik: kursusekaaslased Toomas Tiivel, Jüri Parik, Tiit Paaver, Aksel Siiner, aasta või paar hiljem Tartu Ülikooli lõpetanud Toomas Neuman, Raivo Leht, Jaanus Remme, Peeter Ernits, Mati Kahru, samuti ammu kirjasaaber Peterburist, bioloog Sergei Tšebanov, teadusemehed Viktor Masing, Ants-Peep Silvere, Toomas Frey, Vello Reeben, Toomas Sutt.<sup>3</sup> Järgmistes teoreetilise bioloogia kevadkoolides on osalisi olnud juba rohkem. Olen kohal olnud kõigil (üksnes aastal 1996 epistolaarselt, sest olin parajasti külalis-professoriks Münsteri Ülikoolis Saksamaal).

Teadus on ühistöö. Ühe inimese, kuitahes targa, osa teadmiste paranemisel või suurenemisel või sügavnemisel pole kuigi suur. Enamjagu teadmistest on teistelt päritud. Lisaks lugemisele on aga väga suur osakaal suulisel suhtlemisel. Vahetu suhtlemise ja isiklike jutuajamiste tähtsusele teaduses pole teadusfilosoofid just palju tähelepanu pööranud, kuigi suulised arutelud on teaduslikus tegevuses mitte üksnes möödapääsmatud, vaid kindlasti ka olulise toimega. Siinse raamatu tekste võibki lugeda kui kaasosalisi suulises suhtlemises, milleks kevadkoolid on loodud. Seega pole need lood üksnes mõtlemiseks, vaid ühtlasi mõttevahetuseks mõeldud – vahel punktidenähtena sõnastatud väited, vahel veidi üksikasjalikumad järeldamiste ahelad. Kolmel lool on kaasautor – vennas Olevi Kull, Toomas Kukk ja Lauri Laanisto.

Tähtsaks lähteks meie teoreetilise bioloogia lastele aruteludele olid Conrad Hal Waddingtoni poolt aastail 1966–1970 korraldatud sümposioonid „Teoreetilise bioloogia poole”. Need olid Itaalias Como järve ääres Serbelloni villas toimunud neli väikest

<sup>2</sup> Alates sügisest 1972. Vt Kull, Kalevi 1999. Teorbio grupi lapsepõlv: ELUS-i TBS-i arhiivist. *Schola Biotheoretica* 25: 86.

<sup>3</sup> Esimesed 15 kevadkooli on pildiliselt kirjeldatud albumis Tiivel, Toomas; Parik, Jüri; Kull, Kalevi (koost.) 2018. *Teoreetilise bioloogia kevadkoolid I–XV: 1975–1989*. Tallinn-Tartu: TÜ Meediakeskus.

kokkusaamist, kuhu ta kutsus paarkümmend maailma säravat bioloogiateoreetikut.<sup>4</sup> Tudengeina kirjutasime koos Toomas Tiiveliiga Waddingtonile, ta saatis meile vastates nende sümpoosionide materjalide köited. Hiljem on mul õnnestunud erinevatel puhkudel kohtuda ja elu teooriaist juttu ajada päris mitmetega neil sümpoosionidel osalenuist: Michael Conrad, Brian Goodwin, John Maynard Smith, Howard Pattee, Michael Arbib, Stuart Kauffman.<sup>5</sup> Kirjutasin ka René Thomile, ent siis ta oli juba väga haige. Üks huvitav tahk Waddingtoni sümpoosionidel oli see, et nad viitasid võrdlemisi selgelt semiootikale (küll seda sõna kasutamata) kui üldbioloogia teooria alusele. Läks siiski aega, enne kui seda piisavalt märkasime – ent seda ei märganud esialgu ka teised bioloogid maailmas.

Niisiis kogusin siia kokku oma teoreetilise bioloogia kevadkoolides arutlemiseks kirjutatud lood.<sup>6</sup> Kevadkoolide teemad on enam-vähem kõik olnud valitud kui elu atribuudid ehk põhiomadused, ning nende aastakümnetega on suur osa põhilistest elu atribuutidest läbi käidud. Nii see püüd süüvida elu omaduste tähtsamasse tahkudesse võiks aidata elu terviku mõistmisele kaasa. Olgugi et vaid lõiguna teaduse arenguloos.

Artiklid on ajalises reas, aastase sammuga, nelikümmend viis aastat järjest.<sup>7</sup> Nii on siin ühtaegu arusaamise aegapidise süvenemise tee. Annab mõista, mis meid praegusse platsi on toonud. 1970ndail–80ndail oli teoreetilises bioloogias selgeks ideaaliks matemaatiline teooria, aga on näha, kuidas tasapisi ilmub eluteadusse semiootika. Oskused, küsimused ja kontekst arenevad ka. Ideeajaloost saab veidi tuge. Kirjandusega olen püüdnud kogu aeg võimalikult kursis olla, seepärast peegeldub siin natuke teoreetilise bioloogia teisenemine üldisemaltki.

<sup>4</sup> Samalaadsest samas paigas toimunud hilisemast sümpoosionist, kus osales Toomas Tiivel, vt foto 1.

<sup>5</sup> Lõik jutuajamisest Stuart Kauffmaniga on avaldatud *Sirbis*: Strandberg, Marek 2012. Kas Darwini mõõtu avastus tulekul? *Sirp* 18. mai. Vestlus Howard Pattee'ga on avaldatud inglise keeles: Pattee, Howard H.; Kull, Kalevi 2009. A biosemiotic conversation: Between physics and semiotics. *Sign Systems Studies* 37(1/2): 311–331.

<sup>6</sup> Kaks lugu on ka teoreetilise bioloogia augustisessioonilt 1995, Puhtus.

<sup>7</sup> Iga artikli ehk peatüki päises on toodud vastava kevadkooli aasta, kooli teema ja järjenumbr. Need numbrid on ka sisukorras.

Pealkiri, „matemaatika ja semiootika vahel”, vajab ka mõne lisa-sõna seletuseks. Võiks ju olla füüsika ja semiootika vahel – sest just füüsika ja semiootika on kaks põhilist fundamentaalteadust (nagu juba John Locke oma tähelepanuväärses teaduste jaotuses väitis<sup>8</sup>). Bioloogias on need siis vastavalt loodusteaduslik ja vaimuteaduslik tahk, ehk biofüüsikaline ja biosemiootiline lähenemine.<sup>9</sup> Miks siis matemaatika? Füüsika ja semiootika kõrvuseatuna eristuvad kui asjade ja kui teadmiste uurimine, või ka kui kvantitatiivne *versus* kvalitatiivne teadus. Matemaatika ja semiootika paaris viitavad aga pigem metodoloogilisele erinevusele, kasutatavale kirjelduskeelele. Kuigi – ka sellele, mil määral elunähtusi formaalsete mudelitega kirjeldada saabki. Ent sellest veidi täpsemalt raamatu lõpupeatükis. Siiski, veel ... meie teoreetilise bioloogia ürituste sümboliks saanud kojaga teol on kanda just seesama seos – geomeetriliselt täpne ja kõva ehitus tundlikul ja pehmel tähenduseotsijal.

Temaatilisel on mõned probleemid, mis kajastuvad läbi rea peatükkide. Autoreproduktioon kui elu üks esmaseid omadusi, millest väga palju johtub, on nähtus ja mõiste, mida varakult uurima asusin (ptk 3, 7, 9). Selle üks tahke on kasvuprotsess, millega seejärel tegelesin (ptk 5, 9, 10, 16). Muutlike paljunevate süsteemide interaktsioonide vaatlemine viib liigitumise ja liigi moodustumise mehhanismi kirjeldamisele (ptk 11, 13). Jõuan liigi tuvastuskontseptsioonini ja sellest tulenevate (sealhulgas biosemiootiliste) järeldusteni evolutsiooniteooria jaoks (ptk 14, 17, 21a, 24b, 28, 35, 40, 41, 43b). Teine liin puudutab liikide kooselu koosluses (ptk 12, 15, 19, 30a). Sellekohased mudelid sündisid järk-järgult, kasvumudelitega tegelemise jätkuna, ja olid toetatud paljuaastase eksperimentaalse uurimistöoga Laelatu bioloogiajaamas. Neis mudeleis sisalduvaid ideid on jagunud meie taimeökoloogidel tänini edasi arendada. Ent ka siin jõuame tasapidi koosluse kirjeldamiseni biosemiootilise süsteemina (ptk 38, 42a, 42b, 44c). Lisaks on pea-

<sup>8</sup> Locke, John 1690. *An Essay Concerning Human Understanding*. Sellest on juttu raamatu viimases peatükis („*Of the Division of the Sciences*”). Ta jaotab teadused kolmeks: füüsika, praktika ehk eetika, ja semiootika.

<sup>9</sup> Vt Kull, Kalevi 2007. Biosemiotics and biophysics – the fundamental approaches to the study of life. In: Barbieri, Marcello (ed.), *Introduction to Biosemiotics: The New Biological Synthesis*. Berlin: Springer, 167–177.



tükke, kus elussüsteemide mõnd üldist omadust põgusalt vaatlen, kevadkooli teemat silmas pidades (ptk 1, 2, 6, 18a, 25, 29, 36, 45). Ja siis veel, kus teoreetilise bioloogia arengu või ajaloo mingile tähelepanu köitnud ilmingule pühendun (ptk 4, 8, 18b, 21c, 21d, 22b, 24a, 34, 42b, 43a, 44b).

Siinsed lühiartiklid on enamjaolt olnud paljundatud teoreetilise bioloogia kevadkoolides osalejatele väljaande *Schola Biotheoretica* kaudu, mis alates 1983. aastast ilmub trükitud vihu või raamatuna Eesti Looduseuurijate Seltsi kaudu (ilmumisandmed on lisatud loendis raamatu lõpus). Mõned lood on õige lühikesed, lakoonilised teesid, teised veidi pikemad. On natuke õpetust elu teooria kohta, aga ka hulk mõtteid, mis ehk huvitava otsa peale võivad aidata. Mitmed neist lugudest on olnud (ja arvatavasti on veel) algatuseks põhjalikumatele uurimustele, mis on ilmunud akadeemilistes väljaannetes mõnes muus keeles. Ent esmalt läbi mõeldud eesti keeles. Kõigepealt väärub ikka emakeeles kirjutada. Nii teen ka võimalusel viiteid eestikeelsele kirjandusele.

See žanr – emakeelsed päris teaduslikult kaalutud teesid ja lühiartiklid, raamatuks kokkupanduna – vist polegi nii tavaline, vähemalt loodusteadustes mitte. *Schola Biotheoretica* XIII vihu eessõnas aastal 1987 sai kirjutatud nii:<sup>10</sup>

„See järjepidevaks saanud üritus on sundinud korraldajaid korduvalt endalt küsima, kas kulutatud aeg ja jõud on ikka piisavalt põhjendatud, mõistlikud. Ei ole ju eriti sagedaseks tavaks emakeelse teadusliku kirjanduse väljaandmine nii väikesearvulistel rahvustel. Ometi usume, et oleme hääl rajal, ja üheks põhjenduseks on järgnev väike mõttekäik.

Rikka mõtlemise üheks eelduseks on rikas keel. Kõige rikkam ja väärtuslikum looming on järelikult võimalik emakeelt kasutades, oskame seda ju kahtlemata paremini kui ühtki teist keelt. Peale hea keeleoskuse on aga vaja ka keele enese rikkust. Selle eest saame hoolt kanda, kui emakeelset erialasõnavara arendame nii, et ta muukeelseile alla ei jää. Käesoleva raamatu ja eestikeelsete kevadkoolide kaudu püüamegi seda teed käia ning ühtlasi mõtteerksust edendada eluteaduse küsimuste kallal kangutajates.”

<sup>10</sup> Kull, Kalevi; Püttsepp, Juhani 1987. Eessõna. *Schola Biotheoretica* (Süstemaatika ja evolutsiooniteooria) 13: 6–12. Lk 6.

Siia kokku kogudes lugesin tekstid üle ja tegin mõnes kohas pise-  
maid parandusi, sisu ja viitestik aga on muutmata, siiski täpsus-  
tatud. Lisasin mitmeid märkusi ja kommentaare (mõnel puhul  
pikemaid), siis on juures vastav mäрге.

Teoreetilisest bioloogiast (nii end nimetades) on eesti keeles  
seniajani raamatuina ilmunud *Schola Biotheoretica* vihud (mõned  
päris paksud) ja kaks ammust kogumikku.<sup>11</sup> Ehk pole siis paljuks  
üks lisada. Teooriatundmine on igale kultuurile tasakaaluks tähtis.  
Usun, et ses raamatus võib leiduda midagi pea igale eesti bioloogile  
ja üldse neile, kes eluteadusse soovivad süüvida, matemaatikuist  
semiootikuteni. Tudengeile eriti ja kindlasti. Paljudele headele  
kaaslastele. Sõpradele.

Tänumeeles,

*Kalevi Kull*

*Tartu, kevad 2019*

---

<sup>11</sup> (1) Tiivel, Toomas; Kull, Kalevi; Neuman, Toomas; Sutrop, Urmas (toim.) 1984. *Teooria ja mudelid eluteaduses*. Tartu: Eesti Looduseuurijate Selts. (2) Frey, Toomas (toim.) 1984. *Teoreetilise bioloogia probleeme*. (Eesti Looduseuurijate Seltsi aasta-raamat 69.) Tallinn: Valgus.

# Sisukord

Elu teooriat ... hakatuseks .....	5
Väga lühike juhatus teoreetilise bioloogia arengulukku.....	15
1. Biosüsteemide üldistest omadustest ja nende formaliseerimisest .....	27
2. Progressist evolutsioonist .....	31
3. Autoreprodutseeruvate süsteemide mudelist.....	35
4. Teoreetilise ja molekulaarse bioloogia ühisosast .....	37
5. Kasvu teooria probleemid: kasv ja morfoloogia .....	41
6. Bioloogiliste rütmide klassifikatsioonist .....	49
7. Iseorganiseeruvusest seoses sünergeetikaga.....	51
8. Jakob Uexküll kui tüpoloog.....	55
9. Kasvu probleemidest minimaalse organismi mudelis.....	59
10. Teoreetilisi ülesandeid morfoloogias.....	67
11. Ristumise võimalikust osast varieeruvuse reguleerimisel.....	71
12. Tsönopopulatsiooni dünaamika taimekoosluses: teooria arengujooni.....	79
13. Liikide tekkimisest sugulise sobimatuse teel.....	89
14. Evolutsioon ja semiootika.....	95
15. Seosest liigirikkuse ja biomassi vahel taimekoosluses ....	105
16. Taimede ontogeneesietappide eristamisest .....	109
(kaasautor Toomas Kukk)	
17. Seksuaalsuse leviku põhjustest eluslooduses.....	123

18a.	Sissejuhatus matemaatilisse epidemioloogiasse .....	129
18b.	Bernhard Fischeri raamatust „Vitalismus und Pathologie” .....	133
19.	Liikide kooselu mehhanismist sessiilsete organismide koosluses .....	141
20.	Biosüsteemide mudelite testimisest..... (kaasautor Olevi Kull)	149
21a.	Äratundmisest, bioloogilisemalt .....	159
21b.	Organism kui ennastlugev tekst.....	169
21c.	Teoreetilise bioloogia Instituut Leideni Ülikoolis.....	175
21d.	Biosemiootika nõupidamine Leuvenis .....	179
22a.	Biosemiootika: märkmeid sissejuhatuseks .....	183
22b.	Zoosemiootiku bibliograafia .....	201
23.	Ruumi organiseerumine bioloogilise liikumise tagajärjel.....	203
24a.	Ljubištševi kaks liini .....	213
24b.	Baldwini efektist .....	221
25.	Mälu ja semioos .....	227
26a.	Adaptatsioon – funktsioon, tähendus või järglaste arv?.....	231
26b.	Adaptatsioonisõnastik: adaptatsiooni mõistega seotud terminid .....	235
27.	Eluprotsess ise .....	249
28.	Kaks evolutsioonimudelit – võrkjas ja puine .....	255
29.	Puhkus, ja teised orgaanilised vajadused .....	265
30a.	Bioloogiline tasakaal.....	271
30b.	Bioloogia tasakaal .....	275
31a.	Eksimine on elulik, ehk elusad on need, kes eksida saavad.....	281
31b.	Vale teooria: falsifitseeritavuse iseärasustest bioloogias .....	285
32a.	Teesid pärandumisest evolutsioonita .....	291

32b. Pärandkoosluste, pärandmaastike mõistest .....	293
33. Elus kui suhtlev .....	297
34. Elu enese reeglid.....	301
35. Paljune põlvnemine.....	331
36. Liigutamine kui elu atribuut.....	337
37. Semioom: orgaanilised interaktsioonid kui õpitud ja kodeeritud interaktsioonid .....	341
38. Elurikkus pärineb kommunikatsioonist .....	345
39. Organismi kujundab sisekommunikatsioon, ehk organism on märgisuhete süsteem .....	351
40. Epigeneetiline pööre: epigeneetilise pärandumise evolutsioonilised tagajärjed .....	359
41. Liigipiirist .....	369
42a. Ökoloogilised koodid, ehk koosluste varjatud mälu.....	379
42b. Konsortsium ja Eesti teooria .....	391
43a. Baerist, teoreetilisest bioloogiast ja Eesti kultuurist .....	399
(kaasautor Lauri Laanisto)	
43b. Õppijad evolutsiooniteooria keerus.....	405
44a. Ökosüsteemsus .....	423
44b. Kõnelus Dan Janzeniga .....	435
44c. Semiootilised protsessid ökosüsteemis: Daniel Janzen ja ökoloogiline sobitumine .....	443
45. Eluruum – bioloogiline ruum.....	451
Teaduse sees, matemaatika ja semiootika vahel .....	457
Ilmumisandmed .....	463
Teoreetilise bioloogia kevadkoolide loend .....	469
Nimeloend.....	471
Terminite loend .....	487